HAL
open science

Rôle des ennemis naturels dans la lutte biologique contre le puceron cendré, Dysaphis plantaginea Passerini (Hemiptera aphididae) en vergers de pommiers

Hazem Dib

To cite this version:

Hazem Dib. Rôle des ennemis naturels dans la lutte biologique contre le puceron cendré, Dysaphis plantaginea Passerini (Hemiptera aphididae) en vergers de pommiers. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2010. Français. NNT : 2010AVIG0635 . tel-00665080

HAL Id: tel-00665080

https://theses.hal.science/tel-00665080

Submitted on 1 Feb 2012

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.

Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

Institut National de la Recherche Agronomique

Thèse de Doctorat

Date
2007 – 2010

Lieu
INRA « Centre de Recherche d'Avignon »
Unité PSH « Plantes et Systèmes de culture Horticoles »
Équipe EPI « Écologie de la Production Intégrée »

Rôle des ennemis naturels dans la lutte biologique contre le puceron cendré, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) en vergers de pommiers

présentée par

Hazem DIB

pour obtenir le grade de Docteur

Ecole doctorale (ED 477): SIBAGHE
« Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences, Environnement »
Spécialité: Sciences Agronomiques

Soutenue le 06 décembre 2010 devant le jury composé de:

Serge KREITER	Professeur, SupAgro, Montpellier	Président
Jean-Pierre LUMARET	Professeur, Université de Montpellier III	Rapporteur
Marie-Stéphane TIXIER	Maître de conférence, SupAgro, Montpellier	Rapporteur
Laurent URBAN	Professeur, Université d'Avignon	Examinateur
Jean-Pierre SARTHOU	Maître de conférence, ENSA, Toulouse	Examinateur
Benoît SAUPHANOR	Ingénieur de recherche, INRA, Avignon	Directeur
Yvan CAPOWIEZ	Chargé de recherche, INRA, Avignon	Co-Directeur

Remerciements

Un grand merci à mon pays la Syrie, son gouvernement et l'université de Damas de m'avoir permis d'arriver au terme de ce travail de thèse grâce à son soutien financier.

Merci à la France, l'unité de PSH et l'équipe EPI pour son accueil chaleureux et pour ces trois ans de bonheur que je n'oublierai jamais. J'espère vous voir en Syrie pour pouvoir vous rendre la pareille.

Merci à tout ce qui ont participé à ce travail, stagiaires, techniciens et participants de chaque comité de thèse. Sans votre aide, ce travail n'aurait pu voir le jour.

Un merci particulier à mes directeurs de thèse, Benoît Sauphanor et Yvan Capowiez, pour leurs connaissances, leur générosité scientifique et leur disponibilité.

Merci aux membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail malgré leurs nombreuses autres obligations.

Je tiens sincèrement à remercier mammie Odile Mascle pour le soutien qu'elle m'a toujours apporté.

Plus particulièrement, merci à mes amis syriens qui étaient toujours là pour m'aider à passer les moments difficiles que j'ai vécu en France.

Merci à ma sœur et mes trois frères et leurs familles, je vous adore.

Ce travail est dédié tout particulièrement à mes parents pour leur amour et soutien perpétuel et infaillible.

Résumé

Dans le contexte politique (réduction 50% de l'utilisation des pesticides à échéance de 2018 - Plan Ecophyto) et social actuel (mise en place de modes de production plus respectueux pour l'environnement), la sévérité des dommages causés par le puceron cendré du pommier, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae), surtout en agriculture biologique, rend nécessaire la mise au point de solutions alternatives s'appuyant sur le rôle des ennemis naturels. Nous avons donc essayé d'apporter des éléments nouveaux sur la connaissance des relations entre le puceron cendré et ses ennemis naturels et sur les conditions à même de favoriser leur action.

Des suivis hebdomadaires des arthropodes présents sur les rameaux infestés par *D. plantaginea*, ont mis en évidence l'effet négatif des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea*, sans pour autant atteindre une véritable régulation à même d'éviter les dégâts économiques. Nous avons également montré l'action favorisante des fourmis sur la dynamique du puceron cendré et négative sur celle des auxiliaires. Nous avons pu identifier trois groupes d'auxiliaires dominants avec une arrivée séquentielle marquée: les syrphes, dont l'installation coïncide avec le début de l'infestation de *D. plantaginea*, puis les coccinelles et les forficules qui arrivent plus tardivement.

Pour que les auxiliaires jouent un rôle plus important contre *D. plantaginea*, il faut d'autres pratiques permettant d'abaisser significativement le nombre de traitements pesticides. Une innovation très récente permet la réduction drastique des traitements insecticides: les filets Alt'Carpo. Malgré son influence négative sur l'abondance et la richesse du cortège des auxiliaires présents dans les colonies de *D. plantaginea*, surtout les coccinelles, cette technique freine le développement des populations de *D. plantaginea* à l'échelle du rameau ou de l'arbre lorsque les filets sont fermés après la floraison (en conformité avec les préconisations contre le carpocapse). Cependant, la réduction des populations de *D. plantaginea* sous les filets requiert la présence d'au moins un stade actif d'auxiliaire par rameau, ce qui interroge sur la réalité de la régulation de ce ravageur par le simple usage des filets.

Sur la base de leur précocité, pour *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae) et de leur abondance dans les colonies de *D. plantaginea*, pour *Forficula auricularia* Linnaeus (Dermaptera: Forficulidae) et *E. balteatus*, ces deux espèces apparaissent comme de bons candidats pour la régulation de *D. plantaginea*. Nos études en conditions contrôlées ont démontré leur potentiel régulateur sur *D. plantaginea*, en particulier aux stades les plus âgés. L'efficacité optimale intervient à 20°C pour les deux prédateurs, pour lesquels nous ne n'observons par ailleurs pas d'interaction négative lorsqu'ils sont associés en présence de fortes densités de *D. plantaginea*. Sur la base de ces résultats de laboratoire nous avons analysé les possibilités de lâchers printaniers de ces deux prédateurs sur de jeunes colonies de *D. plantaginea*. Dans nos conditions expérimentales en vergers de pommiers, des lâchers précoces de larves du 3ème stade de *F. auricularia* n'ont pas permis de limiter les populations de *D. plantaginea*, confirmant la difficulté des lâchers de prédateurs en cultures de plein champ. De la même manière, des lâchers précoces d'*E. balteatus* pourtant réalisés sous filets Alt'Carpo restent sans effet sur l'infestation par *D. plantaginea*.

Cette thèse, en s'appuyant sur des essais en conditions contrôlées, semi contrôlées et de plein champ, constitue une étape dans un processus d'élaboration d'un modèle dynamique du développement de *D. plantaginea* à l'échelle du rameau, prenant en compte le rôle des fourmis et des auxiliaires et l'influence des pratiques de protection (par exemple, les filets Alt'Carpo et les lâchers d'auxiliaires). Elle confirme, si besoin en était, la complexité des phénomènes de régulation, des pucerons en particulier, et la nécessité d'études complémentaires pour définir les conditions d'application de la lutte biologique contre *D. plantaginea*.

Mots clés: *Dysaphis plantaginea*; Lutte biologique; Agriculture biologique; Auxiliaire; Fourmi; *Forficula auricularia*; *Episyrphus balteatus*.

Abstract

In the current political and social context (reduced use of pesticides), there is a need for the development of alternative solutions to control the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae), especially in organic farming. One of these alternatives is the increased and improved use of natural enemies against this pest. In this thesis, we provided some elements of responses regarding this problem in term of research study and technical application.

Based on weekly observations of arthropods in marked shoots infested by *D. plantaginea*, we demonstrated the negative effects of the natural enemies on the development of *D. plantaginea* but this effect was unsufficient to provide an effective regulation avoiding economic damages. We also showed the possible and positive influence of ant presence on the infestation dynamics and their negative effect on natural enemies. Among the natural enemy groups, three were the most abundant and appeared in a temporary sequence: syrphids arrived first, at the beginning of the infestation, followed by coccinellids and earwigs that arrived later.

To enhance the role of the natural enemies against *D. plantaginea*, we also need other practices that enable to reduce significantly the number of pesticide applied. This is the case of a very recent innovation: the Alt'Carpo nets. Despite its negative influence on the abundance and richness of the natural enemies, especially the coccinellids, present in the colonies of *D. plantaginea*, there was a negative influence of these nets on the development of *D. plantaginea* populations (both at the shoot and tree levels) especially when the nets were closed in mid-April (coinciding with classical netting trees for controlling populations of codling moth). We additionally showed that the highest reduction in *D. plantaginea* population was observed in the presence of at least one active natural enemy in the marked shoot. This gives support to the combination of these methods of control, one biological and the other physical, to regulate *D. plantaginea* populations.

Based on their precocity for *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae) and their abundance for both *Forficula auricularia* Linnaeus (Dermaptera: Forficulidae) and *E. balteatus* observed under field conditions, the syrphids and earwigs appear as good candidates for controlling the *D. plantaginea* populations. We first demonstrated under laboratory conditions using detached plantain leaves in Petri dishes conditions the potency of these two predators, especially at older stages, against *D plantaginea*. The optimal predation occurred at 20°C for both predators. Using young apple trees, we further studied the possible interactions between these predators and showed a small and positive interaction when the *D. plantaginea* density was not limiting. But at low densities of aphids, the results suggested a possible negative interaction (a sign of intraguild predation) between these two predators. These results from laboratory studies have led us to study the augmentative release of these two predators, under field conditions, in early spring for controlling *D. plantaginea* populations. The releases of *F. auricularia* (third instar nymph) did not result in lower *D. plantaginea* populations. This confirmed the difficulty of successful releases of natural enemies under the conditions of open orchards, and demonstrated the need for improving or creating conditions that can promote the success of the released natural enemies. However, despite closed conditions, the early release of *E. balteatus* under Alt'Carpo nets was also not efficient against *D. plantaginea*.

This thesis, through several studies under different conditions (controlled, semi-field and field), represented an important first step that should ideally lead to the development of a dynamic model of the development of *D. plantaginea* at the shoot level, taking into account the presence of ants and the role of natural enemies and the influence of some agricultural practices (for example Alt'Carpo nets and natural enemy releases). Further studies are also needed to validate our results (effects of Alt'Carpo nets) and to optimise the releases of natural enemies.

Keywords: *Dysaphis plantaginea*; Biological control; Organic farming; Natural enemy; Ant; *Forficula auricularia*; *Episyrphus balteatus*.

Liste des abréviations

Français

AB	:	**A**griculture **B**iologique
ACTA	:	**A**ssociation de **C**oordination **T**echnique **A**gricole
COI	:	**C**onseil **O**léicole **I**nternational
Eurofel	:	Association **Euro**péenne des **f**ruits **e**t **l**égumes
F	:	Modalité **F**orficule
FIMAB	:	**F**édération **I**nternationale des **M**ouvements d'**A**griculture **B**iologique
INRA	:	**I**nstitut **N**ational de la **R**echerche **A**gronomique
L(i)	:	(**i**)^{e} stade **L**arvaire
OILB	:	**O**rganisation **I**nternationale de **L**utte **B**iologique
PFI	:	**P**roduction **F**ruitière **I**ntégrée
R(i)	:	**R**épétition(**i**)
S	:	Modalité **S**yrphe
S(i)F	:	Modalité où la **F**orficule est introduite quand la larve de **S**yrphe est passée au L(**i**)
T	:	**T**émoin
t(i)	:	**t**emps(**i**)

Anglais

ANE	:	**A**ctive **N**atural **E**nemy(ies)
ANP	:	**A**pril **N**etting **P**lot
E	:	**E**quitability index
EE	:	**E**uropean **E**arwig (*F. auricularia*)
Eurostat	:	**Euro**pean Union **stat**istics
FAOstat	:	**F**ood and **A**griculture **O**rganization **stat**istical database
H'	:	**Shannon** index
L2S	:	**2**nd instar **L**arva of the **S**yrphid (*E. balteatus*)
L3S	:	**3**rd instar **L**arva of the **S**yrphid (*E. balteatus*)
MNP	:	**M**arch **N**etting **P**lot
MSH	:	**M**ulti-**S**pecies **H**edgerow
N(i)	:	(**i**)^{e} instar **N**ymph
N1RAA	:	**1**st instar **N**ymph of the **R**osy **A**pple **A**phid
N3RAA	:	**3**rd instar **N**ymph of the **R**osy **A**pple **A**phid
N3E	:	**3**rd instar **N**ymph of the **E**arwig (*F. auricularia*)
N4E	:	**4**th instar **N**ymph of the **E**arwig (*F. auricularia*)
NE	:	**N**atural **E**nemy(ies)
RAA	:	**R**osy **A**pple **A**phid
SNP	:	**S**eptember **N**etting **P**lot
WNP	:	**W**ithout **N**et **P**lot

Sommaire

L'enjeu de la thèse 23

Synthèse bibliographique 25

1. Quelques notions et concepts 25
1.1. La diversité biologique ou « biodiversité » 25
1.1.1. Qu'est-ce que la biodiversité ? 25
1.1.2. Les nombreux visages de la biodiversité 25
1.2. L'agriculture biologique 26
1.2.1. Situation dans le monde, en Europe et en France 26
1.2.2. La lutte contre les ennemis des cultures en agriculture biologique 27
1.3. La lutte biologique 28
1.3.1. Définition 28
1.3.2. Les organismes utilisés en lutte biologique 28
1.3.2.1. Les microorganismes 28
1.3.2.2. Les nématodes entomophages 28
1.3.2.3. Les parasitoïdes 29
1.3.2.4. Les prédateurs 29
1.3.3. Les grands types de lutte biologique 29
1.3.3.1. La lutte biologique par introduction ou l'acclimatation 29
1.3.3.2. La lutte biologique augmentative 30
1.3.3.3. La lutte biologique par conservation 30
2. Présentation des modèles biologiques étudiés 30
2.1. Le pommier cultivé, *Malus x domestica* Borkh. 30
2.1.1. L'intérêt économique 30
2.1.2. Les principaux ennemis du pommier 31
2.2. Le puceron cendré du pommier, *Dysaphis plantaginea* Passerini 31
2.2.1. Aperçu historique et position systématique 31
2.2.2. Morphologie 33
2.2.3. Importance économique et dégâts sur le pommier 34
2.2.4. Le cycle biologique de *D. plantaginea* 37
2.2.5. Les phases sensibles du cycle de *D. plantaginea* et les systèmes de prévision d'apparition de ces phases 41
2.2.6. Moyens disponibles pour maîtriser *D. plantaginea* en agriculture biologique 42
2.2.6.1. La lutte variétale ou génétique 42
2.2.6.2. La lutte biotechnique 42
2.2.6.3. L'extinction du plantain 42
2.2.6.4. La défoliation artificielle 43
2.2.6.5. La conduite de l'arbre 43
2.2.6.6. La fertilisation 44
2.2.6.7. La modification de l'appétence des feuilles 45
2.2.6.8. La lutte directe 45
2.2.6.9. L'exclusion des fourmis 46
2.2.6.10. Rôle les auxiliaires dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* 48
I. Les difficultés liées au modèle biologique dans le cadre de la lutte biologique 48
II. Les ennemis naturels de *D. plantaginea*, état de l'art 50
II.1. Les pathogènes 50
II.2. Les parasitoïdes 50
II.3. Les prédateurs 52
II.3.1. Deux candidats prédateurs à étudier 56
II.3.1.1. Un prédateur généraliste, la forficule commune: *F. auricularia* 56

II.3.1.2. Un prédateur spécialiste, le syrphe ceinturé: *E. balteatus* 58
III. Un rôle des auxiliaires insuffisant mais… 61

Plan de la thèse & questions de recherche 63

Productions scientifiques 67

Chapitre 1
Dynamiques des populations de *D. plantaginea*, de fourmis et d'auxiliaires dans des vergers du sud-est de la France 69

A) The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France. 71
1. Introduction 72
2. Materials and methods 74
2.1. Study apple orchards 74
2.2. Assessment of arthropod population dynamics 76
2.3. Study of the arthropod communities related to RAA colonies (destructive samplings) 77
2.4. Statistical analysis 78
3. Results 80
3.1. RAA population dynamics 80
3.2. Ant population dynamics 82
3.3. ANE population dynamics 85
3.3.1. Predators 85
3.3.2. Parasitoids 90
3.4. Evidence of the role of natural enemies on the RAA population dynamics 94
4. Discussion 96
4.1. Patterns of RAA and NE population dynamics and associated regulation levels 96
4.1.1. Hypotheses related to tree structure and treatment type 96
4.1.2. Hypotheses related to arthropod communities 97
4.1.2.1. Predators 97
4.1.2.2. Parasitoids 99
4.1.2.3. Ants 99
4.2. Evidence of the role of natural enemies on the RAA population dynamics 100
5. Conclusions 101

B) Arthropodes recensés dans les colonies du puceron cendré, *Dysaphis plantaginea* Passerini dans des vergers ayant des modes de protection phytosanitaires différents. 103
1. Introduction 103
2. Matériel et méthodes 103
3. Résultats 106
4. Discussion 107
5. Conclusions 110

Chapitre 2
Effets d'une pratique agronomique innovante, les filets Alt'Carpo sur les dynamiques de populations de *D. plantaginea*, de fourmis et d'auxiliaires 111

Effect of codling moth exclusion nets on the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, and its control by natural enemies. 113
1. Introduction 114
2. Materials and Methods 116
2.1. Study apple orchard 116
2.2. Alt'Carpo exclusion nets 116

2.3. Assessment of arthropod population dynamics 118
2.4. Assessment of RAA infestation rate 118
2.5. Destructive sampling of arthropod communities associated with the RAA colonies 118
2.6. Statistical analysis 119
3. Results 121
3.1. Effect of netting on RAA population dynamics 121
3.2. Effect of netting on the RAA infestation rate 124
3.3. Effect of netting on ant population dynamics 124
3.4. Effect of netting on NE and ANE population dynamics 125
3.4.1. Effect of netting on parasitoid population dynamics 126
3.4.2. Effect of netting on predator population dynamics 129
3.5. Effect of netting on the natural regulation of RAA 132
4. Discussion 133
4.1. Effect of netting on the RAA and associated arthropod communities 133
4.2. Hypotheses not related to arthropod communities 134
4.3. Hypotheses related to arthropod communities 135
4.3.1. Ants 135
4.3.2. Parasitoids 135
4.3.3. Predators 136
4.4. Effect of netting on the natural regulation of RAA 137
5. Conclusions 138

Chapitre 3
Étude en conditions contrôlées du pouvoir régulateur de deux prédateurs (*F. auricularia* et *E. balteatus*) et leurs interactions possibles 139

A) Predation potency and intraguild interactions between generalist (*Forficula auricularia*) and specialist (*Episyrphus balteatus*) predators of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*). 141
1. Introduction 142
2. Materials and methods 144
2.1. RAA cloning and plant material 144
2.2. Predators 145
2.3. Study conditions 147
2.4. Predation potency 148
2.5. Intraguild interactions 148
2.6. Statistical analysis 149
3. Results 150
3.1. Fecundity and fresh body weight of RAA nymphs 150
3.2. RAA mortality 150
3.3. Effect of RAA life-stage on predation 152
3.4. Effect of temperature and RAA density on predator voracity 152
3.5. Difference in voracity among predators (alone or in combination) 154
4. Discussion 156
5. Conclusions 159

B) Étude en conditions contrôlées sur des jeunes pommiers des potentialités régulatrices de *Dysaphis plantaginea* par deux prédateurs, seuls ou combinés, un généraliste (*Forficula auricularia*) et un spécialiste (*Episyrphus balteatus*). 161
1. Introduction 161
2. Matériel et méthodes 162
2.1. Le matériel végétal et les pucerons cendrés du pommier 162
2.2. Les prédateurs 164
2.3. Le dispositif expérimental et les modalités de l'étude 165
2.4. Analyse statistique 166
3. Résultats 167
3.1. Survie et déplacements des prédateurs 167
3.2. Évolution temporelle des colonies en fonction de la classe d'infestation initiale 169
3.3. Les abondances de *D. plantaginea* en l'absence ou en présence de prédateurs 169
4. Discussion 172

4.1. Survie, développement et déplacement des prédateurs 172
4.2. Évolution temporelle des colonies en fonction de la classe d'infestation initiale 173
4.3. Évolution des abondances de *D. plantaginea* en absence ou en présence de prédateurs 173
5. Conclusions 176

Chapitre 4
Reproduction, structure et dynamique de populations printanières de *F. auricularia* 177

Life table, spring population dynamics and occurrence of the European earwig, *Forficula auricularia* L. 1758 (Dermaptera: Forficulidae) in organic apple orchards in south-eastern France. 179
1. Introduction 180
2. Materials and methods 182
2.1. Study of life table 182
2.2. Study apple orchards 183
2.3. Spring population dynamics of earwig 184
2.4. Earwig species 186
2.5. Statistical analysis 186
3. Results 187
3.1. Earwig species 187
3.2. Study of life table 188
3.3. Spring population dynamics of earwigs 190
4. Discussion 196
5. Conclusions 199

Chapitre 5
Étude de faisabilité de lâchers d'auxiliaires en conditions de verger classique (*F. auricularia*) et en conditions de verger couvert de filets Alt'Carpo (*E. balteatus*) 201

A) Étude de l'effet d'un lâcher précoce d'un prédateur généraliste, *Forficularia auricularia*, sur les populations de *Dysaphis plantaginea* en vergers de pommiers. 203
1. Introduction 203
2. Matériel et méthodes 203
2.1. Vergers étudiés 203
2.2. Plan de l'expérimentation 205
2.3. Suivi des dynamiques de populations d'arthropodes 206
2.4. Lâcher des forficules 206
2.5. Suivi des dynamiques de populations de forficules dans les abris artificiels 206
2.6. Analyses statistiques 207
3. Résultats 207
3.1. Dans les colonies du puceron cendré du pommier 207
3.2. Dans les abris artificiels 210
4. Discussion 210
5. Conclusions 213

B) Optimisation d'une méthode de lutte contre le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*) par lâchers augmentatifs de syrphes (*Episyrphus balteatus*) en verger de pommier équipé de filets Alt'Carpo. 214
1. Introduction 214
2. Matériel et méthodes 216
2.1. Verger expérimental 216
2.2. Syrphes 217
2.3. Plan de l'expérimentation 219
2.4. Suivis effectués 219
2.5. Analyses statistiques 220

3. Résultats 220
3.1. Les pucerons cendrés et fourmis 220
3.2. Les syrphes 221
3.3. Les autres auxiliaires 223
4. Discussion 225
5. Conclusions 227

Conclusions générales & perspectives 229

A) Un rôle effectif mais insuffisant des auxiliaires contre le puceron cendré du pommier 229

Perspectives « axe A » 231

B) Les filets Alt'Carpo peuvent aussi être également utiles contre le puceron cendré 231

Perspectives « axe B » 232

C) *F. auricularia* et *E. balteatus*, deux possibles candidats pour la lutte contre *D. plantaginea* 233

Perspectives « axe C » 235

Dernier mot 237

Références bibliographiques 239

Liste des figures

Fig. 1. Un adulte aptère et des larves d'âges différents du puceron cendré du pommier. 34

Fig. 2. Différents symptômes et dégâts de puceron cendré du pommier. 36

Fig. 3. Schéma synthétique du cycle de vie du puceron cendré du pommier, *D. plantaginea*. 38

Fig. 4. Stades phénologiques du pommier. 40

Fig. 5. Fourmis dans les colonies du puceron cendré du pommier. 48

Fig. 6. Un puceron momifié et un adulte parasitoïde, *Aphidius* sp. 52

Fig. 7. Le cortège de prédateurs observés dans les colonies du puceron. 55

Fig. 8. Schéma synthétique de la thèse et des questions de recherche. 64

Fig. 9. Organic orchards studied. 75

Fig. 10. Marked shoot infested by RAA, *D. plantaginea*. 76

Fig. 11. Rearing system for the emergence of natural enemy adults. 78

Fig. 12. Mean number (+ standard error) of RAA and ants during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards. 81

Fig. 13. Percentage of alatae RAA during the 2009 spring season in five apple orchards. 82

Fig. 14. Mean number (+ standard error) of RAA and ANE during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards. 86

Fig. 15. Mean number (+ standard error) of RAA and three major predators (in abundance of active life-stages), Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae, during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards. 89

Fig. 16. Mean number (+ standard error) of RAA and parasitoids (adults + mummies) during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards. 91

Fig. 17. Mean value (+ standard error) of changes in RAA infestation class with and without ANE in the three orchard groups (INRA (2008+2009), n°1+2 (2008+2009) and n°3+4 (2008+2009)). 95

Fig. 18. La zone observatoire (zone Atelier « Basse Vallée de Durance »). 104

Fig. 19. Comparaison des abondances d'arthropodes observés dans les rameaux infestés par le puceron cendré du pommier dans les trois systèmes de protection étudiés (biologique, confusion et conventionnel) en 2008 et 2009. 108

Fig. 20. The INRA experimental apple orchard. 117

Fig. 21. Temporal evolution of the abundance of rosy apple aphid (RAA) and ants (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. 122

Fig. 22. Number of shoots infested by rosy apple aphid (RAA) (mean per tree + standard error) in each of the four studied plots at three dates coinciding with the colonization, peak and scarcity phases of RAA infestation in spring 2009. 124

Fig. 23. Temporal evolution of the abundance of predators and parasitoids for all life-stages (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. 127

Fig. 24. Temporal evolution of the abundance of the three major predator groups (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) for all life-stages (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. 130

Fig. 25. Temporal evolution in the infestation class of rosy apple aphid (RAA) (mean + standard error) with and without at least one active natural enemy (ANE) in the covered and uncovered plots throughout spring in 2008 and 2009. 132

Fig. 26. RAA mass rearing on detached plantain leaves stuck to agar medium. 144

Fig. 27. The vegetal support system used. 145

Fig. 28. Couple of *F. auricularia* isolated in a plastic cage and plastic box containing the nymphs after the first moulting. 146

Fig. 29. The rearing system of *E. balteatus* and its third instar larva. 147

Fig. 30. The incubators used in the experiments. 148

Fig. 31. Mean number (+ standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) and in relation to the five RAA densities (25, 50, 75, 100 and 200) in the five predator treatments (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)). 155

Fig. 32. Mean number (+ standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) at the 200 density in the mixed predator treatment (3rd instar larva of *E. balteatus* (L3S) + 3rd instar nymph of *F. auricularia* (N3E)) (observed values) and the single predator treatments (L3S and N3E) (cumulated values). 156

Fig. 33. Les jeunes pommiers (porte-greffes M9) venant d'être plantés et placés en serre et d'autres mis en culture en phytotron. 163

Fig. 34. Les jeunes pommiers utilisés pour la multiplication de la souche de *D. plantaginea* en enceinte climatisée et des femelles de puceron cendré et leurs larves qu'elles ont engendrées sur une pousse du pommier. 164

Fig. 35. L'encagement des plants de pommiers. 165

Fig. 36. Évolution temporelle des abondances moyennes de pucerons dans chaque modalité en fonction de la classe d'infestation initiale. En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F). 168

Fig. 37. Évolution temporelle des abondances de pucerons (moyenne + erreur standard) dans chaque modalité en regroupant les différents niveaux d'infestation initiale. En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F). 170

Fig. 38. Évolution temporelle des abondances de pucerons (moyenne + erreur standard) en regroupant les différents niveaux d'infestation initiale. En absence de prédateurs (0 Prédateur), en présence d'une larve de *E. balteatus* ou de *F. auricularia* (1 Prédateur) et en présence d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles (2 Prédateurs). 170

Fig. 39. Les abondances de *D. plantaginea* (moyenne + erreur standard) en fonction de la classe d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations. En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F). 171

Fig. 40. Les abondances de *D. plantaginea* (moyenne + erreur standard) en fonction de la classe d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations. En absence de prédateurs (0 Prédateur), en présence d'une larve de *E. balteatus* ou de *F. auricularia* (1 Prédateur) et en présence d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles (2 Prédateurs). 171

Fig. 41. Effet combiné ou non d'une larve de *F. auricularia* et d'une larve d'*E. balteatus* (moyenne de tous les niveaux d'infestations au point final t10 dans la modalité sans prédateur (T), avec le syrphe (S), avec la forficule (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F). 172

Fig. 42. Life cycle of the European earwig, *F. auricularia*. 183

Fig. 43. Artificial shelter and cardboard band used in earwig sampling. 184

Fig. 44. The cypress hedgerow in INRA orchard and the multi-species hedgerow in n°3 orchard. 185

Fig. 45. Dates of occurrence of each life-stage of the two broods of the 50 studied couples of *F. auricularia* from egg laying to adulthood, including first (N1), second (N2), third (N3), fourth (N4) and total (N) nymphal life-stages, in the south-eastern France conditions. 189

Fig. 46. Temporal évolution of mean numbers of *F. auricularia* population at third (N3), fourth (N4) nymphal, adult (female and male) and all (total) life-stages sampled in the artificial (corrugated cardboard) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France. 192

Fig. 47. *F. auricularia* number (Mean ± standard error per shelter) sampled in the artificial (corrugated cardboard) shelters installed in three sectors of each orchard (middle orchard, beside hedge and hedge) throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France. 194

Fig. 48. Temporal évolution of mean numbers of *F. auricularia* population at third (N3), fourth (N4) nymphal, adult (female and male) and all (total) life-stages sampled in the natural (shoot infested by the rosy apple aphid) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France. 195

Fig. 49. Les vergers étudiés: variété Ariane et variété Golden. 204

Fig. 50. Le dispositif d'exclusion. 205

Fig. 51. Évolution temporelle des abondances de *D. plantaginea*, d'auxiliaires, de forficules et de fourmis (moyenne + erreur standard par rameau) observés dans les rameaux infestés dans les trois modalités étudiées (lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. 209

Fig. 52. Comparaison des abondances de forficules (moyenne par abri + erreur standard) observées dans les abris artificiels positionnés dans la canopée (modalité lâcher) et à la base des troncs (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. 210

Fig. 53. Évolution temporelle des abondances de forficules (moyenne par abri + erreur standard) observées dans les abris artificiels positionnés dans les canopées (modalité lâcher) et à la base des troncs (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. 211

Fig. 54. Le verger expérimental INRA d'Avignon. 216

Fig. 55. Photographies des pupes d'*E. balteatus* et d'un vase contenant les branches florales de colza et fixé au tronc d'un pommier. 217

Fig. 56. Relevés météorologiques (moyenne par semaine) de la station météo de l'INRA d'Avignon de début avril à la fin juin de l'année 2010. 218

Fig. 57. Comparaison des abondances (moyenne + erreur standard) d'arthropodes observées dans les rameaux marqués dans les cinq modalités étudiées. 222

Fig. 58. Nombre de rameaux infestés par le puceron cendré du pommier (moyenne + erreur standard) dans les cinq modalités étudiées à trois dates. 223

Fig. 59. Évolution temporelle des abondances (moyenne + erreur standard) de *D. plantaginea* et de syrphes (œufs, larves et total) dans les rameaux marqués dans les cinq modalités étudiées. 224

Liste des tableaux

Tab. 1. Les principaux ennemis du pommier. 32

Tab. 2. Les pucerons du pommier, leur type de cycle biologique et leurs plantes hôtes. 33

Tab. 3. La sensibilité d'une liste non exhaustive de variétés de pommiers au puceron cendré du pommier. 44

Tab. 4. Le cortège de prédateurs relevé dans les colonies du puceron cendré du pommier. 53

Tab. 5. Main characteristics of the five studied apple orchards and the principal horticultural managements applied during the study period in the 2008 and 2009 spring seasons. 76

Tab. 6. Abundance and population parameters of RAA, ANE, ant, three major predators (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) and mummies during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards. 83

Tab. 7. Pearson correlation coefficients between the abundance of RAA, alatae RAA, ANE, ant, three major predators (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) and mummies during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards. 84

Tab. 8. Abundance of RAA predators and parasitoids classified by taxonomic group, life stage and sampling season, 2008 and 2009, weekly recorded on the 50 infested shoots marked in the five apple orchards (pooled numbers across each orchard and season). 87

Tab. 9. Species composition of the predators and parasitoids sampled in the 740 RAA colonies (destructive samplings) during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards (pooled numbers across each orchard and season). 92

Tab. 10. Caractéristiques des vergers de l'étude. 104

Tab. 11. Récapitulatif des nombres (moyens) de traitements effectués sur les vergers échantillonnés groupés par modalité (systèmes de protection). 105

Tab. 12. Résultats de l'ANOVA testant l'effet du facteur étudié (système de protection) sur les arthropodes observés dans les rameaux infestés par le puceron cendré du pommier. 106

Tab. 13. Les paramètres de comparaison entre les trois systèmes de protection. 106

Tab. 14. Le cortège d'auxiliaires (tous stades regroupés) recensés dans les 25 rameaux infestés par verger dans les trois systèmes de protection (résultats groupés par système). 107

Tab. 15. Abundance of the rosy apple aphid (RAA), alatae RAA, ants, natural enemies (NE), active natural enemies (ANE), common predator and parasitoid groups as well as NE and ANE richness, throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot). 123

Tab. 16. Total abundance (pooled shoots and dates) of predators and parasitoids of rosy apple aphid (RAA) according to taxonomic group and life-stage throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot). 126

Tab. 17. Species composition and abundance of the natural enemies (NE) sampled in the 430 rosy apple aphid (RAA) colonies (destructive samplings, pooled shoots and dates) throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot). 128

Tab. 18. Mean number (± standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA killed or dead over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) and in relation to the five initial RAA densities offered (25, 50, 75, 100 and 200) in the five predator (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)) and control (without predator) treatments. 151

Tab. 19. ANOVA test results indicating the effects of the four studied factors (Predator species and life-stage, RAA life-stage, temperature and RAA density) and their possible interactions on the RAA mortality in the predator and control (without predator) treatments and on the predation potency in the predator treatments. 152

Tab. 20. Effect of the three studied temperatures (15, 20 and 25°C) and the five initial RAA densities offered (25, 50, 75, 100 and 200) on the mean number (± standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours in the five predator treatments (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)). 153

Tab. 21. Résultats des ANOVA ou des tests de Kruskal-Wallis testant l'effet du facteur étudié (la prédation exprimée soit en 6 modalités décrites ci-dessous ou synthétisée en nombre de prédateurs) sur les abondances de *D. plantaginea* à chaque date d'observation. 169

Tab. 22. Résultats des ANOVA ou des tests de Kruskal-Wallis testant l'effet du facteur étudié (la prédation exprimée soit en 6 modalités décrites ci-dessous ou synthétisée en nombre de prédateurs) sur les abondances de *D. plantaginea* pour chaque classe d'infestation initiale. 172

Tab. 23. *Forficula* species (male and female) recorded from the sampling RAA colonies (Col.) and cardboard bands throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards in south-eastern France. 187

Tab. 24. Life table parameters, indicated by mean ± standard error and percentage, of the two broods from the 50 studied couples of *F. auricularia* from egg laying to adulthood, including first (N1), second (N2), third (N3), fourth (N4) and total (N) nymphal life-stages, in the south-eastern France conditions. 188

Tab. 25. Total arthropod groups sampled in 20 artificial shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France. 191

Tab. 26. *F. auricularia* number (Mean ± standard error per shelter) sampled in the artificial (corrugated cardboard) and natural (shoot infested by the rose apple aphid) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France and the correlation coefficients (Pearson) between the population dynamics of earwig sampled by both shelter types. 196

Tab. 27. Résultats des ANOVA testant l'effet du facteur étudié (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les abondances d'arthropodes observées dans les rameaux infestés et les abris artificiels. 208

Tab. 28. Comparaison des abondances d'arthropodes (moyenne par rameau ± erreur standard) dans les rameaux infestés dans les trois modalités étudiées (lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. 208

Tab. 29. Résultats des ANOVA testant les différences entre les modalités étudiées de point de vue des abondances totales des arthropodes observés dans les rameaux marqués et des taux d'infestation. 221

L’enjeu de la thèse

Dans un contexte politique et social de réduction de l’utilisation des pesticides (plan gouvernemental Ecophyto 2018, lancé en 2007 par le ministère de l’Agriculture et de la Pêche, qui a pour objectif de réduire de moitié l’utilisation de pesticides d’ici 2018 (Mollier et al., 2010)), la régulation naturelle potentielle par les auxiliaires peut jouer un rôle plus important. Nous avons donc désiré étudier le rôle des auxiliaires dans la lutte biologique contre **le puceron cendré, *Dysaphis plantaginea*** Passerini (Hemiptera: Aphididae) dans des vergers (surtout biologiques) de pommier afin de déterminer les conditions pouvant améliorer ce rôle.

Le pommier est la première culture fruitière française. Même si le carpocapse *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) est considéré comme le ravageur le plus important en vergers de pommier (Mills, 2005) directement devant *D. plantaginea*, son contrôle pourrait être facilité dans les années à venir grâce à l’utilisation grandissante de filets « Alt’Carpo » comme moyen de lutte physique (Severac et Romet, 2007; Romet et Severac, 2008). *D. plantaginea* est un ravageur important en **agriculture biologique (AB)**, mais est également devenu une menace en arboriculture **conventionnelle** (utilisant de forts intrants chimiques) car il existe peu de matières actives homologuées et car des phénomènes de résistance à certains insecticides ont été prouvés (Delorme et al., 1997; Bylemans, 2000). Globalement, le seuil d’intervention (le niveau de population de ravageurs au-dessus duquel le coût des dégâts entraînés est plus élevé que celui des traitement de protection) contre *D.* plantaginea est bas: la seule présence d’une fondatrice peut déclencher les traitements. En effet, son potentiel de multiplication élevé, sa grande nuisibilité et les contraintes des produits ou insecticides biologiques autorisés et homologués en France sont autant d’éléments supplémentaires qui font de *D. plantaginea* la cible de nombreuses recherches visant à proposer des solutions ou des innovations aux producteurs notamment en AB.

C’est l’enjeu de ce travail de thèse dans laquelle nous avons essayé d’acquérir une meilleure connaissance du potentiel de régulation des auxiliaires (prédateurs et parasitoïdes) dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* et de déterminer les meilleurs candidats possibles. En outre, il s’agira d’évaluer si des interventions (pratiques agronomiques ou biologiques) sont possibles pour augmenter la régulation naturelle.

Synthèse bibliographique

1. Quelques notions et concepts

1.1. La diversité biologique ou « biodiversité »

1.1.1. Qu'est-ce que la biodiversité ?

Dans sa forme la plus simple, la biodiversité représente la vie sur terre. De Fontaubert et al. (1996) définit la biodiversité plus spécifiquement comme « la variabilité des organismes vivants de toutes origines y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ».

1.1.2. Les nombreux visages de la biodiversité

En fait, comme l'illustre cette définition, la biodiversité regroupe trois types de diversité (Vandermeer et Perfecto, 1995; De Fontaubert et al., 1996; Altieri, 1999; Boller et al., 2004):

(1) La diversité génétique qui se manifeste, par exemple, dans une multitude de cultivars de plantes et de races d'animaux;

(2) La diversité des espèces, souvent considérée comme synonyme de biodiversité, elle représente le nombre d'espèces existantes dans un milieu donné comprenant donc les animaux, les végétaux, les champignons et les micro-organismes;

(3) La diversité des écosystèmes (diversité écologique) qui est représentée par les complexes dynamiques constitués par le milieu non vivant (le biotope), les organismes qui y vivent (la biocénose) et leurs interactions. En effet, les systèmes écologiques ne sont pas fixes, mais leurs composantes sont en constante évolution et varient avec le temps. A cause de cet aspect dynamique, les systèmes écologiques sont plus difficiles à catégoriser que les espèces, mais leur biodiversité est tout aussi importante. On peut signaler ici à titre d'exemple que des agents de lutte biologique peuvent être attirés dans les systèmes agricoles par la conception et l'aménagement d'écosystèmes (Altieri et al., 2005).

Ces différentes catégories, intimement reliées, montrent comment la biodiversité englobe des échelles différentes depuis le gène jusqu'à l'écosystème. La biodiversité, et sa conservation, ne doit pas être limitée à un seul de ces aspects car chacun de ces éléments forme un maillon de la grande chaîne de la vie (Boller et al., 2004). Cependant, les chercheurs en agronomie concentrent généralement leur attention sur les aspects de biodiversité qui sont spécifiques et immédiatement utilisables pour l'agriculteur et qu'on appelle maintenant fréquemment « **la biodiversité fonctionnelle** » (Norse, 1993; Boller et al., 2004). A l'échelle d'une exploitation, elle peut fournir beaucoup « de services cachés » comme le contrôle préventif et durable des ravageurs par leurs auxiliaires, « la lutte biologique », la conservation de l'eau, la purification de l'eau et de l'air, l'entretien de la fertilité du sol, la plus grande qualité alimentaire du fourrage, etc. L'intégration de la biodiversité dans le milieu agricole rend l'agriculture « **multifonctionnelle** » ce qui est une des bases de l'AB (Boller et al., 2004).

1.2. L'agriculture biologique

Les principes et pratiques sur lesquels repose l'AB ont été définis en détail par la Fédération Internationale des Mouvements d'Agriculture Biologique (**FIMAB**). L'AB est un système de production qui exclut largement l'utilisation d'engrais et de pesticides de synthèse, de régulateurs de croissance et d'additifs alimentaires pour le bétail. L'AB, dans la mesure du possible, utilise la rotation des cultures, le recyclage des matières organiques (résidus de récolte, fumier, etc.) et des méthodes biologiques de lutte antiparasitaire pour maintenir la productivité et l'ameublissement du sol, fournir les éléments nutritifs des plantes et lutter contre les insectes nuisibles, mauvaises herbes et autres parasites (FIMAB, 2004).

1.2.1. Situation dans le monde, en Europe et en France

L'AB est actuellement pratiquée dans plus de 120 pays (FIMAB, 2004). Les surfaces cultivées en AB ou en conversion vers l'AB dépassait en 2008 les 40 millions d'hectares dans le monde, dont 7.8 millions d'hectares en Europe. La moitié de cette surface européenne est le fait de seulement quatre pays, Royaume-Uni (9.4%), Allemagne (11.7%), Italie (12.9%) et Espagne (17.0%) (Eurostat, 2010). En France, quoiqu'il y ait eu des tentatives locales antérieures, on peut dire que l'AB organisée est née en 1960 avec la création de l'association « Nature et Progrès » (COI, 1999). Pourtant, la France qui représentait 40% de l'AB européenne dans les années 80 (Aubertot et al., 2005), aujourd'hui ne représente plus que 8%

(5ème position en 2008) (Eurostat, 2010). En 2008, 13298 producteurs (en 1982, 10000 producteurs) étaient engagés en AB, soit 583799 hectares (dont 10% en conversion) représentant 2% de la surface agricole utile française soit la 22e position sur les 27 pays européens. Malgré la forte progression ces dernières années, l'AB française stagne, et elle reste très en deçà de l'importance qu'elle a prise dans d'autres pays européens (16% de la surface agricole utile autrichienne, 10% en Suède et 9% en Italie) (Eurostat, 2010). La France apparaît bien comme un pays faiblement engagé dans les deux formes d'agriculture, **PFI** (**production fruitière intégrée** qui est un système de production économique de fruits de haute qualité donnant la priorité aux méthodes écologiquement plus sûres, minimisant les effets secondaires indésirables et l'utilisation de produits agrochimiques, afin d'améliorer la protection de l'environnement et la santé humaine) et AB, en comparaison avec les autres Etats-membres de l'Union Européenne. Alors que des pays comme le Danemark ou l'Autriche ont développé un fort secteur en AB, il n'existe en France pratiquement pas d'intermédiaire entre une agriculture « conventionnelle » ou PFI majoritairement intensive, et une AB qui occupe une part très modeste (Aubertot et al., 2005).

1.2.2. La lutte contre les ennemis des cultures en agriculture biologique

La lutte contre les ravageurs en AB est basée avant tout sur une compréhension approfondie et une gestion intelligente du système agricole pour que les insectes nuisibles aient de la difficulté à trouver leurs hôtes et à s'y installer et que les auxiliaires soient en nombre suffisant pour maintenir la pression phytosanitaire en dessous d'un seuil économique critique. Pour ce faire, la phytoprotection en AB est basée sur deux fondements: la biodiversité et la prévention (Boisclair et Estevez, 2006). L'AB, de cette manière, dispose en théorie d'une gamme de technologies plutôt modernes pouvant remplacer le recours à des produits de synthèse pour lutter contre les ennemis des cultures, comme des variétés résistantes aux maladies et l'utilisation d'antagonistes dans la lutte contre les ravageurs et les maladies (FIMAB, 2004). Cette dernière représente donc une alternative séduisante à la lutte chimique et peut être considérée comme un moyen pour l'homme de produire sa nourriture d'une façon durable. Dans la réalité, elle rencontre cependant des impasses techniques et doit accepter des rendements inférieurs (en partie acceptables grâce à des prix de vente plus élevés). Par exemple, en ce qui concerne les pommiers, les phénomènes de résistance du carpocapse vis à vis du virus de la granulose pourraient remettre en cause le développement de l'AB (Berling et al., 2009).

1.3. La lutte biologique

1.3.1. Définition

Le concept de la lutte biologique sous sa forme « scientifique » contre les ravageurs est connu pratiquement depuis plus d'un siècle. Pendant cette période, des efforts considérables ont été réalisés pour développer cette méthode de la lutte contre les ravageurs (Hoffmann et al., 1994). Il existe de nombreuses définitions de la lutte biologique mais nous nous en tiendrons à une définition générale telle que celle proposée par van Driesche et Bellows (1996) : « La lutte biologique est un processus agissant au niveau des populations et par lequel la densité de population d'une espèce est abaissée par l'effet d'une autre espèce qui agit par prédation, parasitisme, pathogénécité ou compétition ». La lutte biologique est donc l'utilisation d'organismes vivants dans le but de limiter la pullulation et/ou la nocivité des divers ennemis des cultures « rongeurs, insectes, nématodes, maladies des plantes et mauvaises herbes » (Vincent et Coderre, 1992; Eilenberg et al., 2001; Jourdheuil et al., 2002; Altieri et al., 2005). Cela implique que nous avons affaire à des systèmes biologiques complexes qui varient dans le temps et dans l'espace (FIMAB, 2004). La lutte biologique se base sur la régulation préventive et durable d'importants ravageurs par leurs ennemis naturels. Cette interaction se base alors sur trois éléments: le ravageur, l'auxiliaire et son habitat (Boller et al., 2004).

1.3.2. Les organismes utilisés en lutte biologique

Auxiliaire a la même signification qu'**antagoniste** ou **ennemi naturel**. Pratiquement tous les organismes vivants peuvent être considérés comme des auxiliaires selon l'angle avec lequel on examine leur écologie. Lorsqu'on s'intéresse aux arthropodes ravageurs, on peut les subdiviser en quatre groupes (Vincent et Coderre, 1992; van Driesche et Bellows, 1996; Boivin, 2001; Boller et al., 2004; Altieri et al., 2005):

1.3.2.1. <u>Les microorganismes</u>: Les microorganismes regroupent des bactéries (environ une centaine d'espèces), des virus (650-1200 espèces), des champignons (700 espèces) et des protozoaires (six phyla) pathogènes aux insectes (Boivin, 2001).

1.3.2.2. <u>Les nématodes entomophages</u>: Les nématodes entomophages exploitent les insectes comme ressource pour se développer et se reproduire. On retrouve des nématodes

entomophages dans 30 familles différentes ce qui représente environ 4000 espèces (van Driesche et Bellows, 1996).

1.3.2.3. <u>Les parasitoïdes</u>: Les parasitoïdes représentent une classe d'auxiliaires qui se développent sur ou dans un autre organisme « hôte » dont ils tirent leur moyen de subsistance et le tuent comme résultat direct ou indirect de leur développement (Eggleton et Gaston, 1990; Godfray, 1994; Boller et al., 2004; Altieri et al., 2005). Quand l'insecte parasitoïde émerge de sa chrysalide en tant qu'adulte, il se nourrit habituellement sur le miellat, le nectar ou le pollen, bien que quelques adultes se nourrissent des fluides du corps des hôtes et que d'autres exigent de l'eau additionnelle (Altieri et al., 2005). Normalement, les parasitoïdes sont plus petits de leurs proies et s'attaquent à un stade particulier de développement de la proie. Les parasitoïdes laissent souvent des traces de leur activité (par exemple, les momies des pucerons). Le mode de vie parasitoïde, tel que défini plus haut, représente entre 5 et 20% des espèces d'insectes (Eggleton et Belshaw, 1992; Godfray, 1994). On retrouve des espèces ayant un mode de vie parasitoïde dans 6 ordres: Hyménoptère (67000 espèces, environ 75% des parasitoïdes), Diptère (16000 espèces), Coléoptère (4000 espèces), Neuroptère (50 espèces), Lépidoptère (11 espèces) et Trichoptère (une espèce) (Boivin, 2001).

1.3.2.4. <u>Les prédateurs</u>: Les prédateurs tuent et consomment leurs proies souvent au stade larvaire. L'adulte peut soit avoir le même régime alimentaire que la larve (comme les forficules), soit être polliniphage, nectariphage, ou encore se nourrir de miellat des Homoptères (comme les syrphes). Les prédateurs sont généralement plus grands que leurs proies (Vincent et Coderre, 1992; van Driesche et Bellows, 1996; Boller et al., 2004). On retrouve des espèces prédatrices de façon importante chez neuf ordres d'insectes (van Driesche et Bellows, 1996) principalement chez les Hémiptères, Coléoptères, Diptères et Hyménoptères (Boivin, 2001).

1.3.3. Les grands types de lutte biologique

On reconnaît classiquement trois types de lutte biologique (Vincent et Coderre, 1992; van Driesche et Bellows, 1996; Boivin, 2001; Altieri et al., 2005; Winkler, 2005):

1.3.3.1. <u>La lutte biologique par introduction ou l'acclimatation</u> où des auxiliaires exotiques sont introduits pour contrôler les ravageurs exotiques. Cette approche a été utilisée avec succès dans les champs ouverts (Winkler, 2005). Cette tactique a conduit à la réduction

permanente de plus de 165 espèces de ravageurs dans le monde entier (van Lenteren et Colazza, 2006).

1.3.3.2. La lutte biologique augmentative: les auxiliaires exotiques ou indigènes sont périodiquement libérés à des périodes choisies, soit en inondant un champ avec un grand nombre d'individus sans que l'établissement et la reproduction de ceux-ci soient visés (**lutte biologique inondative**), soit en inoculant de relatives faibles quantités d'auxiliaires qui doivent s'établir, se multiplier et coloniser une zone donnée et c'est donc leur descendance qui sera efficace (**lutte biologique inoculative**). Cependant cet établissement n'est généralement pas permanent et des introductions doivent être faites une ou plusieurs fois par saison.

Cette tactique est employée souvent dans des systèmes agricoles fermés comme les serres (Winkler, 2005). D'après van Lenteren et Colazza (2006), la lutte biologique augmentative a été employée depuis 90 années, et plus de 150 espèces d'auxiliaires sont disponibles commercialement pour la lutte contre environ 100 espèces de ravageurs.

1.3.3.3. La lutte biologique par conservation: La lutte biologique par conservation tend à manipuler l'habitat afin d'augmenter l'impact des auxiliaires déjà présents dans la culture, en utilisant les pesticides au minimum et en fournissant les ressources écologiques principales (**infrastructures écologiques**). L'Organisation Internationale de Lutte Biologique (**OILB**) définit l'Infrastructure écologique comme « toute infrastructure, dans une ferme ou dans un rayon d'environ 150 m, qui a une valeur écologique, telle que la haie, la prairie, la bande florale, le tas en pierre, etc. » et juge que son utilisation judicieuse augmente la biodiversité fonctionnelle de la ferme (Boller et al., 2004).

2. Présentation des modèles biologiques étudiés

2.1. Le pommier cultivé, *Malus x domestica* Borkh.

2.1.1. L'intérêt économique

Le pommier appartient à la famille des Rosaceae. Dans le monde, il existe environ 6000 variétés de pommier cultivées, dont 10 constituent 90 % de la production en Europe (Eurofel, 2006). La pomme est un produit important sur le marché mondial avec une production de 69.6 millions de tonnes en 2008. En effet, elle est le quatrième fruit le plus

consommé après les agrumes, la banane et le raisin. Sur le marché national, le pommier est la première culture fruitière française avec une superficie cultivée de 52200 ha en 2008. La France, avec une production de presque 2 millions de tonnes en 2008, est le 7ème producteur mondial et le second européen après l'Italie (FAOstat, 2010). En conséquence, cette culture est l'objet de nombreuses recherches pour améliorer sa production ainsi que sa protection contre ses ravageurs et maladies.

2.1.2. Les principaux ennemis du pommier

Le pommier est sujet à plusieurs attaques de maladies et de ravageurs qui occasionnent des dégâts importants, surtout en AB. Les plus fréquentes sont celles de la tavelure, de l'oïdium, des pucerons, du carpocapse, de la cochenille et des acariens (Tab. 1). Les producteurs de pommes en AB rencontrent de façon croissante de nombreux obstacles et difficultés pour lutter contre ces ennemis. C'est spécialement le cas du contrôle du puceron cendré, *D. plantaginea* qui est considéré comme la plus dangereuse espèce de pucerons qui attaque le pommier (Lathrop, 1928; Graf, 1999; Kehrli et Wyss, 2001; Blommers et al., 2004) (Tab. 1 et 2).

2.2. Le puceron cendré du pommier, *Dysaphis plantaginea* Passerini

2.2.1. Aperçu historique et position systématique

D. plantaginea est d'origine européenne. Il a été introduit en Amérique du Nord avant 1850 et il est également présent en Afrique du Nord, au Moyen-Orient et en Asie (Baker et Turner, 1916; Blackman et Eastop, 1984; Heie, 1992). Il semble toutefois que ce n'est que vers 1900 que l'insecte a pris de l'importance comme ravageur de premier plan (Baker et Turner, 1916). En raison de sa large répartition géographique, le nom scientifique de *D. plantaginea* a été, dans le doute, décrit en divers pays sous noms différents depuis 1841: *Aphis malifoliae* Fitch; *A. pyri* Boyer de Fonscolombe; *A. crataegii* Kaltenbach; *A. sorbi* Kaltenbach; *A. kochii* Schouteden; *Myzus plantaginis* Passerini (Baker et Turner, 1916); *Anuraphis roseus* Baker (Lathrop, 1928); *Sappaphis mali* Ferr. C. (Börner et al., 1957); *S. plantaginea* Passerini (Stroyan, 1957) et enfin *D. plantaginea* Passerini (Bonnemaison, 1959).

Tab. 1. Les principaux ennemis du pommier (Ohlendorf, 1999; Blommers, 1994; Janick et Moore, 1996).

Groupe	Nom français	Nom scientifique
Insectes		
Lépidoptères	Le carpocapse	*Cydia pomonella* L.
	La tordeuse orientale	*Cydia molesta* Busck.
	La tordeuse de la pleure	*Adoxophyes reticulana* Hb.
	La tordeuse rouge des bourgeons	*Spilonota ocellana* F.
	La tordeuse pâle du pommier	*Pseudexentera mali* Freeman
	La tordeuse du pommier	*Archips argyrospilus* Walker
	La phalène brumeuse	*Operophtera brumata* L.
	La zeuzère	*Zeuzera pyrina* L.
	Le cossus gâte-bois	*Cossus cossus* L.
	La sésie du pommier	*Synanthedon myopaeformis* Borkh.
	La mineuse du pommier	*Phyllonorycter blancardella* Fabricius
	Le cémiostome du pommier	*Leucoptera malifoliella* Costa
	L'hyponomeute du pommier	*Yponomeuta malinellus* Zeller
Hémiptères	Le puceron cendré du pommier	*Dysaphis plantaginea* Passerini
	Le puceron vert non migrant du pommier	*Aphis pomi* De Geer
	Le puceron vert migrant du pommier	*Rhopalosiphum insertum* Walker
	Le puceron lanigère du pommier	*Eriosoma lanigerum* Hausmann
	Le puceron des galles rouges	*Dysaphis* spp.
	Le puceron vert des citrus	*Aphis spiraecola* Patch
	La lygide du pommier	*Lygidea mendax* Reuter
	La punaise terne	*Lygus lineolaris* Palisot de Beauvois
	La cicadelle blanche du pommier	*Typhlocyba pomaria* McAtee
	La cicadelle des rosiers	*Edwardsiana rosae* L.
	Le membracide bison	*Stictocephala bisonia* Kopp & Yonke
	La cochenille ostréiforme	*Quadraspidiotus ostraeiformis* Curtis
	La cochenille virgule du pommier	*Lepidosaphes ulmi* L.
Diptères	La mouche de la pomme	*Rhagoletis pomonella* Walsh
	La cécidomyie des feuilles	*Dasyneura mali* Kieffer
Coléoptères	L'anthonome du pommier	*Anthonomus pomorum* L.
Hyménoptères	L'hoplocampe du pommier	*Hoplocampa testudinea* Klug
Thysanoptères	Le thrips californien	*Frankliniella occidentalis* Pergande
Acariens		
	L'acarien rouge	*Panonychus ulmi* Koch
	L'acarien jaune	*Tetranychus urticae* Koch
	Le phytopte libre du pommier	*Aculus schlechentdali* Nalepa
Maladies		
Champignons	La tavelure du pommier	*Venturia inaequalis* Cooke
	L'oïdium	*Podosphaera leucotricha* Ell. & Ev.
	Le chancre du collet	*Phytophtora cactorum* Lebert & Cohn
	La moniliose	*Monilia fructigena* Aderhold & Ruhl.
	Le chancre européen	*Nectria galligena* Bresad.
Bactéries	Le feu bactérien	*Erwinia amylovora* Burrill
	Le flétrissement des bouquets floraux	*Pseudomonas syringae* Van Hall
Virus	La mosaïque du pommier	Genus: Ilarvirus
Nématodes		
	Le nematode des lésions	*Pratylenchus vulnus* Allen & Jensen
	Le nématode à galle	*Meloidogyne incognita* Kofoid & White
	Le nématode dague américain	*Xiphinema americanum* Cobb

La position systématique de *D. plantaginea* dans la classification est la suivante:

Règne (Kingdom):	Animalia
Embranchement (Phylum):	Arthropoda
Sous-embranchement (Subphylum):	Hexapoda
Classe (Class):	Insecta
Sous-classe (Subclass):	Pterygota
Ordre (Order):	Hemiptera
Sous-ordre (Suborder):	Homoptera
Famille (Family):	Aphididae
Sous-famille (Subfamily):	Aphidinae
Genre (Genus):	Dysaphis
Espèce (Species):	*Dysaphis plantaginea*
Nom binominal (Binomial nomenclature):	*Dysaphis plantaginea* (Passerini, 1860)

Tab. 2. Les pucerons du pommier, leur type de cycle biologique et leurs plantes hôtes (ACTA, 1998).

Espèce	Reproduction	No. d'hôtes	Hôte primaire	Hôte secondaire
A. pomi	Holocyclique (1)	Monœcique (3)	Pommier, poirier	-
D. plantaginea	Holocyclique	Diœcique (4)	Pommier	Plantain
D. spp.	Holocyclique	Diœcique	Pommier	Ombellifères
R. insertum	Holocyclique	Diœcique	Pommier, poirier, aubépine	graminées
E. lanigerum	Anholocyclique (2)	Monœcique	Orme américain (5)	Pommier, aubépine
A. spiraecola	Anholocyclique	Hétérœcique (4)	Spirées, citrus	Pommier, poirier, citrus

(1) Espèce **holocyclique**: espèce qui a gardé la possibilité d'effectuer un cycle biologique complet avec deux types de reproductions sexuée (mâle + femelle) et asexuée (par parthénogenèse).
(2) Espèce **anholocyclique**: espèce qui a perdu totalement ou partiellement la possibilité de se reproduire par la voie sexuée et se multiplie toute l'année par parthénogenèse.
(3) Espèce **monœcique**: espèce qui accomplit la totalité de son cycle sur les plantes de la même espèce ou d'espèces très voisines et apparentées sur le plan botanique.
(4) Espèce **hétérœcique** ou **diœcique**: espèce qui nécessite deux plantes hôtes de familles botaniques différentes pour accomplir tout son cycle.
(5) Non présent en Europe.

2.2.2. Morphologie

L'œuf de *D. plantaginea* récemment pondu est ovale (0.5 mm de longueur) de couleur jaune pâle et devient noir brillant en environ quatre jours. Au début de leur développement, les larves sont beiges puis deviennent gris-brun en passant par la couleur rose (Fig. 1). L'adulte aptère est de forme globuleuse (1.5 - 3 mm de longueur), vert olive foncé ou rose vineux, recouvert d'une fine pulvérulence blanche à grisâtre, d'où son nom (Fig. 1). L'extrémité des antennes et les cornicules, longues et sub-cylindriques, est sombre. La cauda (queue) est très courte, triangulaire, large à la base. Le puceron ailé (1.8 à 2.4 mm de longueur) est presque noir avec une tache brun foncé brillante au centre de l'abdomen et possède deux paires d'ailes hyalines, aux extrémités arrondies (Baker et Turner, 1916; Lathrop, 1928; ACTA, 1998).

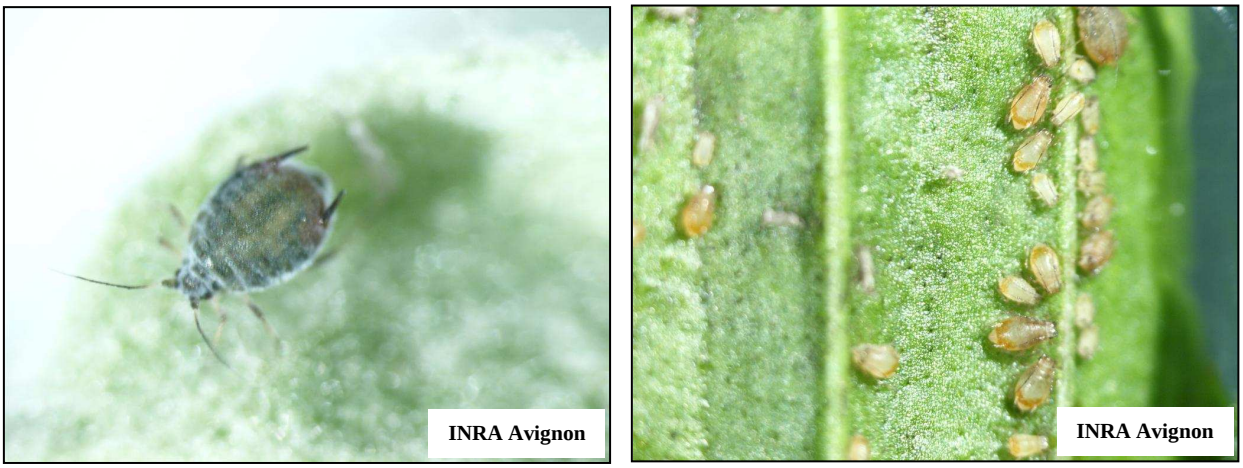


Fig. 1. Un adulte aptère (à gauche) et des larves d'âges différents (à droite) du puceron cendré du pommier.

2.2.3. Importance économique et dégâts sur le pommier

D. plantaginea est un des ravageurs du pommier les plus nuisible (Lathrop, 1928; Graf, 1999; Kehrli et Wyss, 2001; Blommers et al., 2004), surtout en AB et PFI (Wyss et al., 1999a,b; Cross et al., 2007). A l'heure actuelle, cette espèce est présente dans presque toutes les régions productrices de pommes au monde: en Allemagne (Schulz et al., 1997; Qubbaj et al., 2005), Belgique (Hemptinne et al., 1995; Bribosia et al., 2004, 2005a,b,c; Peusens et al., 2006), Bulgarie (Andreev et Kutinkova, 2004; Arnaoudovand et Kutinkova, 2006), Canada (Brown, 2008), Croatie (Ciglar et Baric, 2001a,b), Espagne (Miñarro et al., 2005; Alins et al., 2007a,b; Miñarro et Dapena, 2007, 2008), Etats-Unis (Baker et Turner, 1916; Lathrop, 1928; Hull et Starner, 1983; Knight et al., 2001; Brown et Mathews, 2007), France (Rat-Morris, 1994; Romet, 2004a,b), Italie (De Berardinis et al., 1994; Angeli et Forti, 1999; Angeli et Simoni, 2006), Pays-Bas (Evenhuis, 1964; Blommers, 1994; Blommers et al., 2004), Pologne (Wilkaniec et Trzcinski, 1997), Portugal (Cruz De Boelpaepe et al., 1987), Roumanie (Trandafirescu et al., 2004), Royaume-Uni (Forrest et Dixon, 1975; Cross et al., 2007; Dewhirst et al., 2008; Stewart-Jones et al., 2007, 2008), Slovénie (Lešnik et al., 2005) et Suisse (Graf, 1999; Wyss et al., 1999a,b; Kehrli et Wyss, 2001; Wyss et Daniel, 2004; Bürgel et al., 2005; Graf et al., 2006).

D. plantaginea, comme tous les pucerons, se nourrit exclusivement aux dépends des plantes (phytophages) et possède un système buccal de type piqueur-suceur composé de styles perforants, longs et souples, coulissant dans un rostre. Les stylets permettent aux pucerons d'effectuer des piqûres dans les plantes et d'atteindre les faisceaux cribro-vasculaires du phloème, transporteurs (où ils prélèveront) de la sève élaborée (aliment quasi-exclusif des pucerons) (Sauvion, 1995). Chez *D. plantaginea*, ce comportement alimentaire provoque de

forts enroulements et des déformations foliaires (Fig. 2). Les feuilles s'enroulent longitudinalement vers le bas, le long de la nervure médiane, par une croissance différente des deux faces opposées de la feuille (Bonnemaison, 1959; Forrest et Dixon, 1975; Forrest, 1987). Ces enroulements typiques, toujours dirigés vers la face inférieure de la feuille (où les pucerons sont principalement présents), sont associés à un jaunissement ou une dépigmentation plus ou moins marquée. Varn (1987) a démontré que *D. plantaginea* réduit respectivement la photosynthèse et la teneur des feuilles en chlorophylle de 50 et 25%. La salive injectée lors des piqûres de *D. plantaginea* provoque des pseudo-galles sur les jeunes branches (Forrest et Dixon, 1975; Forrest, 1987). Les pucerons prélèvent directement dans la sève phloémienne une partie des produits de la photosynthèse, dont les acides aminés essentiels à la plante. Ces prélèvements et les déformations qui persistent après le départ des pucerons, lors d'infestations massives, peuvent provoquer un arrêt de la croissance des pousses (Fig. 2). Les déformations des pousses peuvent se répercuter à long terme sur le pommier et rendent délicates les opérations de taille (Bassino, 1982; Miles, 1989; Wellings et al., 1989). Sur les jeunes arbres, les déformations peuvent empêcher la formation des couronnes (Lathrop, 1928).

Ces effets nocifs de *D. plantaginea* sur la vigueur de la plante-hôte peuvent compromettre sérieusement la formation de l'arbre ainsi que la récolte, avec une diminution de floraison l'année suivante (Bonnemaison, 1959; Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Blommers et al., 2004). Il réduit également le développement des fruits et les rend malformés, malingres et sans valeur commerciale (Fig. 2) (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; De Berardinis et al., 1994; Hemptinne et al., 1995; Wilkaniec et Trzcinski, 1997; Harvey et al., 2003; Graf et al., 2006). Si le nombre de fruits dépasse 15 par arbre âgé de deux ans, un modèle, proposé par De Berardinis et al. (1994), prédit que la croissance des fruits est réduite de plus de 25% pour n'importe quelle densité de *D. plantaginea*. La déformation des fruits est une conséquence des piqûres effectuées par les pucerons sur l'ovaire infère des fleurs ou des lésions produites durant la nouaison (Cruz De Boelpaepe et al., 1987).

De plus, la présence de nombreux pucerons est accompagnée de la sécrétion des produits non assimilés ou transformés par l'insecte qui forment le miellat rejeté par l'anus sur la plante. Ce miellat, non toxique en lui-même, peut soit agir directement en occultant les stomates, soit lorsqu'il est trop abondant, provoquer à la surface des feuilles un effet osmotique de nature à créer un appel d'eau à travers la membrane semi-perméable constituée par l'épiderme de la feuille. L'eau, ainsi soutirée de la plante, s'évapore très facilement, et le miellat agit alors comme un drain dessicant très actif, rapidement mortel dans des conditions

favorisant l'évaporation (Comeau, 1992). Le miellat constitue aussi un milieu riche pour le développement de champignons saprophytes qui noircissent notamment les parties consommables des plantes. Ce noircissement créé par les spores des champignons est appelé fumagine et rend impropre la commercialisation des fruits (Sauvion, 1995; Angeli et Simoni, 2006).

Il est toujours difficile d'isoler une cause particulière dans un complexe de causes pour estimer des pertes de rendement en conditions des vergers (Wellings et al., 1989). Cependant,

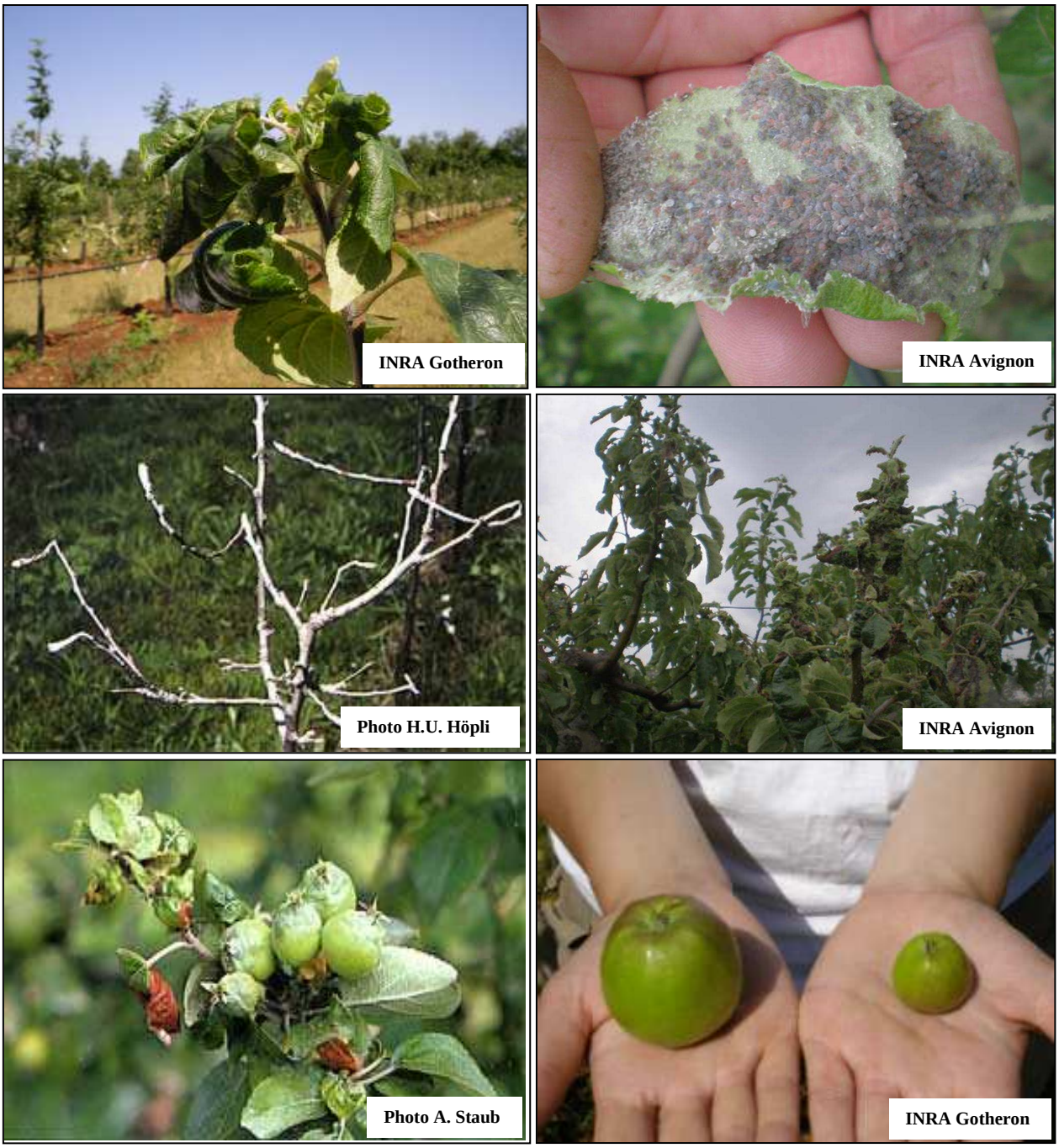


Fig. 2. Différents symptômes et dégâts de puceron cendré du pommier.

plusieurs études ont essayé de chiffrer les pertes liées aux dégâts produits par *D. plantaginea* et estiment qu'en absence de mesure de protection, ils peuvent atteindre 30 à 80% en vergers commerciaux (Bassino, 1982; Schepers, 1989; De Berardinis et al., 1994; Blommers et al., 2004; Schulz, 2003 in Qubbaj et al., 2005; Brown, 2008).

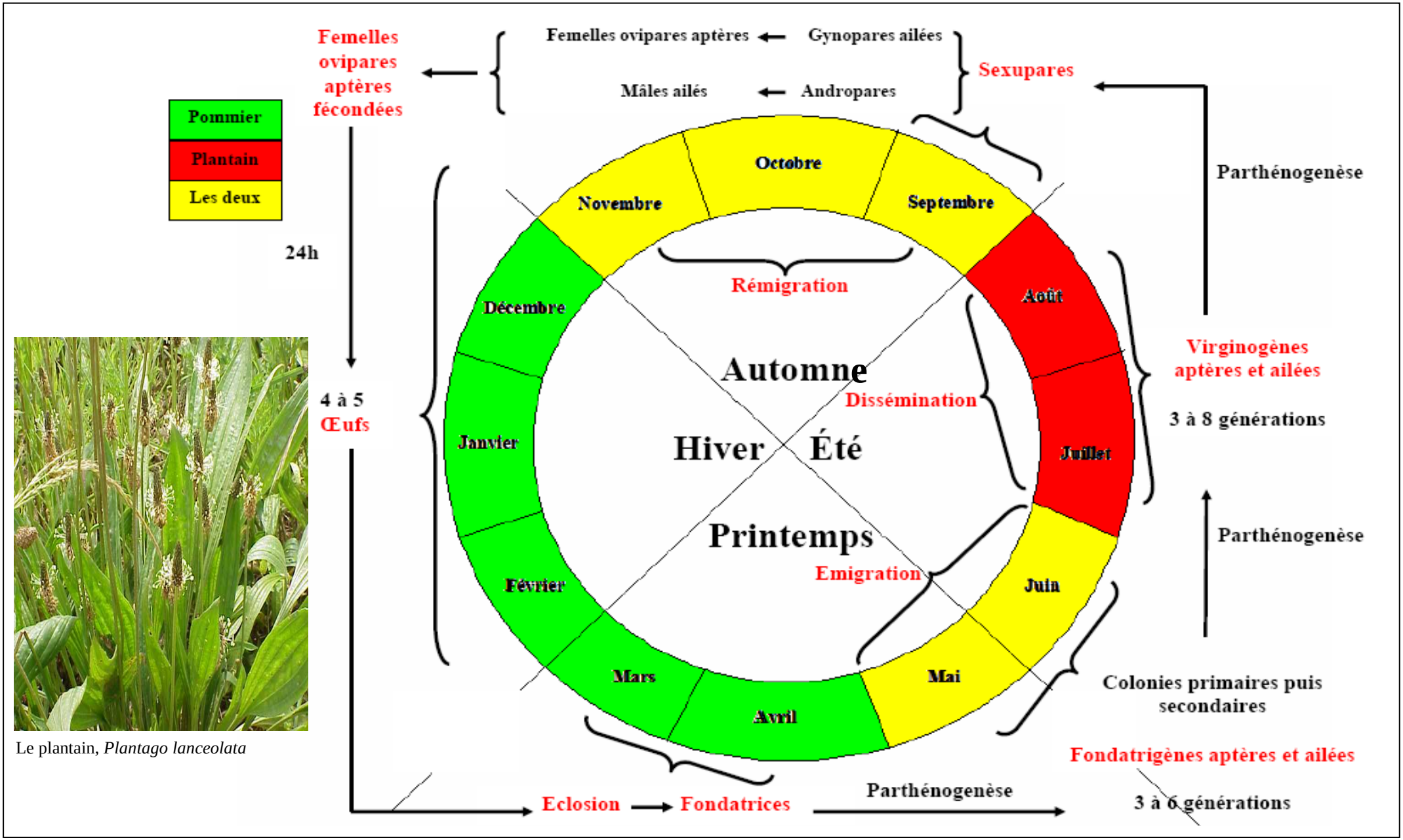
2.2.4. Le cycle biologique de *D. plantaginea*

La biologie et la phénologie de *D. plantaginea* ont été largement décrites (Baker et Turner, 1916; Lathrop, 1928; Bonnemaison, 1959; Graf et al., 1985a,b, 2006; Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Baronio et al., 1988a,b; De Berardinis et al., 1994; Rat-Morris, 1994; Hemptinne et al., 1995; ACTA, 1998; Angeli et Forti, 1999; Blommers et al., 2004; Angeli et Simoni, 2006; Arnaoudovand et Kutinkova, 2006; Cross et al., 2007; Miñarro et Dapena, 2007). Comme la plupart des pucerons, le cycle évolutif de *D. plantaginea* (Fig. 3) a trois caractéristiques:

(1) **Un cycle diœcique** (Tab. 2) qui s'effectue sur deux plantes différentes; le pommier *M. domestica* comme hôte ligneux primaire et le plantain *Plantago* spp. (Lamiales: Plantaginaceae) comme hôte herbacé secondaire. Le plantain lancéolé, *P. lanceolata* L. (Plantaginaceae) est l'hôte secondaire privilégié de *D. plantaginea* (Fig. 3). Bonnemaison (1959) a comparé l'attractivité de trois espèces de Plantago vis-à-vis des émigrants: *P. lanceolata* s'est montré plus attractif que *P. major* L. et *P. media* L.

(2) **Un cycle complet ou holocyclique** (Tab. 2) qui correspond à une reproduction des individus par 2 moyens: (i) une reproduction asexuée, sans fécondation, où seules les femelles assurent la multiplication des individus et engendrent directement des larves sans qu'il y ait eu ponte et (ii) une reproduction sexuée avec accouplement (mâle et femelle) et ponte (œuf hivernant).

(3) **Un cycle avec normalement trois périodes de formation d'ailés:** une première période de vol a lieu au printemps et correspond au départ des ailés du pommier pour rejoindre le plantain: c'est le vol d'**émigration (**s'échelonnant sur plusieurs semaines de la fin avril à début juillet selon les années et particulièrement intense durant le mois de juin). Au cours de l'été, on observe une série de petits vols correspondant à des ailés qui se déplacent du plantain au plantain: ce sont les vols de **dissémination**. Enfin, à l'automne, on observe le vol des sexupares qui retournent sur le pommier: c'est le vol de **rémigration ou** vol **de retour** (il débute généralement dès début septembre et il est maximal en octobre, mais peut durer longtemps puisqu'il n'est pas rare d'observer des ailés jusqu'en décembre).



Le plantain, *Plantago lanceolata*

Fig. 3. Schéma synthétique du cycle de vie du puceron cendré du pommier, *D. plantaginea*.

Les oeufs fécondés sont déposés à l'automne isolément ou en petits groupes, de préférence sur le bois des jeunes pousses de 1 ou 3 ans, souvent à la base des bourgeons de pommier. Les œufs peuvent aussi être déposés à la base des rameaux ou sur le tronc. Ces œufs hivernants éclosent au début du printemps (mi-mars) au moment du gonflement des bourgeons (stades phénologiques B – C (Fig. 4)) et donnent naissance aux larves qui se développent sur les jeunes bourgeons et deviennent des **fondatrices**. Ces dernières sont des femelles vivipares aptères et peuvent en effet donner naissance chacune à environ 70 à 80 larves qui deviendront des femelles parthénogénétiques aptères appelées **fondatrigènes**. Trois à six générations de fondatrigènes vivipares se développent au cours du printemps et jusqu'au début de l'été. À partir de la troisième génération, des fondatrigènes ailées apparaissent, elles annoncent la migration vers le plantain, car ces ailées ne peuvent pas survivre sur les pommiers. La proportion des formes ailées augmente rapidement au cours des générations suivantes, et ce de façon plus importante sur les **feuilles âgées** (rôle de la qualité nutritive de la plante hôte) ainsi que sur les **rameaux les mieux exposés** (effet de type climatique: quantité d'éclairement, température ou effet trophique lié à l'état physiologique du rameau). Les fortes densités de *D. plantaginea* entraînent un **effet de groupe** qui augmente aussi fortement le pourcentage des formes ailées. Sur le plantain, elles engendrent plusieurs générations d'aptères et d'ailés parthénogénétiques, les **virginogènes**. Elles se tiennent de préférence à la face inférieure des feuilles âgées, le long des nervures. Trois à huit générations virginogènes vivipares s'y succèdent avant l'apparition de individus sexués à l'automne. Bien que Lathrop (1928) ait considéré que *D. plantaginea* puisse passer l'hiver sur le plantain et s'y reproduire de manière exclusivement parthénogénétique, en réalisant un **anholocycle** (Tab. 2), Bonnemaison (1959) considère qu'en France, *D. plantaginea* est une espèce à migration absolue. Au début de l'automne suivant et sur plusieurs semaines, des femelles parthénogénétiques particulières apparaissent, les **sexupares**. La production des sexupares est principalement sous la dépendance de la **photopériode**. Les sexupares sont soit des **gynopares** ailées soit des **andropares** qui donneront naissance à des mâles ailés. Les gynopares ailées sont les premières à regagner les pommiers et donnent exclusivement naissance à des femelles sexuées ovipares aptères. Celles-ci seront fécondées par les mâles ailés qui viennent les rejoindre sur le pommier. Mâles et femelles peuvent s'accoupler plusieurs fois. Les femelles fécondées commencent à pondre 24 h après l'accouplement, et pondent jusqu'à 8 œufs avec une moyenne de 4.3 œufs qui assureront l'hivernation de l'espèce sur le pommier.

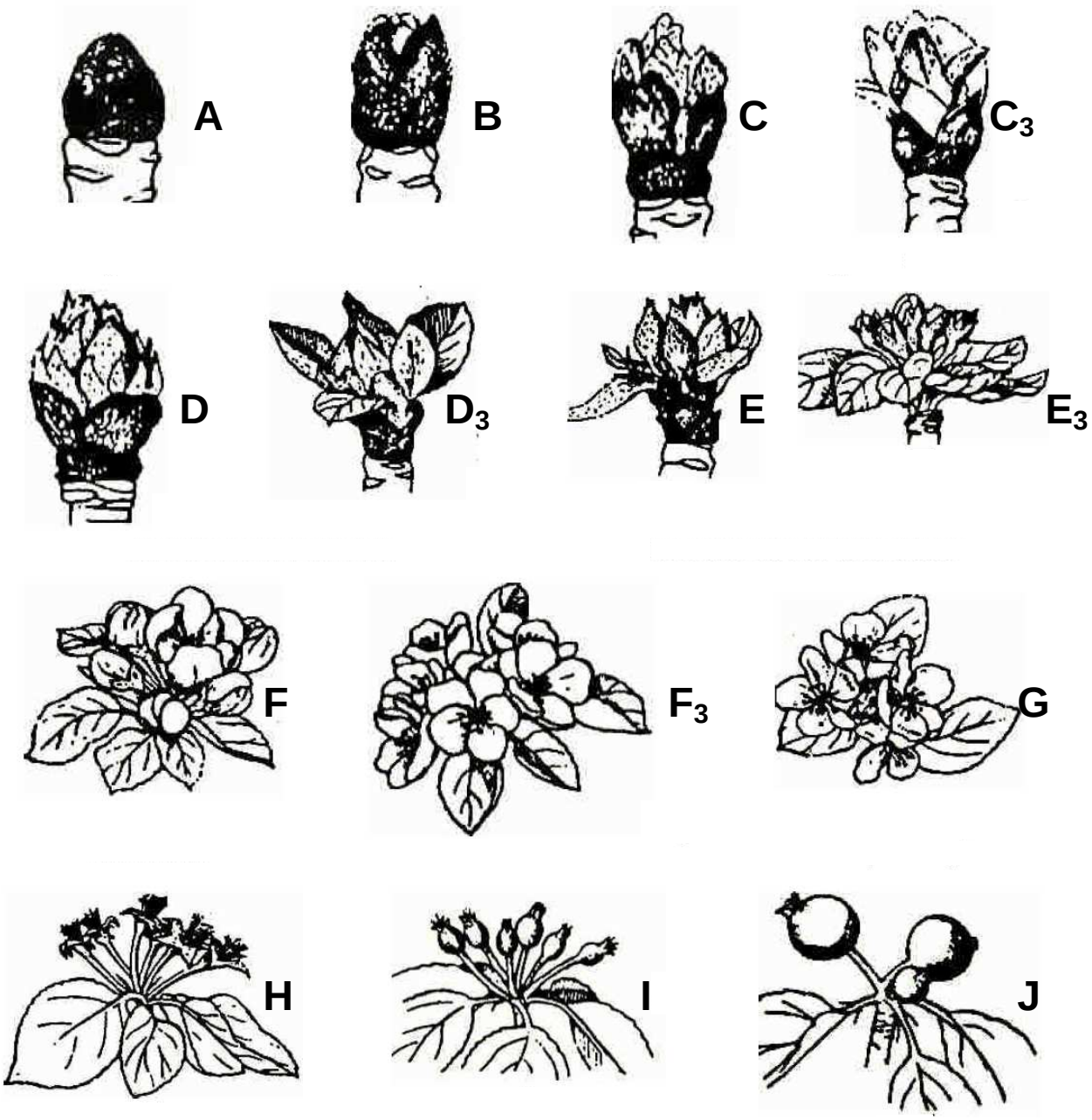


Fig. 4. Stades phénologiques du pommier d'après Fleckinger (INRA).

A: Bourgeon d'hiver
B: Bourgeon gonflé
C et C_3: Gonflement apparent (sortie des feuilles, pointes vertes)
D et D_3: Apparition des boutons floraux
E et E_3: Les sépales laissent voir les pétales (pointes roses)
F: Début floraison
F_3: Pleine floraison
G: Chute des premiers pétales
H: Chute des derniers pétales
I: Nouaison
J: Grossissement des fruits

2.2.5. Les phases sensibles du cycle de *D. plantaginea* et les systèmes de prévision d'apparition de ces phases

Plusieurs études ont montré que pour essayer de lutter efficacement contre *D. plantaginea*, il faut essayer de « casser » son cycle, ce qui est possible lors de deux phases en particulier. La première phase est le tout début de l'infestation, au printemps, pour bien cibler **les oeufs prêts à éclore et les jeunes fondatrices** (stades phénologiques C – E (Fig. 4)) avant qu'ils ne soient protégés dans les feuilles enroulées (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Baudry, 1998; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Graf et al., 2006; Brown et Mathews, 2007; Brown, 2008). La deuxième phase est à l'automne, au moment du **vol de rémigration** quand les individus sexués sont de retour sur le pommier et avant l'accouplement et la ponte (Kehrli et Wyss, 2001; Wyss et Daniel, 2004; Bürgel et al., 2005; Cross et al., 2007; Brown, 2008).

Comme l'abondance et les dates d'occurrence de *D. plantaginea* varient beaucoup d'une année à l'autre, principalement à cause des facteurs climatiques (Baker et Turner, 1916; Lathrop, 1928; Bonnemaison, 1959; Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Hemptinne et al., 1995; Bribosia et al., 2005a; Graf et al., 1999, 2006), il est clairement avantageux de prédire ces deux phases pour estimer les risques d'infestations et déterminer le moment le plus propice pour intervenir. En France, le réseau de piégeage AGRAPHID permet de suivre l'activité de vol des pucerons grâce à des tours à succion et peut être utilisé pour décrire les tendances de la dynamique de population de *D. plantaginea* (ACTA, 1998). Les courbes issues de captures sont typiquement bimodales (deux pics correspondant aux vols d'émigration et de rémigration). Hemptinne et al. (1995) ont montré que les captures de *D. plantaginea* par ces pièges aspirants sont positivement corrélées avec son abondance dans les vergers. De plus, l'abondance de *D. plantaginea* en automne est positivement corrélée avec les captures du printemps et la température moyenne en mai. L'abondance au printemps est corrélée avec la température moyenne d'octobre et de décembre de l'année précédente (Hemptinne et al., 1995). En Suisse, des modèles phénologiques déterministes de la dynamique de population de *D. plantaginea* ont été développés en se basant principalement sur la relation avec la température (Graf et al., 1985a, 2006; Samietz et al., 2007). Par exemple, en se basant sur ces modèles, nous pouvons prédire la phase sensible printanière du cycle de *D. plantaginea* en considérant que la constante thermique du développement des œufs est de 140 degrés jour au dessus du seuil thermique de développement qui est de 4°C (Graf et al., 2006). Les principaux obstacles à une utilisation efficace de ces modèles sont la diversité et la complexité de leurs approches, les normes manquantes pour les données d'entrée et de sortie et le manque

d'interface conviviale et donc ils cadrent mal avec la pratique actuelle de traitement contre *D. plantaginea* par les arboriculteurs (Samietz et al., 2007).

2.2.6. Moyens disponibles pour maîtriser *D. plantaginea* en agriculture biologique

On peut résumer les points clés de la lutte contre ce ravageur en AB qui passe par ensemble de techniques, car aucune des ces méthodes isolément n'a pu jusqu'ici amener au contrôle de *D. plantaginea* et le maintenir sous le seuil des dégâts économiques.

2.2.6.1. La lutte variétale ou génétique: En AB, il est primordial de rechercher une rusticité globale des variétés. Les variétés résistantes renforcent la crédibilité de l'AB. Le critère de sensibilité au *D. plantaginea* est déterminant, mais trouver des variétés résistantes à l'ensemble ou à la plupart des ennemis naturels du pommier reste toujours problématique. Plusieurs études ont été menées pour tester la sensibilité de plusieurs variétés de pommier à *D. plantaginea* (Tab. 3). Des variétés tolérantes comme Florina ne subissent pratiquement aucune perte suite aux attaques de *D. plantaginea*. Mais à l'instar des nombreuses variétés de pommes résistantes à la tavelure (qui représentent moins de 2% des surfaces en pomme en France), leur développement est freiné par l'accès au marché, qui reste le premier critère de choix des arboriculteurs (y compris en AB).

2.2.6.2. La lutte biotechnique: Plusieurs études prometteuses effectuées au Royaume-Uni (Fitzgerald et al., 2005, 2007; Jay et al., 2007; Stewart-Jones et al., 2007; Dewhirst et al., 2008) et aux Pays Bas (Tol et Helsen, 2004) ont été menées récemment pour identifier les phéromones sexuelles de *D. plantaginea*. Ces résultats pourraient permettre de développer des pièges à phéromone qui pourraient perturber voire empêcher les sexupares de se rencontrer à l'automne. De plus, si cette technique devenait accessible, elle permettrait de déterminer avec précision la meilleure période d'intervention et rendrait la procédure d'estimation des populations automnales plus aisée, plus rapide et sans doute plus fiable. Mais cela devrait dans ce cas, s'accompagner d'une méthode de lutte utilisable en AB et efficace sur les sexupares.

2.2.6.3. L'extinction du plantain: En Espagne (Alins et al., 2007a) et au Canada (Brown, 2008), des expériences ont montré que la présence ou l'élimination locale du plantain, *P. lanceolata* n'a pas d'influence sur l'abondance de *D. plantaginea* sur les pommiers.

2.2.6.4. <u>La défoliation artificielle</u>: Si la chute des feuilles intervient de façon précoce, les mâles ailés et les gynopares ne peuvent pas s'alimenter, et/ou les femelles ovipares ne peuvent pas parvenir à maturité et pondre, ce qui les éliminent en quasi totalité. Ces morphes sexuels sont adaptés à la vie sur les feuilles âgées et ne produisent pas de symptômes car la croissance des rameaux s'arrête normalement avant septembre (Blommers et al., 2004; Dupont et al., 2005). L'idée de la défoliation artificielle automnale avant la période du vol de retour a été étudiée en Suisse (Hoehn et al., 2003), en Espagne (Alins et al., 2007b) et en France (Romet, 2004a,b) et a eu une influence négative significative (en Suisse et en Espagne) sur les populations de l'année suivante ce qui permit de valider l'intérêt potentiel d'une intervention automnale. Cependant, nous devons rester prudents car ces études n'ont jamais réalisé la défoliation plusieurs années de suite sur les mêmes arbres et les conséquences à long terme d'une chute de feuilles précoce à l'automne, répétée chaque année, sur la physiologie des arbres, ne sont pas encore connues. En tout cas, ces études confirment les observations relatives à la sensibilité variétale à *D. plantaginea*: les variétés à cycle long (celles qui gardent leurs feuilles tardivement à l'automne) sont plus sensibles (Romet, 2004a,b). En outre, le climat de l'automne est crucial: si la pluie, la grêle ou des gelées précoces provoquent la chute précoce des feuilles des pommiers en automne, les populations de femelles ovipares risquent d'être décimées et le nombre d'oeufs pondus très faible (Bonnemaison, 1959; Brest, 1997; Dupont et al., 2005).

2.2.6.5. <u>La conduite de l'arbre</u>: Des études menées en France (Brun et al., 2006; Simon et al., 2006, 2007a) ont montré que la conduite par extinction artificielle des points de fructification au centre de l'arbre (le long du tronc et à la base des branches), appelée conduite centrifuge (Lauri et al., 2004) permet de retarder et de limiter le développement de *D. plantaginea* ainsi que ses dégâts sur les fruits par rapport à la conduite Solaxe classique, qui est un type de conduite qui allie mise à fruit rapide par arcure des branches fruitières, maîtrise de la vigueur par suppression des branches basses et grosses et maîtrise de la hauteur par courbure du prolongement de l'axe (Lauri et Lespinasse, 1999). Cette conduite (centrifuge) innovante permet, par la diminution de la densité foliaire, une augmentation de l'interception de la lumière par l'arbre et l'aération de la frondaison. Cette modification de l'architecture et de la croissance de l'arbre est donc susceptible de modifier le microclimat au sein de la couronne de l'arbre, situation susceptible d'être moins favorable au développement de bio-agresseurs foliaires tel *D. plantaginea*.

Tab. 3. La sensibilité d'une liste non exhaustive de variétés de pommiers au puceron cendré du pommier (Sen. = Sensible, Moy. = Moyennement sensible, Tol. = Tolérante).

Variété	Sen.	Moy.	Tol.	Variété	Sen.	Moy.	Tol.
Aivanija			X (11)	Jonagold	X (5, 11)		
Bell Golden			X (7)	Jonathan		X (5)	
Blanquina		X (14)		Kovelit		X (5)	
Boskoop		X (6)		Liberty		X (15)	X (11)
Bramley	X (13)			Limón Montés			X (14)
Chadel		X (11)		Melrose	X (3, 11)	X (7)	
Charden		X (11)		Mollie's Delicious			X (11)
Collaos		X (14)		Morspur Golden Delicious		X (7)	
Coloradona	X (14)			Mutsu	X (5)	X (7)	
Cooper Sel. 4		X (7)		Oregon Spur			X (12)
Dayton		X (15)		Perico		X (14)	
De la Riega	X (14)			Pink Lady	X (8)		
Discovery	X (13)		X (16)	Prima		X (11)	
Durona Tresali		X (14)		Primrouge	X (7)		
Egremont Russet	X (13)			Priscilla		X (15)	
Ernestina	X (14)			Raxao			X (14)
Fiesta			X (16)	Red Delicious	X (4, 10)		
Florina			X (3, 4, 7, 9, 11, 14, 15)	Redfree	X (15)		
Freedom		X (15)		Red Spur	X (1)		
Fuji		X (11, 12)		Regona			X (14)
Gala	X (14)	X (12)		Renetta Canada	X (4, 10)		
Galarina			X (15)	Rubinette		X (2)	
Glockenapfel	X (2)			Solarina		X (14)	
Gloster	X (5)	X (11)		Starkrimson		X (7)	
Golden Delicious	X (1, 3, 4, 10, 11, 12, 14, 15)			Teórica	X (14)		
Golden Lasa	X (4, 10)			Topaz	X (6, 9)		
Golden Orange			X (4, 10)	Verdialona		X (14)	
GoldRush			X (15)	Vista Bella	X (7)		X (11)
Granny Smith	X (7, 8)	X (11)		Wagener			X (16)
Idared		X (5)		Williams' Pride		X (15)	
Jonafree	X (15)			Xuanina		X (14)	

(1) Cruz De Boelpaepe et al., 1987; (2) Schmid, 1993 cité par Kehrli et Wyss, 2001; (3) Rat-Morris, 1994; (4) Angeli et Forti, 1999; (5) Haltrich et al., 2000; (6) Mols et al., 2002; (7) Andreev et Kutinkova, 2004; (8) Romet, 2004a; (9) Qubbaj et al., 2005; (10) Angeli et Simoni, 2006; (11) Arnaoudovand et Kutinkova, 2006; (12) Fernandez et al., 2006; (13) Cross et al., 2007; (14) Miñarro et Dapena, 2007; (15) Miñarro et Dapena, 2008; (16) Stoeckli et al., 2008.

2.2.6.6. <u>La fertilisation</u>: Plusieurs études ont montré que la maîtrise de la fertilisation, et surtout des fortes libérations d'azote, joue un rôle dans la maîtrise de *D. plantaginea*. Ce dernier, comme tous le pucerons, est friand de matières azotées. Il prélève l'azote des feuilles et rejette le sucre (sous forme de miellat). Donc une fumure azotée trop importante, une taille sévère et des excès de vigueur peuvent créer une augmentation d'azote dans la sève qui sera favorable à une multiplication rapide de *D. plantaginea* (Brest, 1997; Haltrich et al., 2000; Troadec, 2004; Bussi et al., 2006; Brown, 2008). Dans ce domaine, la question de l'enherbement temporaire ou permanent est importante (Troadec, 2004). Schmidle et al. (1975 cité par Haltrich et al., 2000) ont trouvé *D. plantaginea* en nombre significativement plus

élevé dans un verger avec sol nu par rapport à un verger avec enherbement où la teneur en azote et en potassium des feuilles s'est révélée plus basse.

2.2.6.7. <u>La modification de l'appétence des feuilles</u>: Des produits naturels, dont l'argile, peuvent être utilisés pour modifier l'appétence des feuilles. Lorsque l'argile est pulvérisée sur l'arbre à l'automne, cela crée une barrière physique efficace pendant toute la période de migration de retour des pucerons. Cela repousse le puceron et rend le site méconnaissable et/ou non convenable pour l'alimentation, la ponte et le déplacement des individus sexués présents sur le feuillage à cette époque. Au printemps, la stratégie de diminution de l'appétence du feuillage reste intéressante. L'argile peut aussi réduire le stress thermique sur l'arbre (Garcia et al., 2004; Romet, 2004a,b; Bürgel et al., 2005; Glenn et Puterka, 2005; Markó et al., 2006). Bien que plusieurs études aient montré une bonne efficacité (réduction des effectifs de *D. plantaginea*) de l'application automnale de l'argile (Romet, 2004a,b; Wyss et Daniel 2004; Bürgel et al., 2005), d'autres études ont trouvé que son application automnale (Alins et al., 2007b; Cross et al., 2007) ou printanière (Markó et al., 2006) était inefficace voire augmentait les population de *D. plantaginea* surtout en ce qui concerne l'application printanière (Knight et al., 2001; Markó et al., 2008). En outre, l'application printanière peut également réduire la présence des auxiliaires qu'ils soient prédateurs (les araignées, les forficules, les coléoptères (surtout les coccinelles) et les punaises prédatrices) ou parasitoïdes (Knight et al., 2001; Markó et al., 2006, 2008).

2.2.6.8. <u>La lutte directe</u>: Le contrôle par les insecticides de *D. plantaginea* est devenu difficile à cause de l'émergence de résistances de *D. plantaginea* (Delorme et al., 1997; Bylemans, 2000) à certains insecticides chimiques (Ciglar et Baric, 2001a,b; Hoehn et al., 2003; Lešnik et al., 2005; Cross et al., 2007) et leurs effets nuisibles sur les arthropodes auxiliaires (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Wyss, 1995; Kehrli et Wyss, 2001; Wyss et Daniel, 2004; Angeli et Simoni, 2006; Peusens et al., 2006) et l'environnement (Hemptinne et al., 1995; Andreev et Kutinkova, 2004; Trandafirescu et al., 2004; Miñarro et al., 2005; Stewart-Jones et al., 2008). En outre, les produits de synthèse sont généralement interdits en AB à quelques exceptions près (les phéromones, par exemple) (Wyss, 1995; Boisclair et Estevez, 2006). Nous ne trouvons donc qu'un nombre très restreint de produits (agissant par contact) autorisés et homologués pour lutter contre ce puceron. Il s'agit principalement des huiles minérales ou végétales, des savons insecticides et des insecticides d'origine végétale. Les traitements, en automne visant les sexupares ou au printemps avant floraison (stades

phénologiques C à E (Fig. 4)) visant les œufs en cours d'éclosion et les jeunes fondatrices avant l'enroulement des feuilles, doivent être effectués avec précision car ces produits agissent par contact et rigoureusement car c'est la seule méthode de lutte directe efficace. En outre, l'efficacité de ces produits est fortement liée aux conditions climatiques (Wyss, 1995; Brest, 1997; Baudry, 1998; Kehrli et Wyss, 2001; Wyss et Daniel, 2004; Alins et al., 2007b; Cross et al., 2007). L'utilisation de savons insecticides n'a pas eu une influence significative sur les populations de *D. plantaginea* (Alins et al., 2007b; Cross et al., 2007). L'application printanière (Fernandez et al., 2006; Brown, 2008) et automnale (Tol et Helsen, 2004) d'huiles a montré une bonne efficacité contre *D. plantaginea*. Le mode d'action des huiles se fait à différents niveaux: asphyxie tégumentaire, empoisonnement (réaction avec les acides gras du corps des insectes) et répulsion (diminution du taux de ponte) (Brest, 1997). Il est possible de rajouter aux huiles minérales des insecticides végétaux pour viser les fondatrices plus âgées non touchées par les huiles. Les insecticides végétaux utilisés sont à base de pyrèthre et de roténone (quand cette dernière était autorisée). Leurs effets sont visibles à court terme pour le pyrèthre (action choc) et à plus long terme (4 à 5 jours) pour la roténone (action régulatrice de croissance) (Kehrli et Wyss, 2001; Troadec, 2004; Wyss et Daniel, 2004; Alins et al., 2007b; Cross et al., 2007). Il existe plusieurs produits commerciaux à base de pyrèthre ou de roténone seul ou en mélange (Bio-phytoz) mais peu de ces produits possèdent actuellement une homologation en France (Brest, 1997). Un autre insecticide végétal, le Neem (extrait des graines d'*Azadirachta indica*, arbre très répandu en Inde) semblait une alternative intéressante car il a une action translaminaire et les pucerons situés sous les feuilles sont alors touchés (Brest, 1997). Des études en Suisse (Wyss et al., 1999b), en Allemagne (Schulz et al., 1997) et en France (Brest, 1997; Troadec, 2004) ont démontré que le Neem a une bonne efficacité contre *D. plantaginea* aux stades E à H (Fig. 4). Le problème est qu'il n'est pas homologué en France (Brest, 1997). Bien que ces insecticides puissent être utiles dans la lutte contre *D. plantaginea* en AB, certains de ces produits ont pour ainsi dire les mêmes risques et contraintes que les insecticides de synthèse, soit des impacts négatifs sur les auxiliaires (par exemple, Neem et Bio-phytoz car peu sélectifs) et l'environnement, la résurgence de ravageurs secondaires, le développement de résistance et les risques de phytotoxicité (cas des traitements avec des huiles en période de gelée) (Brest, 1997; Baudry, 1998; Boisclair et Estevez, 2006).

2.2.6.9. <u>L'exclusion des fourmis</u>: Stewart-Jones et al. (2008) et Miñarro et al. (2010) ont montré que les fourmis, qui viennent se nourrir des miellats rejetés, peuvent contribuer à

améliorer la réussite des colonies de *D. plantaginea* (Fig. 5). Ceci est cohérent avec l'étude menée par Wyss et al. (1999b) qui relate que l'abondance de *D. plantaginea* au début de la saison était 30% plus élevée en présence des fourmis. *Lasius niger* L., *L. neoniger* Emery, *L. emarginatus* Olivier, *L. grandis* Forel, *Myrmica rubra* L., *Formica rufa* L., *F. subsericea* Say, *F. cunicularia* Latreille, *F. pratensis* Retzius, *F. fusca* L., *Prenolepis imparis* Say et *Paratrechina vividula* Nylander (Hymenoptera: Formicidae) sont des espèces de fourmis trouvées dans les colonies de *D. plantaginea* (Bonnemaison, 1959; Starý, 1970; Trandafirescu et al., 2004; Brown et Mathews, 2007; Nagy et al., 2007; Markó et al., 2008; Miñarro et al., 2010). Les fourmis entretiennent les pullulations de pucerons et sont capables de transporter des individus entre leurs mandibules pour créer de nouveaux foyers (Stadler et Dixon, 1999). Les fourmis peuvent également stimuler directement une augmentation du taux de reproduction des pucerons (El-Ziady, 1960; Flatt et Weisser, 2000), une prise du phloème à des taux plus élevés et, par conséquent, une production de plus grandes quantités de miellat (Banks et Nixon, 1958; El-Ziady, 1960; Takeda et al., 1982). Elles améliorent les conditions de vie des pucerons en les débarrassant de leurs miellats (Reimer et al., 1993). En outre, comme la présence de miellat est connue pour augmenter la capacité des parasitoïdes (Budenberg, 1990) et des prédateurs (Carter et Dixon, 1984; Sutherland et al., 2001; Choi et al., 2004) à trouver les pucerons, sa consommation par les fourmis contribue à réduire l'impact des auxiliaires. D'autre part, elles défendent les pucerons contre leurs ennemis et réduisent la mortalité de leurs colonies due aux parasitoïdes (Völkl, 1992; Müller et al., 1999) et aux prédateurs (Stadler et Dixon, 1999; Yao et al., 2000). Dans le cas de *D. plantaginea*, les fourmis ont eu un impact négatif sur la distribution et le comportement des auxiliaires dans les colonies en attaquant par exemple le parasitoïde *Ephedrus persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae) (Bribosia cité par Stewart-Jones et al., 2008), les larves de *Adalia bipunctata* L. (Wyss et al., 1999b) et les adultes de *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) et de *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae) (Stewart-Jones et al., 2008). Nagy et al. (2007) ont montré une augmentation du nombre des prédateurs et une diminution rapide de *D. plantaginea* quand les fourmis étaient absentes des colonies. Cependant, Stewart-Jones et al. (2008) ont montré qu'un plus grand nombre d'auxiliaires peut être observé dans les colonies de *D. plantaginea* visitées par les fourmis par rapport à celles non visitées, sans doute car les populations de *D. plantaginea* sont alors plus importantes et donc plus attractives. Toutefois, cette présence accrue des auxiliaires est diluée par les grandes populations de *D. plantaginea* dans les colonies visitées par les fourmis. Ces colonies sont donc soumises à une pression des auxiliaires inférieure comparée à celles non visitées.

Ces faits suggèrent que les manipulations visant à interrompre la relation entre les fourmis et *D. plantaginea*, peuvent et doivent être considérée comme un élément important dans le développement de futures stratégies de lutte contre *D. plantaginea*. L'exclusion des fourmis des colonies de *D. plantaginea* est donc hautement souhaitable. Il peut être intéressant, si le nombre de foyers initiaux est limité, ou sur jeunes arbres, de limiter leur action (Lathrop, 1928; Stewart-Jones et al., 2008) par l'application de glue ou la pose de bandes engluées autour des troncs, même si la question des coûts de traitement reste un facteur déterminant (Nagy et al., 2007; Stewart-Jones et al., 2008), par la pose d'appâts à base de miel à la base du tronc ou dans la canopée (Nagy et al., 2007) ou par la pose de soufre au pied de l'arbre dès que l'on observe la présence d'auxiliaires sur l'arbre ou à proximité (Troadec, 2004). Cependant, ces opérations peuvent, en contrepartie, influencer négativement la présence de quelques groupes importants d'auxiliaires comme les forficules sur les arbres (Piñol et al., 2009a).

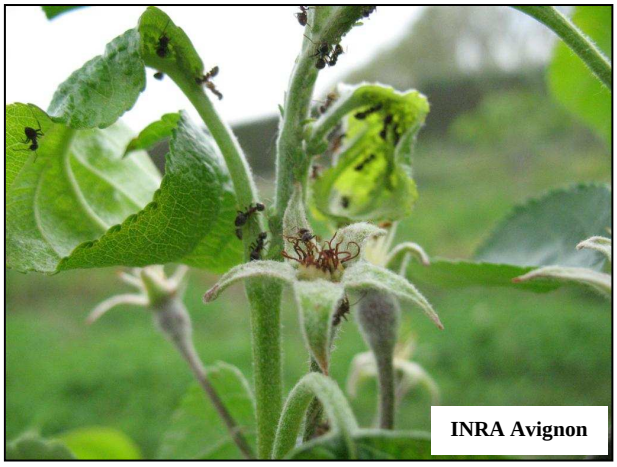


Fig. 5. Fourmis dans les colonies du puceron cendré du pommier.

2.2.6.10. <u>Rôle les auxiliaires dans la lutte biologique contre *D. plantaginea*</u>

I. Les difficultés liées au modèle biologique dans le cadre de la lutte biologique

La mise en évidence du rôle des auxiliaires dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* n'est pas simple pour plusieurs raisons:

(1) la complexité de son cycle de vie;

(2) la difficulté de la détermination des phases sensibles;

(3) Malgré le manque d'informations précises quant au seuil économiquement acceptable (Hemptinne et al., 1995; Miñarro et al., 2005), actuellement, nous pouvons dire, sans

prendre le risque de nous tromper, que le seuil d'intervention très bas contre ce puceron « la présence d'œufs ou de premières jeunes fondatrices » est toujours atteint surtout en AB (ACTA, 1977; Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Blommers, 1994; Baudry, 1998; Graf et al., 2006; Cross et al., 2007). Donc, sa présence lors de contrôles visuels entraîne pratiquement des interventions obligatoires d'assurance vue la dangerosité de ce puceron (Delorme et al., 1997; Bylemans, 2000; Peusens et al., 2006);

(4) Dans les vergers en protection raisonnée (où l'application curative d'un insecticide homologué, autant que possible à faible toxicité, sera effectué seulement lorsque le seuil d'intervention sera atteint) ou « conventionnelle » (où un traitement avant fleur et un traitement après fleur sont effectués de manière automatique), les traitements déclenchés très tôt lors de l'infestation (afin d'éviter que *D. plantaginea* soient protégé physiquement par l'enroulement des feuilles), éliminent à la fois les pucerons mais également les auxiliaires présents limitant donc les possibilités de régulation naturelle des populations de *D. plantaginea* (Wyss, 1995; Delorme et al., 1997; Blommers, 1999; Wyss et Daniel, 2004; Brown et Mathews, 2007; Cross et al., 2007). Seuls les vergers en AB ou les vergers expérimentaux peuvent tolérer l'établissement de foyers. Ce sont donc les seuls vergers où les observations seront possibles pour étudier le rôle d'auxiliaires contre *D. plantaginea*;

(5) De plus, l'apparition de *D. plantaginea* est très précoce, liée à son développement même à faible température, en comparaison avec son cortège d'auxiliaires qui sont attirés ultérieurement par les pullulations c'est à dire lorsque les dégâts sont déjà faits. Cependant, beaucoup d'auteurs soulignent qu'il ne faut pas les négliger car ils peuvent jouer un rôle (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Wyss, 1995; Brest, 1997; Baudry, 1998; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Trandafirescu et al., 2004; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007);

(6) Par ailleurs, la durée de la phase de multiplication sur pommiers au printemps est relativement courte (6 à 8 semaines environ) si bien que la mise en évidence expérimentale d'une régulation est parfois malaisée car la baisse du nombre de *D. plantaginea*, lorsque les auxiliaire sont enfin présents, peut être en partie attribuée au départ des ailés en fin de période d'observation et non uniquement à la régulation naturelle (Brown et Mathews, 2007);

(7) Enfin, si la détermination du taux d'infestation des vergers par *D. plantaginea* est relativement aisée au printemps, grâce aux symptômes caractéristiques, l'évaluation du niveau des populations à l'automne ou des pontes en hiver est ardue. Les raisons en sont

que les sexupares de *D. plantaginea* sont difficiles à distinguer des autres espèces du genre *Dysaphis*. De plus, les mâles ailés et gynopares ne peuvent pas être distingués et donc, la date d'occurrence des mâles n'est pas facilement déterminée (ACTA, 1998; Kehrli et Wyss, 2001; Blommers et al., 2004) à partir des individus capturés par les tours à succion (le réseau de piégeage AGRAPHID). Rat-Morris (1994) a suggéré en conséquence qu'un piégeage des adultes sexués ne serait pas représentatif du potentiel d'infestation. En outre, les œufs ne se distinguent visuellement pas de ceux d'autres espèces de pucerons et donc une estimation de population et une décision d'intervention basée sur les œufs d'hiver est difficile (ACTA, 1998; Blommers et al., 2004; Graf et al., 2006).

II. Les ennemis naturels de *D. plantaginea*, état de l'art

II.1. *Les pathogènes*

Les maladies sont causées essentiellement par des champignons, se développant sur les pucerons (qui sont alors envahis par les hyphes) et se dispersant sous forme de spores quand les conditions météorologiques sont favorables (température et hygrométrie élevées). Il s'agit notamment des champignons appartenant à l'ordre des Entomophthorales (Phycomycètes) qui provoquent des épizooties spectaculaires (Leclant, 1970). Quatre espèces des champignons entomophthorales attaquant *D. plantaginea* ont été signalées par Westrum et Klingen (2007) dans les vergers norvégiens du pommier: *Entomophthora planchoniana* Cornu, *Neozygites fresenii* (Nowakowski) Batko, *Pandora neoaphidis* (Remaudière & Hennebert) Humber et *Conidiobolus obscurus* (Hall & Dunn) Remaudière & Keller. Au Royaume-Uni, Bird et al. (2004) ont étudié le potentiel de la fourmi noir *L. niger* comme vecteur des conidies du champignon entomopathogène *Lecanicillium longisporum* (Petch) Zare & W. Gams pour infester les colonies de *D. plantaginea*. Ce champignon a causé la mortalité de 68.3, 30.8 et 3.7% des pucerons respectivement dans les conditions de laboratoire, de semi-field et de terrain.

II.2. *Les parasitoïdes*

Les parasitoïdes concourent à la limitation des pullulations de *D. plantaginea*. Il s'agit de petits Hyménoptères appartenant à la famille de Braconidae et sous famille Aphidiinae. Ce sont des endoparasitoïdes (se développent à l'intérieur de l'hôte) solitaires (un seul individu

émerge par hôte) exclusifs des aphides. Par des sécrétions des glandes salivaires, la larve du parasitoïde fixe sa victime momifiée à la surface de la plante (Fig. 6). La momie demeure au sein de la colonie et la probabilité d'une nouvelle contamination est augmentée lorsque le jeune parasitoïde émergera quelques jours plus tard (Evenhuis, 1964; Leclant, 1970; Starý, 1970, 1975). Plusieurs genres de parasitoïdes peuvent se développer aux dépends de *D. plantaginea*: *Ephedrus* sp., *Aphidius* sp. (Fig. 6) et *Diaeretiella* sp. (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Brest, 1997; Brown et Mathews, 2007).

Quelques études en Belgique (Bribosia et al., 2004, 2005a,b; Peusens et al., 2006), aux Pays Bas (Evenhuis, 1964) et en République Tchèque (Starý, 1975) ont démontré que le parasitoïde *E. persicae* est l'espèce dominante attaquant *D. plantaginea* en Europe. Les essais de parasitisme ont démontré que *E. persicae* peut parasiter tous les stades de développement de *D. plantaginea* et que les fondatrices parasitées dès le premier stade ne donnent pas naissance à des larves (Bribosia et al., 2005b). Bien que Cruz De Boelpaepe et al. (1987) aient indiqué que le taux de parasitisme dans les colonies de *D. plantaginea* pouvait s'élever jusqu'à 3,3 %, d'autres études ont observé l'absence de momies ou leur très faible présence dans les colonies dans les vergers du pommier (Miñarro et al., 2005; Alins et al., 2007a; Brown et Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008). *E. persicae* entre en diapause dans les momies avant que son hôte, *D. plantaginea*, quitte le pommier. Au printemps suivant, les parasitoïdes émergents attaquent la population de *D. plantaginea* (Starý, 1975), mais tardivement par rapport à son hôte, et son activité est donc plus marquée pendant la phase de déclin de *D. plantaginea* (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Peusens et al., 2006; Brown et Mathews, 2007). Bribosia et al. (2005b) ont démontré à partir d'expériences en conditions de terrain, que l'émergence d'*E. persicae* démarre le premier avril donc plus tard que *D. plantaginea* dont l'infestation débute le 10 mars. Lorsque moins de 3% des parasitoïdes ont émergé, le 12 avril, plus de 97% des fondatrices de *D. plantaginea* avaient déjà émergé et quand les derniers parasitoïdes ont quitté leurs momies de diapause à la fin avril, la majorité des fondatrices avaient atteint le stade adulte. Ces données sur les émergences phénologiques de ces deux espèces limitent la possibilité d'utiliser *E. persicae* pour contrôler effectivement les populations de *D. plantaginea*. Le faible taux de parasitisme de *D. plantaginea* peut être aussi expliqué par les phénomènes d'hyperparasitisme (parasitoïde tué par un autre, comme *Asaphes suspensus* Nees (Megaspilidae) (Brown et Mathews, 2007)) (Evenhuis, 1964; Bribosia et al., 2005a) et de prédation intraguilde (parasitoïde ou prédateur tué par un autre auxiliaire qui partage la même proie) (Meyhöfer et Klug, 2002; Pineda et al., 2007) déjà remarqués dans les colonies de *D. plantaginea*. En conséquence, quelques études ont essayé

d'intervenir pour conserver ou renforcer les niveaux naturels du parasitisme en semant des bandes florales dans les interrangs (Wyss, 1996; Dib, 2007; Dib et al., 2010a) ou en plantant des arbres comme le sorbier des oiseleurs *Sorbus aucuparia* L. qui abrite un hôte alternatif *D. sorbi* Kaltenbach pour *E. persicae* (Bribosia et al., 2005a). Ceci peut permettre d'établir dans les vergers de pommier des populations locales d'*E. persicae* qui peuvent attaquer *D. plantaginea* plus tôt au printemps (Bribosia et al., 2005a). En outre, quelques études au Royaume-Uni ont essayé d'identifier les phéromones de *D. plantaginea* et les composés volatiles du pommier pour déterminer la faisabilité de l'exploitation des réponses des parasitoïdes, *Aphidius ervi* Haliday (Dewhirst et al., 2008) et *A. matricariae* Haliday (Fitzgerald et al., 2007; Jay et al., 2007) en vue de renforcer la lutte biologique contre *D. plantaginea*.

Fig. 6. Un puceron momifié (à gauche) et un adulte parasitoïde, *Aphidius* sp. (à droite).

II.3. *Les prédateurs*

Les prédateurs les plus actifs dans les colonies de *D. plantaginea* en verger en AB sont des Diptères (syrphes, cécidomyies), des Coléoptères (coccinelles, cantharides, staphylindes, carabidés), des Névroptères (chrysopes, hémérobes), des Hétéroptères prédateurs (anthocorides, mirides, nabides), des Dérmaptères (forficules) et les araignées (Arachnides) (Tab. 4 et Fig. 7).

Les prédateurs, mis à part les syrphes, arrivent dans les colonies souvent trop tard pour avoir une action efficace contre *D. plantaginea* (Wyss, 1995; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007). C'est pourquoi, quelques études ont été menées sur l'aménagement de l'environnement végétal, afin de créer un site favorable (nourriture, microclimat, hivernation, proies alternatives, etc.) au développement précoce des populations d'auxiliaires de *D. plantaginea* qui colonisent ensuite le verger. Parmi ces

tentatives, citons la plantation de bandes florales (Wyss, 1994, 1995, 1996, 1999; Wyss et al., 1995; Vögt et Weigel, 1999), de haies de sureau noir, *Sambucus nigra* L., qui fournissent une proie alternative, *Aphis sambuci* L. (Hemiptera: Aphididae), pour les syrphes indigènes (Bribosia et al., 2005c) ou d'arbres portant des glandes de nectar extrafloraux (Brown et Mathews, 2007). Wyss (1994, 1995) a montré que les bandes florales semées ont contribué (en augmentant les taux de prédation, en particulier par les araignées) au printemps et en automne à la maîtrise des populations de *D. plantaginea* seulement les années où leur densité était faible. En Belgique, les observations de Bribosia et al. (2005c) ont indiqué la

Tab. 4. Le cortège de prédateurs relevé dans les colonies du puceron cendré du pommier (Lar. = Larve, Adu. = Adulte, Spé. = Spécialiste, Gén. = Généraliste).

Ordre	Famille	Espèce	Stade actif
Araneae [3, 4, 7, 14, 15, 18, 19, 20]	Araneidae [2]	*Araniella* sp. [2]	Lar.+Adu./Gén.
	Philodromidae [2, 17]		Lar.+Adu./Gén.
	Theridiidae [2]		Lar.+Adu./Gén.
	Thomisidae [17]		Lar.+Adu./Gén.
Coleoptera	Cantharidae [13, 14, 17]		Lar.+Adu./Gén.
	Carabidae	*Harpalus* sp. [17]	Lar.+Adu./Gén.
	Coccinellidae [2, 11, 15, 18, 19, 20]	*Adalia bipunctata* L. [1, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14]	Lar.+Adu./Spé.
		Adalia decempunctata L. [14]	Lar.+Adu./Spé.
		Coccinella septempunctata L. [1, 4, 13, 14, 16, 17]	Lar.+Adu./Spé.
		Coleomegilla maculata Timberlake [17]	Lar.+Adu./Spé.
		Cycloneda munda Say [17]	Lar.+Adu./Spé.
		Harmonia axyridis Pallas [6, 17]	Lar.+Adu./Spé.
		Propylea quatuordecimpunctata L. [4, 6, 14]	Lar.+Adu./Spé.
		Scymnus sp. [13, 17]	Lar.+Adu./Spé.
	Elateridae [17]		Lar.+Adu./Gén.
	Staphylinidae [2]		Lar.+Adu./Gén.
Dermaptera	Forficulidae [6, 11, 15, 18, 19]	*Forficula auricularia* L. [14, 17]	Lar.+Adu./Gén.
Diptera	Cecidomyiidae [4, 11, 15, 18]	*Aphidoletes aphidimyza* Rondani [2, 6, 7, 8, 13, 14, 17, 20]	Lar./Spé.
	Syrphidae [2, 4, 6, 11, 15, 18, 19, 20]	*Allograpta obliqua* Say [17]	Lar./Spé.
		Epistrophe sp. [14]	Lar./Spé.
		Episyrphus balteatus De Geer [1, 7, 8, 13, 14]	Lar./Spé.
		Eupeodes americanus Wiedemann [17]	Lar./Spé.
		Heringia heringii Zetterstedt [5]	Lar./Spé.
		Pipiza festiva Meigen [5]	Lar./Spé.
		Scaeva pyrastri L. [1, 14]	Lar./Spé.
		Syrphus corollae Fab. [1]	Lar./Spé.
		Syrphus rectus Osten Sacken [17]	Lar./Spé.
		Syrphus ribesii L. [14]	Lar./Spé.
Hemiptera [11, 18, 19, 20]	Anthocoridae [2, 14, 17]		Lar.+Adu./Gén.
	Geocoridae [17]		Lar.+Adu./Gén.
	Miridae [2, 14, 17]	*Campylomma verbasci* Meyer Duer [15]	Lar.+Adu./Gén.
	Nabidae [2]		Lar.+Adu./Gén.
Neuroptera [15, 19]	Chrysopidae [2, 4, 6, 11, 14, 17, 20]	*Chrysoperla carnea* Stephens [1, 12, 13]	Lar./Spé.
		Chrysoperla sp. [1, 16]	Lar./Spé.

(1) Cruz De Boelpaepe et al., 1987; (2) Wyss, 1995; (3) Wyss et al., 1995; (4) Brest, 1997; (5) Rojo et Marcos-García, 1997; (6) Baudry, 1998; (7) Wyss, 1999; (8) Wyss et al., 1999a; (9) Wyss et al., 1999b; (10) Kehrli et Wyss, 2001; (11) Miñarro et Dapena, 2001; (12) Gharakhani et al., 2004; (13) Trandafirescu et al., 2004; (14) Miñarro et al., 2005; (15) Le Corre, 2006; (16) Alins et al., 2007a; (17) Brown et Mathews, 2007; (18) Durand, 2007; (19) Nagy et al., 2007; (20) Stewart-Jones et al., 2008.

possibilité d'établir des populations locales des syrphes monovoltines dans les vergers de pommier qui peuvent renfoncer la lutte biologique contre *D. plantaginea* via la plantation d'une haie de *S. nigra* infestée par le puceron *A. sambuci* qui, lui, n'attaque pas le pommier.

Au contraire, la manipulation de l'habitat basée sur l'implantation d'arbres porteurs de glandes de nectar extrafloraux (Brown et Mathews, 2007) ne semble pas être une option efficace pour améliorer la lutte biologique contre *D. plantaginea* dans l'est de l'Amérique du Nord même si un bon nombre des premières colonies ont été détruites par la prédation notamment par le prédateur principal le plus précoce qui était des adultes d'*Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Par contre, en Europe de l'Ouest, les syrphes sont les premiers prédateurs qui apparaissent dans les colonies de *D. plantaginea* (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Brest, 1997; Miñarro et Dapena, 2001; Miñarro et al., 2005) et leurs œufs et larves ont été noté dans 80% de ces colonies en Espagne (Miñarro et Dapena, 2001).

En effet, en Europe, les prédateurs les plus abondants dans les colonies de *D. plantaginea* arrivent de manière séquentielle et sont classiquement: *E. balteatus*, puis *A. bipunctata* et enfin *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) (Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005). Aucun de ces prédateurs n'a fourni un contrôle suffisant dans les vergers du nord-ouest de l'Espagne, en particulier *A. aphidimyza* à cause de son apparition naturelle tardive par rapport du cycle de vie de *D. plantaginea* (Miñarro et al., 2005). En revanche, *E. balteatus* (dont les larves sont moins mobiles et donc nettoient mieux les colonies) et *A. bipunctata* (plus voraces) ont été efficaces dans la réduction des populations de *D. plantaginea* sur des jeunes pommiers sous cages (seuls ou ensemble) surtout *A. bipunctata* qui a tué 50 et 70% des pucerons en 6 et 48 heures respectivement (Wyss et al., 1999a). Malgré ces résultats encourageants, l'effet des lâchers de cette coccinelle en verger semble aléatoire (i) à cause des conditions météorologiques fluctuantes lors de lâchers automnaux (Kehrli et Wyss, 2001) ou (ii) à cause des interactions avec d'autres prédateurs lors de lâchers printaniers (Wyss et al., 1999b). En outre, leurs coûts rendent ces lâchers non réalistes puisqu'il faudrait 1.12 larves par bourgeon en automne (Kehrli et Wyss, 2001) ou un ratio prédateur: proie de 5:1 au printemps (Wyss et al., 1999b). De nombreux auteurs ont signalé la présence (Miñarro et al., 2005), parfois avec de fortes abondances (Brown et Mathews, 2007), des forficules, *Forficula auricularia* Linnaeus (Dermaptera: Forficulidae), au niveau des colonies de *D. plantaginea* alors que les méthodes utilisées (suivis diurnes) ne sont pas forcément adaptées au dénombrement de ces auxiliaires à l'activité nocturne. Même si la plupart d'études ont conclu que les auxiliaires naturellement présents exercent une action

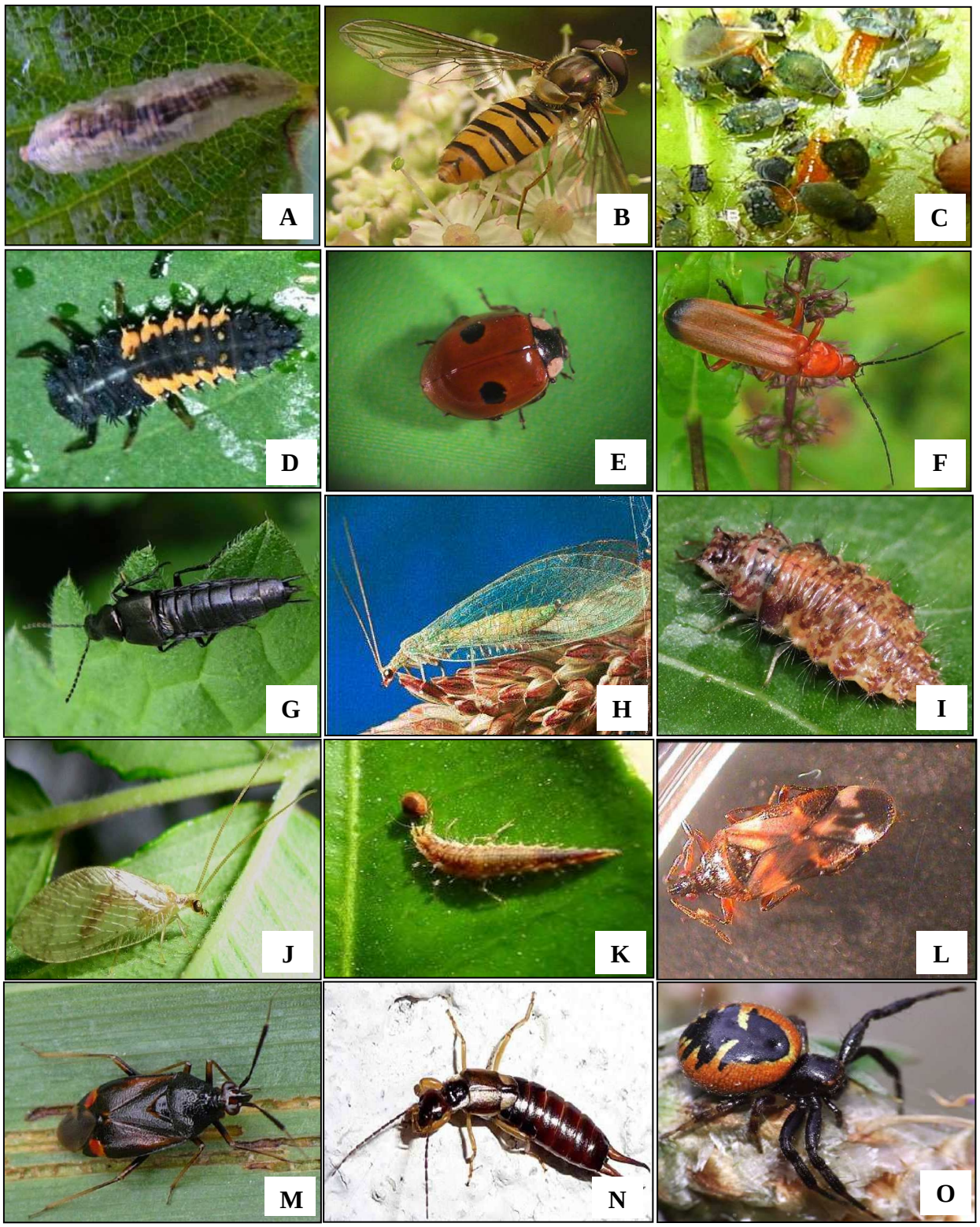


Fig. 7. Le cortège de prédateurs observés dans les colonies du puceron: (A) Larve de syrphe, *Episyrphus balteatus*; (B) Adulte de syrphe, *E. balteatus*; (C) Larve de cécidomyie, *Aphidoletes aphidimyza*; (D) Larve de coccinelle, *Harmonia axyridis*; (E) Adulte de coccinelle, *Adalia bipunctata*; (F) Adulte de cantharide, *Rhagonycha fulva*; (G) Adulte de staphylinde, *Philonthus* sp.; (H) Adulte de chrysope, *Chrysoperla* sp.; (I) Larve de chrysope, *Chrysoperla* sp.; (J) Adulte de hémérobe, *Hemerobius* sp.; (K) Larve d'hémérobe, *Hemerobius* sp.; (L) Adulte d'anthocoride, *Anthocoris nemoralis*; (M) Adulte de miride, *Deraeocoris ruber*; (N) Adulte de forficule, *Forficula auricularia*; (O) Adulte d'araignée crabe, *Synaema globosum*. Source (http://aramel.free.fr/).

insuffisante pour lutter contre *D. plantaginea* (Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007), il est intéressant de noter que, dans un verger expérimental en Roumanie, l'abondance des auxiliaires aphidophages a réduit les populations de *D. plantaginea* au point où aucun contrôle par des produits chimiques n'a été nécessaire (Trandafirescu et al., 2004). Au Portugal, l'activité tardive (de fin mai à juillet inclus) des auxiliaires n'est pas à négliger dans la limitation des populations de *D. plantaginea* (Cruz De Boelpaepe et al., 1987).

II.3.1. Deux candidats prédateurs à étudier

Sur la base des résultats obtenus dans les premiers chapitres de cette thèse, nous avons en particulier étudié la performance de deux auxiliaires comme agent de lutte biologique contre *D. plantaginea*.

II.3.1.1. *Un prédateur généraliste, la forficule commune:* F. auricularia

Les forficules constituent un petit ordre d'insectes « Dermaptera » qui comprend environ 1800 espèces (Gullan et Cranston, 1994), dont la forficule auriculaire ou forficule commune, *F. auricularia* (Fig. 7), qui est aujourd'hui cosmopolite dans toutes les régions du globe où la température est relativement fraîche (Behura, 1956; Sauphanor et al., 1993). Elle est univoltine, nocturne, omnivore et elle se nourrit de petits insectes et diverses parties de plantes (Lamb, 1975; Lamb et Wellington, 1975; Burnip et al., 2002; Hansen et al., 2006). Bien qu'elle puisse se nourrir sur les tissus végétaux et les fruits dans les vergers des arbres fruitiers, surtout à noyaux (Mueller et al., 1988; Burnip et al., 2002; Hansen et al., 2006), sa préférence pour des proies animales (Carroll et Hoyt, 1984a) et son importance dans le contrôle des ravageurs surpassent cet inconvénient, surtout dans les vergers de pommiers en PFI et AB (Phillips, 1981; Solomon et al., 2000; Hansen et al., 2006; Suckling et al., 2006) où il est considéré comme un prédateur généraliste significatif en Europe, Amérique du Nord et Australie (Carroll et Hoyt, 1984a; Mueller et al., 1988; Nicholas et al., 2005). Le développement préimaginal de *F. auricularia* comprend 4 stades larvaires (Lamb et Wellington, 1975; Hansen et al., 2006; Maher et al., 2006). Pendant que les 1ère (L1) et 2ème (L2) stades larvaires restent dans ou sur le sol, seuls les 3ème (L3) et 4ème (L4) stades larvaires et les adultes, qui fréquentent régulièrement la strate arborée, ont un rôle régulier sur leurs proies (Buxton et Madge, 1976; Lenfant et al., 1994). *F. auricularia* se nourrit d'œufs et de stades actifs d'une large gamme de ravageurs (Buxton, 1974) et elle est décrite comme potentiellement active sur les psylles (Sauphanor et al., 1993; Lenfant et al., 1994; Solomon et

al., 2000; Moerkens et al., 2009), les cochenilles (Maher et al., 2006; Logan et al., 2007), les acariens (Phillips, 1981; Weiss et McDonald, 1998), les œufs de lépidoptères (Solomon et al., 2000) et les pucerons (Carroll et Hoyt, 1984a,b; Moerkens et al., 2009; Piñol et al., 2009a,b). Ces derniers comprennent la plus grande partie de la nourriture animale de *F. auricularia* (Mueller et al., 1988).

Dans le littérature, *F. auricularia* est considèré comme un prédateur de diverses espèces de pucerons dans les parcelles de houblon (Buxton et Madge, 1976), de haricot (Manyuli et al., 2008) et de graines (Sunderland et Vickerman, 1980) et dans les vergers de poiriers (Lenfant et al., 1994; Moerkens et al., 2009), d'agrumes (Cañellas et al., 2005; Piñol et al., 2009a,b) et de pommiers (Carroll et Hoyt, 1984a,b; Noppert et al., 1987; Asante, 1995; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007; Moerkens et al., 2009). Dans les vergers d'agrumes, Piñol et al. (2009a,b) ont montré que *F. auricularia* est plus efficace que les coccinelles et les Hétéroptères prédateurs pour diminuer la densité des pucerons. Dans les vergers de pommiers, Asgari (1966) a décrit *F. auricularia* comme un prédateur vorace de pucerons et plus efficace que les chrysopes et les coccinelles. Plusieurs études ont montré que *F. auricularia* est un prédateur efficace du puceron lanigère, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Carroll et Hoyt, 1984a; Noppert et al., 1987; Mueller et al., 1988; Blommers, 1994; Asante, 1995) et du puceron vert non migrant, *Aphis pomi* (de Geer) (Carroll et Hoyt, 1984a,b). Miñarro et al. (2005) et Brown et Mathews (2007) ont remarqué la présence fréquente de *F. auricularia* dans les colonies de puceron cendré, *D. plantaginea*.

Malgré la difficulté d'assurer une production de masse de cette espèce univoltine et relativement peu féconde en conditions d'élevage (Carroll et Hoyt, 1984a; Hansen et al., 2006) et l'apparition naturelle tardive dans les vergers « en juin pour le quatrième stade larvaire et en juillet pour les adultes (Helsen et al., 1998) », plusieurs raisons nous poussent à envisager son utilisation pour des lâchers inondatifs précoces et à chercher des moyens pour s'assurer de sa présence dans les vergers en nombre important.

En considérant ses capacités prédatrices sur divers pucerons, *F. auricularia* a plusieurs caractéristiques qui font de lui un des prédateurs qui peut avoir une grande importance du point de vue de la lutte biologique. Notre objectif est d'en tirer profit pour manipuler et améliorer l'impact de *F. auricularia* comme agent efficace dans des programmes de la lutte biologique augmentative ou par conservation (Sauphanor et al., 1993; Lenfant et al., 1994; Burnip et al., 2002; Symondson et al., 2002; Suckling et al., 2006):

(1) Sa distribution mondiale, son abondance naturellement élevée, sa stabilité d'occurrence entre les années et la longue période où il reste actif en verger;

(2) Sa grande polyphagie qui lui permet de maintenir des effectifs importants même en absence de proie;

(3) Sa grande mobilité, sa grande capacité de prospection et sa potentialité prédatrice qui garantissent une grande capacité à trouver et à contrôler ses proies;

(4) Sa quasi-absence de vol (Lamb, 1975; Lamb et Wellington, 1975) qui assure sa permanence dans un verger;

(5) Les soins méticuleux apportés par la femelle aux œufs et aux jeunes (Vancassel et Foraste, 1980; Burnip et al., 2002; Kölliker et Vancassel, 2007) qui garantissent leur protection et leur survie en grande nombre;

(6) Enfin, sa subsocialité (Kölliker et Vancassel, 2007), son bas seuil thermique de développement « 6°C » (Helsen et al., 1998), et l'existence d'une phéromone d'agrégation, (Sauphanor, 1992; Walker et al., 1993). L'utilisation possible de pièges ou de refuges artificiels permettant donc de les maintenir dans un verger (Burnip et al., 2002; Hansen et al., 2006; Suckling et al., 2006).

II.3.1.2. *Un prédateur spécialiste, le syrphe ceinturé:* E. balteatus

Les syrphes ou Syrphidae sont reconnus comme étant des prédateurs aphidiphages efficaces au stade larvaire et abondent dans de nombreux agro-écosystèmes (Gilbert, 1986, 2005; Ståhls et al., 2003; Gutierrez et al., 2005). Leur importance comme agent de lutte biologique est estimée équivalente à celle-ci des parasitoïdes, des pathogènes, des coccinelles ou des chrysopes (Ankersmit et al., 1986; Entwistle et Dixon, 1989). Les syrphes ont des caractéristiques qui font d'eux de bons bioindicateurs (dont la présence (ou l'état) renseigne sur certaines caractéristiques écologiques (physico-chimiques, microclimatique, biologiques et fonctionnelle) de l'environnement, ou sur l'incidence de certaines pratiques) (Sommaggio et Burgio, 2003). Il existe plus de 5000 espèces et 200 genres de syrphes dans le monde (Ståhls et al., 2003; Gutierrez et al., 2005; Rossi et al., 2006). Le mode dominant d'alimentation de Syrphidae est la prédation qui est présentée dans un tiers des espèces connues (Rotheray et al., 2000). La famille de Syrphidae est divisée en trois sub-familles: Microdontinae, Eristalinae et Syrphinae (Rotheray et al., 2000; Gutierrez et al., 2005). Cette dernière, Syrphinae, contient environ 1800 espèces qui sont presque toutes prédatrices de pucerons (Nishida et al., 2002; Ståhls et al., 2003; Láska et al., 2006).

Parmi les Syrphinae, le syrphe ceinturé, *E. balteatus* (Fig. 7) possède de nombreux atouts en lutte biologique contre les pucerons des cultures. *E. balteatus* est le syrphe le plus fréquent en Europe (Gilbert, 1986, 2005; Tenhumberg et Poehling, 1995; Hart et Bale, 1997;

Hart et al., 1997; Wyss et al., 1999a; Solomon et al., 2000; Miñarro et al., 2005; Rossi et al., 2006; Hondelmann et Poehling, 2007), aux Etats Unis (Brown et Lightner, 1997) et en Asie (Iwai et al., 2007). Cette espèce peut être considérée comme un prédateur plus généraliste que les autres espèces de syrphes. En effet, les larves de ce diptère sont des prédatrices de plus de 100 espèces de pucerons dans le monde (Sadeghi et Gilbert, 2000a,b). Et d'après Gilbert (2005), *E. balteatus* est le syrphe le plus mentionné dans la littérature scientifique avec 890 citations sur 234 proies différentes. Plusieurs études ont montré la grande efficacité d'*E. balteatus* comme prédateur des pucerons en grandes cultures (Pollard, 1971; Ankersmit et. al., 1986; Entwistle et Dixon, 1989; Tenhumberg et Poehling, 1995; Dixon et al., 2005; Gilbert, 2005; Hondelmann et Poehling, 2007) et en arboriculture (Dixon et al., 2005). Actuellement, *E. balteatus* peut être acheté comme un agent de lutte biologique contre plusieurs espèces de pucerons auprès de la société Koppert par exemple (Iwai et al., 2007).

Les femelles d'*E. balteatus* commencent à pondre 10 jours après l'éclosion à 20°C, tous les 2 jours. Et durant les jours suivants, le nombre d'œufs pondus augmente régulièrement jusqu'au 18ème jour (Sadeghi et Gilbert, 2000c; Hindayana, 2001). Les femelles d'*E. balteatus* se caractérisent par une haute fécondité et peuvent pondre jusqu'à 1000 œufs (Hindayana, 2001). Le développement larvaire d'*E. balteatus* dure 8 à 10 jours à 20°C (Ankersmit et al., 1986; Iwai et al., 2007) et comprend 3 stades larvaires tous prédateurs (Ankersmit et al., 1986; Tinkeu et Hance, 1998; Hindayana, 2001). Ce diptère a trois générations qui peuvent se développer chaque année dans les conditions naturelles de température. La durée totale de l'ontogenèse est comprise entre 30 et 45 jours. Les larves s'alimentent surtout la nuit. La prédation maximale à 20°C augmente avec l'âge de la larve qui est particulièrement vorace au second et au troisième stade (Ankersmit et al., 1986; Hindayana, 2001). Le nombre de pucerons consommés (jusqu'à 1200 au cours du stade larvaire) varie avec la température et l'humidité (Gilbert, 1986).

Les adultes présentent aussi un grand intérêt puisqu'ils participent activement à la pollinisation de nombreuses espèces végétales (Nishida et al., 2002; Gutierrez et al., 2005). Ils sont floricoles et se nourrissent de pollen et de nectar qui sont tous les deux nécessaires à la maturation des gonades des femelles et des mâles adultes (Lyon, 1965; Bugg, 1992). Nous pouvons aussi couramment voir des syrphes se nourrir de miellat d'Hémiptères (Budenberg et Powell, 1992). Les Syrphidae butinent une large gamme de fleurs, les plus visitées étant celles offrant un accès facile au pollen et au nectar, telles de multiples Apiacées, Astéracées, Brassicacées, etc. (Gilbert, 1986; Branquart et Hemptinne, 2000). Dans ce domaine, l'identification des relations entre les syrphes et les plantes, qui les attirent, peut nous donner

des informations utiles pour les programmes de la lutte biolgique contre les pucerons des vergers biologiques de pommiers (Vögt et Weigel, 1999; Powell et al., 2003). Très sélectives quant à leur site d'oviposition, les femelles pondent toujours de nombreux œufs à proximité de colonies de pucerons en pleine expansion (Chandler, 1968a,b; Bargen et al., 1998; Sadeghi et Gilbert, 2000a; Scholz et Poehling, 2000; Vanhaelen et al., 2001) pour que les larves jeunes trouvent directement une ressource alimentaire abondante (Scholz et Poehling, 2000): ceci assure une lutte biologique efficace et optimale sur le terrain. Le comportement de ponte d'*E. balteatus,* comme celui d'autres syrphes, dépend essentiellement, non seulement des sens visuels et tactiles, mais aussi de la présence de médiateurs chimiques dans leur environnement, c'est à dire des substances volatiles émises par la plante-hôte de la proie, par le miellat et par la présence des pucerons dont le rôle est ainsi prépondérant (Budenberg et Powell, 1992; Sadeghi et Gilbert, 2000a,b,c; Scholz et Poehling, 2000; Vanhaelen et al., 2001; Almohamad et al. 2007; Harmel et al., 2007). Ce comportement dépend aussi de la densité des pucerons et de l'âge des colonies de pucerons que les femelles évaluent qualitativement et quantitativement, en vue d'assurer le bon développement de leur descendance (Kan, 1988; Entwistle et Dixon, 1989). D'après Horn (1981), les syrphes ont une meilleure capacité à trouver les colonies des pucerons que les coccinelles et les chrysopes. Cela peut être dû à leur grande capacité à voler et à voltiger et donc à rechercher les pucerons (Bugg, 1992). En outre, il y a de bonnes preuves, à partir d'études de laboratoire et de terrain, de l'existence d'une corrélation positive entre la taille des colonies de pucerons et les quantités d'œufs pondus (Bargen et al., 1998; Scholz et Poehling, 2000; Sutherland et al., 2001). De plus, la femelle d'*E. balteatus* évite de pondre dans les colonies de pucerons qui contiennent des œufs con-spécifiques (Scholz et Poehling, 2000), des pucerons momifiés (Meyhöfer et Klug, 2002; Pineda et al., 2007; Almohamad et al., 2008) ou d'autres prédateurs (Miñarro et al., 2005; Alhmedi et al., 2007; Putra et al., 2009). Ces comportements aident notamment les syrphes à éviter les phénomènes de cannibalisme et de prédation intra-guilde (Branquart et al., 1997; Hindayana, 2001; Dixon et al., 2005; Gilbert, 2005; Lucas, 2005; Fréchette et al., 2006) et sont utiles du point de vue de la lutte biologique.

Plusieurs travaux font état de l'efficacité de ce prédateur contre les pucerons du pommier, comme le puceron vert non migrant, *A. pomi* (Carroll et Hoyt, 1984b; Hagley et Allen, 1990; Sadeghi et Gilbert, 2000b) et *D. plantaginea* (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Brown, 1993; Brown et Lightner, 1997; Wyss et al., 1999a; Solomon et al., 2000; Miñarro et al., 2005). *E. balteatus* est le syrphe le plus abondant dans les vergers de pommier (Cruz De Boelpaepe et al., 1987 ; Wyss et al., 1999a; Solomon et al., 2000; Miñarro et al., 2005). Son

activité prédatrice débute très tôt vers la mi-avril au début de l'infestation, en comparaison avec les autres prédateurs aphidiphages (Miñarro et al., 2005). Cette activité précoce semble due principalement à son bas seuil thermique du développement entre 4°C (Dixon et al., 2005) et 6°C (Hart et al., 1997) et au fait que des femelles fécondées non migrantes restent et hivernent dans les vergers (Hart et Bale, 1997; Hart et al., 1997; Hondelmann et Poehling, 2007) ce qui, donc, peut augmenter le voltinisme (Hart et al., 1997; Hondelmann et Poehling, 2007). Cette précocité est mentionnée dans les vergers de pommiers (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Brown, 1993; Brown et Lightner, 1997; Miñarro et al., 2005) et dans d'autres vergers et parcelles (Dixon et al., 2005; Hondelmann et Poehling, 2007). Ces faits nous permettent de dire qu'*E. balteatus* peut contribuer à limiter le nombre de *D. plantaginea* pendant la phase initiale de la croissance démographique de *D. plantaginea* dans les vergers biologiques de pommier et représente ainsi un candidat intéressant à prendre en considération dans les programmes de lutte biologique par conservation (Bugg, 1992; MacLeod, 1999) ou augmentative (Pineda et Marcos-García, 2008) contre ce ravageur.

III. Un rôle des auxiliaires insuffisant mais…

Au printemps, dans les vergers de pommiers en AB, les auxiliaires exercent généralement un rôle prédateur significatif (avec soit une baisse des effectifs dans certaines colonies mais aussi la disparition d'autres colonies) dans les colonies de *D. plantaginea* mais qui est cependant jugé insuffisant pour éviter les dégâts économiques et pour maintenir les populations de *D. plantaginea* au dessous d'un seuil économiquement acceptable (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Wyss, 1995; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Le Corre, 2006; Brown et Mathews, 2007; Durand, 2007; Marchetti et al., 2009). Le problème le plus souvent soulevé concerne l'absence de réponse numérique de la part des prédateurs (syrphes et coccinelles notamment) avec la ponte en moyenne d'un seul œuf par colonie (Miñarro et al., 2005). Cette ponte unique permet d'optimiser la valeur sélective de ces prédateurs en réduisant ou en évitant les compétitions intra- et inter- spécifiques entre auxiliaires (Meyhöfer et Klug, 2002; Pineda et al., 2007). Le second problème le plus souvent cité est la température, encore faible au début du printemps, qui défavoriserait les auxiliaires, notamment les coccinelles et les cécidomyies par rapport aux pucerons et, en conséquence, l'efficacité des insectes aphidophages ne se manifeste clairement qu'à une période avancée du

cycle de *D. plantaginea* lorsque leurs effectifs sont déjà importants (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Brest, 1997; Baudry, 1998; Wyss et al., 1999a,b; Miñarro et al., 2005).

Ces résultats et les difficultés relevées dans toutes les études menées sur la lutte biologique contre *D. plantaginea*, montrent clairement qu'une régulation de *D. plantaginea* par les auxiliaires naturellement présents est, dans les conditions actuelles de production, très difficile même en AB. Cependant, dans le contexte actuel de réduction de l'usage des produits phytosanitaires, la régulation naturelle potentielle par les auxiliaires est une alternative qui devient intéressante. C'est pourquoi nous avons envisagé dans cette thèse d'étudier le potentiel de régulation biologique de *D. plantaginea* par son cortège d'auxiliaires en vergers biologiques et expérimentaux. Il s'agit aussi d'étudier certains facteurs ou techniques qui pourraient permettre aux auxiliaires de s'exprimer dans les cas les plus favorables.

Plan de la thèse & questions de recherche

Ce travail comporte cinq chapitres principaux (Fig. 8):

Chapitre 1

Il s'agit du point de départ de notre travail, qui a consisté, dans un premier temps, en un suivi des colonies de *D. plantaginea* pour acquérir des connaissances sur l'abondance, la composition la structure des communautés d'arthropodes (auxiliaires et fourmis) présents en conditions de vergers biologiques dans le sud-est de la France. Cela était nécessaire pour approfondir la compréhension du rôle des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea* et déterminer les meilleurs candidats pour la régulation de ce puceron. Ce chapitre vise donc à répondre à la question « **Qui ?** ». Afin de dépasser un cadre purement descriptif, nous avons également proposé une mesure de l'efficacité des auxiliaires sur les colonies de *D. plantaginea* à l'échelle des rameaux. Enfin, nous avons également dans ce chapitre mené une étude sur l'impact de trois systèmes de protection phytosanitaires les plus courants (conventionnel, PFI utilisant la confusion sexuelle contre *C. pomonella* et AB) sur ces communautés de régulateurs, pour savoir quelle est la place de la régulation dans ces 3 systèmes de protection.

Chapitre 2

Dans un second temps, à la vue des résultats du premier chapitre et dans le but d'identifier des pratiques agronomiques sur lesquelles on pourrait jouer pour favoriser la lutte, surtout biologique, contre *D. plantaginea* dans les vergers, nous avons étudié l'effet des filets Alt'Carpo mono-rang. C'est une pratique agronomique qui tend à se développer depuis 2007, dans le sud-est de la France pour lutter physiquement contre le carpocapse. Ces filets, qui concernent principalement les vergers en AB, permettent de réduire significativement voire totalement l'usage des insecticides contre le carpocapse. Ce qui en théorie doit permettre l'établissement de populations plus importantes d'auxiliaires. Par ailleurs, les autres

modifications liées aux filets (croissance de l'arbre, micro-climat) peuvent également jouer un rôle sur le développement de *D. plantaginea*. Notre objectif était alors dans ce chapitre d'étudier l'effet des filets sur le développement des populations de *D. plantaginea* et de fourmis et sur la présence, l'abondance et la performance de différents groupes d'auxiliaires contre ce ravageur. En d'autre terme, ce chapitre vise à répondre à la question « **Comment ?** ».

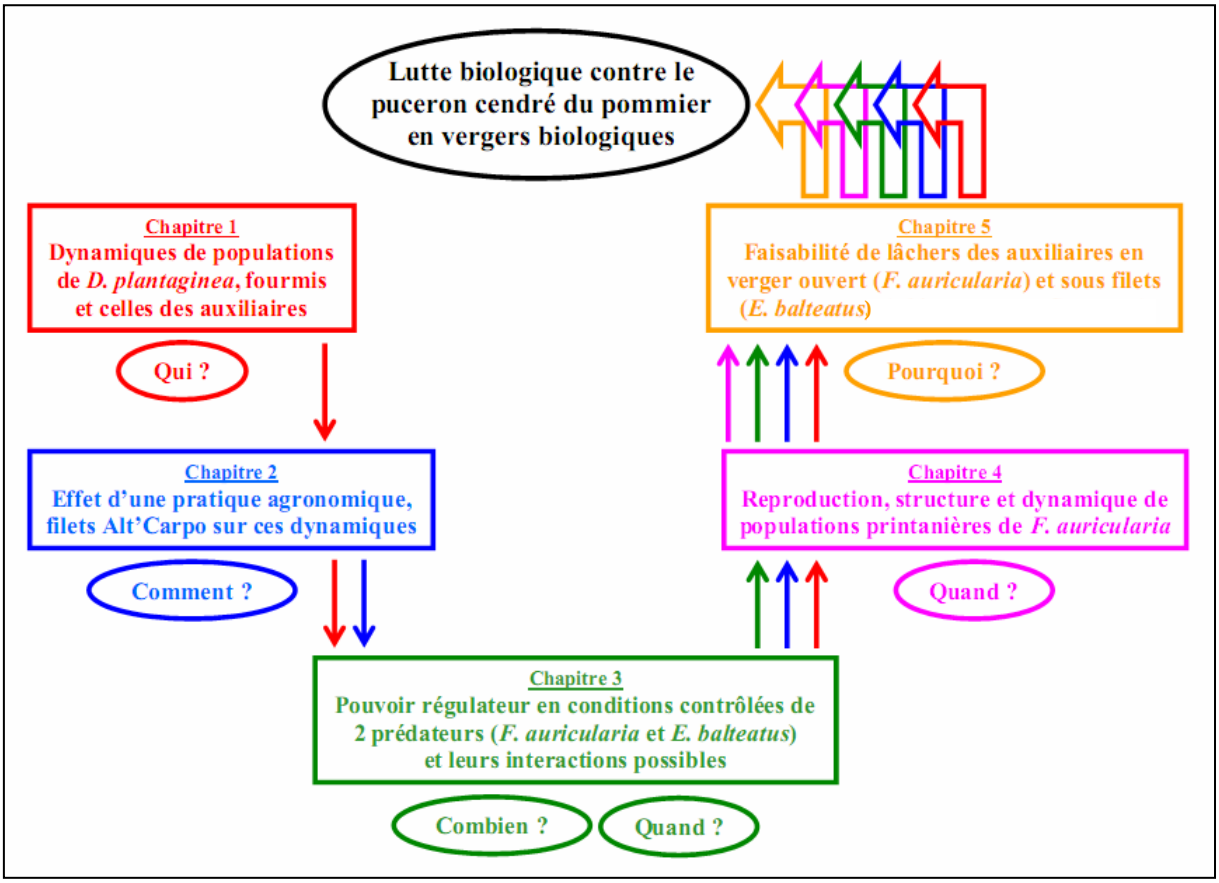


Fig. 8. Schéma synthétique de la thèse et des questions de recherche.

Chapitre 3

Deux candidats prédateurs (un prédateur généraliste, *F. auricularia* et un spécialiste, *E. balteatus*) ont été retenus dans ce chapitre. Ce choix était principalement basé sur les résultats des deux premiers chapitres démontrant leur précocité (*E. balteatus*) et leur abondance (*F. auricularia* et *E. balteatus*) dans les colonies de *D. plantaginea*. Il est cependant difficile voire impossible de mesurer les performances individuelles de chaque prédateur *in situ*. Les informations concernant ces deux candidats restent fragmentaires et dépendent de plusieurs facteurs (température, densité de proie, stade de la proie et du prédateur, interactions possibles

positives ou négatives, etc.). Nous avons donc réalisé l'étude des potentiels de prédation associés à ces 2 candidats en conditions contrôlées avec des systèmes plus ou moins simplifiés. Ainsi, nous avons:

(i) D'abord estimé leur efficacité vis-à-vis *D. plantaginea* et les interactions intra-guildes possibles entre ces deux prédateurs en fonction de différentes températures, densités et stades de pucerons en utilisant un dispositif simplifié (feuille isolée de plantain dans une boîte de pétri).

(ii) Puis étudié les interactions possibles, négatives ou positives, entre ces deux auxiliaires sur jeunes pommiers afin de déterminer leur impact sur des colonies de *D. plantaginea* en conditions plus proches de celles des vergers.

Nous avons cherché dans ce chapitre à répondre à la question « **Combien ?** » mais également à la question « **Quand ?** » tant il apparaît évident que la dynamique initiale de la relation puceron/régulateur est importante.

Chapitre 4

Des résultats prometteurs sur l'action de *F. auricularia* vis-à-vis *D. plantaginea* ont été enregistrés dans les trois premiers chapitres. Il est donc paru utile d'acquérir des connaissances détaillées sur le développement en vergers de ce prédateur, souvent sous-estimé à cause de son activité nocturne, ainsi que d'étudier la structure et la dynamique de ses populations printanières spécialement dans les colonies de *D. plantaginea*. Ce chapitre a donc pour but de donner des informations descriptives sur la phénologie de *F. auricularia* (répondre à la question « **Quand ?** ») qui peuvent favoriser son action régulatrice en limitant la mortalité due aux pratiques horticoles, par exemple.

Chapitre 5

Sur la base des résultats des quatre premiers chapitres, ce dernier chapitre a comme objectif d'étudier la faisabilité et l'efficacité de lâchers d'auxiliaires contre *D. plantaginea*. Il s'agira :

(i) D'une part de lâchers précoces de *F. auricularia* en utilisant des systèmes d'exclusion (troncs englués) en conditions de vergers ouverts.

(ii) D'autre part, de renforcer les populations de syrphes précocement présentes (chapitre 1 et 2) et de valider les résultats prometteurs obtenus dans le chapitre 3. Cependant, pour ce second point étudié, les résultats des expérimentations ont

suggéré que la réalisation de lâchers d'auxiliaires, en général, dans les conditions de vergers ouverts exige d'améliorer ou de créer les conditions qui peuvent favoriser la réussite de ces lâchers. La régulation d'un ravageur par inondation est plus facilement envisageable dans des milieux fermés, comme les serres. Or la présence de filets Alt'Carpo (qui permettent de plus de réduire fortement l'usage des produits phytosanitaires) crée des conditions intermédiaires entre un système ouvert (verger classique) et un système fermé (serres) et limite les risques de trop forte dispersion des organismes lâchés. Nous avons donc étudié la possibilité et l'efficacité de lâchers augmentatifs précoces sous filets de *E. balteatus* vis-à-vis *D. plantaginea*.

Dans ce chapitre d'application au terrain, nous avons alors essayé de récapituler les réponses à toutes les questions posées dans les chapitres précédents et chercher à répondre à la question générale « **Pourquoi ?** ». Ceci nous permettra de proposer des raisons expliquant certains résultats insatisfaisants ou inattendus et donner des éléments utiles pour les futures études.

De courts préambules en français sont présents au début de chaque chapitre afin de lier les chapitres. Après ces cinq chapitres, une dernière partie intitulée « **conclusions générales et perspectives** » rappelle les principaux résultats marquants de ce travail et expose les perspectives majeures proposées pour des études futures.

Productions scientifiques

Neuf publications scientifiques sont issues de ce travail de thèse.

Quatre constituent des chapitres de ce travail de thèse mais ils sont des versions développées de ceux qui ont été acceptés ou soumis dans les revues:

Chapter 1: Dib, H., Simon, S., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2010. The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France. Biological Control 55, 97–109.

Chapter 2: Dib, H., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2010. Effect of codling moth exclusion nets on the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, and its control by natural enemies. Crop Protection 29, 1502–1513.

Chapter 3: Dib, H., Jamont, M., Sauphanor, B., Capowiez, Y., Predation potency and intraguild interactions between generalist (*Forficula auricularia*) and specialist (*Episyrphus balteatus*) predators of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*). Biological Control (submitted manuscript).

Chapter 4: Dib, H., Sauphanor, B., Capowiez, Y., Life table, spring population dynamics and occurrence of the European earwig, *Forficula auricularia* L. 1758 (Dermaptera: Forficulidae) in organic apple orchards in south-eastern France. Annales de la Société Entomologique de France (submitted manuscript).

Cinq autres sont issus de ce travail de thèse mais ne constituent pas, sous leur forme de publication, des chapitres de cette thèse:

Dib, H., Capowiez, Y., Simon, S., Sauphanor, B., 2010. Natural regulation of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*) in organic apple orchards. IOBC/wprs Bulletin 54, 295–299. Work achieved in the **Chapters 1 (A) and 2**.

Dib, H., Jamont, M., Sauphanor, B., Capowiez, Y., Laboratory study of the possible interactions between and the predation potency of *Forficularia auricularia* and *Episyrphus balteatus* in the case of the aphid, *Dysaphis plantaginea*. In preparation (to be submitted in BioControl journal). Work achieved in **Chapter 3 (B)**.

Moerkens, R., Gobin, B., Peusens, G., Helsen, H., Hilton, R., **Dib, H.,** Suckling, D.M., Leirs, H., Modeling phenology of the European Earwig, *Forficula auricularia* (L.): geographical distribution and the role of temperature. PLoS ONE (submitted manuscript). Work achieved in **Chapter 4**.

Dib, H., Jamont, M., Sauphanor, B., Capowiez, Y., Effect of early release of a generalist predator (*Forficularia auricularia*) on the populations of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*). In preparation (to be submitted in Biocontrol Science and Technology journal). Work achieved in **Chapter 5 (A)**.

Dib, H., Ben Issa, R., Sauphanor, B., Capowiez, Y., Optimisation of a control method against the aphid (*Dysaphis plantaginea*) by augmentative releases of syrphid (*Episyrphus balteatus*) in an apple orchard with Alt'Carpo exclusion nets. In preparation (to be submitted in BioControl journal). Work achieved in **Chapter 5 (B)**.

Chapitre 1

Dynamiques des populations de *D. plantaginea*, de fourmis et d'auxiliaires dans des vergers du sud-est de la France

Les résultats issus des travaux publiés montrent que *D. plantaginea* est le second ravageur le plus dangereux dans les vergers de pommiers en AB mais actuellement le plus difficile à contrôler. Une première étape, d'abord essentiellement descriptive, est proposée dans ce chapitre pour déterminer le rôle des auxiliaires naturellement présents et identifier les espèces les plus pertinentes pour une lutte biologique contre *D. plantaginea*. Une quantification de l'effet des auxiliaires à l'échelle des rameaux est également proposée. Pour répondre à ces questions, nous avons étudié dans un premier temps les relations entre le changement temporel de l'infestation de *D. plantaginea* et la présence et l'abondance de différents auxiliaires et de fourmis. Pendant deux années (2008 et 2009), nous avons réalisé un suivi printanier hebdomadaire de 50 rameaux infestés et marqués dans quatre vergers commerciaux en AB situés au Sud d'Avignon et un verger expérimental de l'INRA d'Avignon (sans pesticides). Au cours de ce suivi, des prélèvements destructifs de feuilles infestées avec des stades d'auxiliaires ont été réalisés et mis en système d'émergence pour les déterminer jusqu'à l'espèce si possible. Dans la seconde partie de ce chapitre, nous étudierons l'impact de trois systèmes de protection phytosanitaire (AB, protection chimique avec ou sans confusion sexuelle contre *C. pomonella*) sur les communautés d'arthropodes dans les colonies de *D. plantaginea*. Le but est d'estimer la place possible de la régulation naturelle contre *D. plantaginea* dans ces 3 systèmes et donc de voir si un usage plus modéré des pesticides de synthèse peut conduire à une augmentation de la biodiversité des régulateurs. En outre, nous étudierons les conséquences directes et indirectes sur les populations de *D. plantaginea* et les fourmis. Pour cela, à une seule date par année (2008 et 2009), ces communautés ont été recensées sur 25 rameaux infestés par *D. plantaginea* par verger, sur 12 vergers situés au Sud d'Avignon et conduits selon ces trois systèmes de protection.

A) The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France.

Biological Control 55/2 (November, 2010), 97–109.

Hazem Dib [a,b,*], Sylvaine Simon [c], Benoît Sauphanor [b], Yvan Capowiez [b]

[a] *Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Damascus, Damascus, Syria*
[b] *INRA, Unité PSH, Equipe Ecologie de la Production Intégrée, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France*
[c] *INRA, UERI Gotheron, 26320 St Marcel-lès-Valence, France*
* Corresponding author: *E-mail address:* hazem.dib@avignon.inra.fr

Abstract. Efficient pest control using conservation strategies requires sound knowledge of the dynamics of the pest and its natural enemies (**NE**). But the role of natural regulation under natural conditions is not easy to prove. The rosy apple aphid (**RAA**) *Dysaphis plantaginea* is the most detrimental aphid in organic apple orchards. Our aim was to determine whether and to which point the abundance and composition of arthropod communities associated with aphid colonies affects RAA population dynamics. The present study, based on weekly observations of marked and infested apple shoots was carried out from April to June in 2008 and 2009 in one experimental insecticide-free apple orchard and four organic commercial orchards located in south-eastern France. NE populations were the most diverse (7.3 taxonomic groups for 50 shoots) and abundant (1.44 individuals per shoot) in the experimental orchard compared to organic orchards (3.8 groups for 50 shoots and 0.7 individuals per shoot). The large RAA populations per shoot (more by 1.7-fold) observed in two of the five orchards were presumably related to a lower number of NE (less by 1.9-fold) and a high abundance of ants (more by 6.2-fold). Among the main NE groups, syrphids arrived first, followed by coccinellids and earwigs. Parasitism rates, mainly due to *Ephedrus* sp. (Braconidae), were between 0.66 and 6.93%. Based on their precocity and abundance, syrphids appeared to be the most efficient group of NE under the study conditions. By surveying the same shoots weekly we could demonstrate that RAA population dynamics were strongly affected by the presence of NE. This predatory effect was however not sufficient to prevent damage to the apple trees. New management practices aimed at favouring natural regulation, especially augmentative approaches, need to be developed.

Keywords: Natural regulation; Rosy apple aphid; *Dysaphis plantaginea*; Predator; Parasitoid; Syrphidae; Coccinellidae; Forficulidae; Ant; Organic apple orchard.

1. Introduction

In ecological applications such as species conservation (Ginsburg et al., 1990), understanding natural community structures (Schowalter, 2006) or pest control (May et al., 1981) it is of central importance to disentangle the complex relationships involved in population regulation. Population dynamics depend on bottom-up processes (e.g., nutrients and primarily climatic conditions for poikilotherm organisms) that operate independently of population density (Jarošík and Dixon, 1999; Wool, 2002) and/or by top-down processes (e.g., biological forces such as predators or parasitoids) that are inherently density dependent (Royama, 1977; Maudsley et al., 1996). Although the density-independent factors may play critical roles in determining the level at which population regulation occurs, these factors cannot be considered as part of the regulatory process *sensus stricto* because they do not change in response to population density (Berryman et al., 1987; Schowalter, 2006). Thus, only density-dependent factors can regulate population size in the sense of stabilizing abundance near equilibrium population size (Nicholson, 1958; Royama, 1977; Berryman et al., 1987; Schowalter, 2006).

Due to the serious damage they cause to crops and their rapid population increase, aphids are particularly well suited for ecological studies aimed at identifying factors affecting their population structure and dynamics (Alyokhin el al., 2005; Piñol et al., 2009b). Many studies demonstrated that aphid populations are likely to be regulated by density-dependent biotic factors such as predators and parasitoids (Maudsley et al., 1996; Kaneko, 2003; Jones et al., 2009). Among economically important aphid pests, the rosy apple aphid (**RAA**), *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) has stimulated special interest in organic apple production (Wyss et al., 1999a,b; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Cross et al., 2007). RAA can cause significant economic losses in yield that range from 30% (De Berardinis et al., 1994; Blommers et al., 2004) to 80% (when not controlled) (Qubbaj et al., 2005). RAA is a dioecious species which completes its life cycle on two successive host plants: the apple tree *Malus domestica* Borkh. (Rosales: Rosaceae) as its primary host plant, from early autumn to late spring, and the plantain herb *Plantago* spp. mainly *P. lanceolata* L. (Lamiales: Plantaginaceae) as a secondary host plant, during summer. It is also a holocyclic species, i.e., it reproduces via two mechanisms: asexual reproduction (parthenogenesis) and sexual reproduction. The latter takes place in autumn when females lay fertilized overwintering eggs on apple trees. Eggs hatch in early spring, giving birth to fundatrices that

parthenogenically produce fundatrigeniae (Lathrop, 1928; Bonnemaison, 1959; Blommers et al., 2004).

In organic farming, the level of pest damage that can be accepted is higher than in conventional crops, but the usual RAA economic threshold [one fundatrix per 50 (ACTA, 1977) or 100 buds (Blommers, 1994)] is easily reached and intervention is required to mitigate possible economic damage. For this reason, many attempts have been made to develop control strategies for organic production (e.g., Romet, 2004a,b; Miñarro and Dapena, 2007; Cross et al., 2007; Markó et al., 2008). Recently, several studies focused on the biological control of RAA using natural enemies (**NE**): entomopathogenic fungi (Bird et al., 2004), hymenopteran parasitoids (Bribosia et al., 2005a; Peusens et al., 2006) or predators (Wyss et al., 1999a,b; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007). Other studies aimed to enhance the levels of naturally occurring aphidophagous using sowing flower strips (Wyss, 1995), inter-planting trees bearing extrafloral nectaries (Brown and Mathews, 2007) or planting rowan trees, *Sorbus aucuparia* L., that provide *Ephedrus persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae), the main parasitoid of RAA in Europe, with *D. sorbi* Kaltenbach as an alternate prey (Bribosia et al., 2005a). In North America, Brown and Mathews (2007) hypothesized that many early RAA colonies are destroyed by predation and assumed that the major predator responsible was *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). In addition, they pointed out that *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae) is prevalent within the NE complex in RAA colonies. In Western Europe, the most abundant predators were: *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae), *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) and *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) (Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005). However, none of these predators provided efficient control of RAA in orchards. *A. aphidimyza*, for example, occurred too late in the RAA lifecycle (Miñarro et al., 2005). In contrast, *E. balteatus* and *A. bipunctata* were effective in reducing RAA populations on apple seedlings under laboratory and field cage conditions. *A. bipunctata* proved to be the most effective predator, killing 70% of the aphids within 48 hours (Wyss et al., 1999a). In follow-up field trials, augmentative release of this coccinellid in early spring (Wyss et al., 1999b) and autumn (Kehrli and Wyss, 2001) showed positive results in commercial orchards but this approach is not realistic due to constraints and especially the costs of such releases (Wyss et al., 1999b; Kehrli and Wyss, 2001). Ants can aggravate RAA damage since their presence results in higher aphid abundance than in ant-free trees (Wyss et al., 1999b; Stewart-Jones et al., 2008). Both ants and aphids are thought to benefit from their association. Ants benefit by gaining access to honeydew and aphids benefit

both directly (increased phloem uptake, higher reproductive rates (El-Ziady, 1960), etc.) and indirectly (improved colony hygiene, improved defence against NE (Reimer et al., 1993), etc.).

The results and conclusions of previous studies were often contradictory and unsatisfactory (Wyss, 1995; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Trandafirescu et al., 2004; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007). In most reports, the natural levels of the combined predators and parasitoids were generally not sufficient to control RAA (Blommers, 1999; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007). But there is a lack of studies providing detailed data on the population dynamics of arthropod communities in RAA colonies to assess their effect on RAA population development. Based on a weekly survey of the same 50 shoots per orchard in five apple orchards located in south-eastern France, the present study aimed to determine whether and to which extent the population dynamics of RAA is affected by its NE and ants.

2. Materials and methods

2.1. Study apple orchards

RAA-NE-ant communities were studied throughout the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards: one INRA experimental orchard located close to Avignon (south-eastern France) and four commercial organic orchards (n°1, 2, 3, and 4 (Fig. 9)) located 10 to 20 km south of Avignon. The descriptions of the five orchards and the horticultural management practices applied during the two study years are reported in Tab. 5. The INRA experimental orchard was under a minimal pesticide management program especially during the time when RAA and associated NE were present. The only pesticides that were used were applied in 2009 to control the powdery mildew fungal disease, *Podosphaera leucotricha* Ellis & Everh., using penconazole (18 May) and bupirimate (19 June) fungicides. No insecticide was applied in either season. The commercial organic orchards were managed following organic production guidelines and neither synthetic pesticides nor fertilizers were used. During the sampling period, a fungicide program using copper and sulphur preparations was used to control apple scab *Venturia inaequalis* Cooke and/or powdery mildew diseases. Insecticides were applied to control codling moth and aphids. The codling moth control relied on granulosis virus treatments (all organic orchards) and mating disruption technique

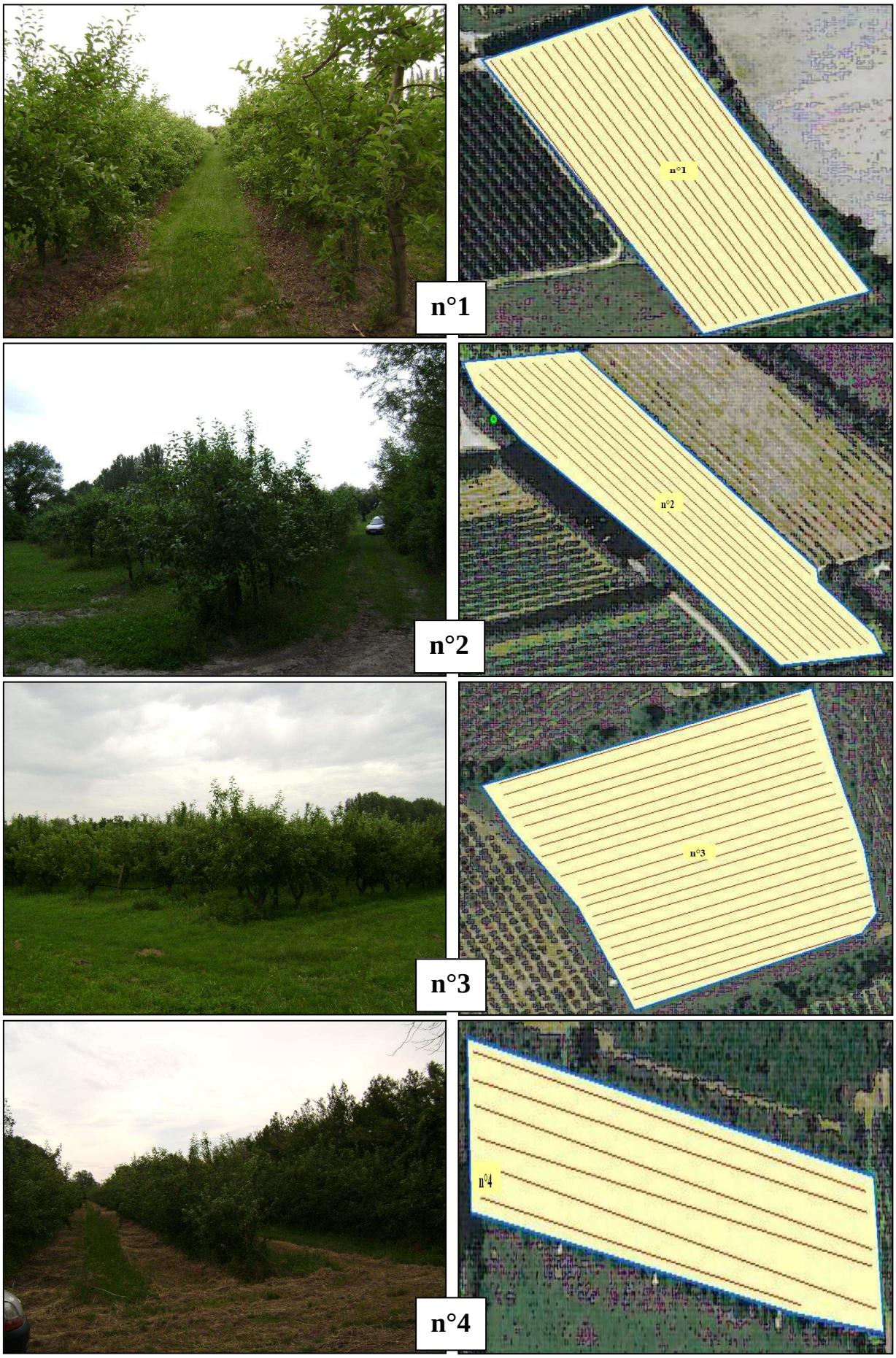


Fig. 9. Organic orchards studied.

(orchards n°1 and 3). Two (1st and 10th of March 2008) and five sprays (between 13th and 26th of March 2009 at 3-day intervals) of mineral oil were applied to control aphids in orchard n°3. Mineral oil was sprayed twice, in late March and early April, to control aphids in orchard n°4. In contrast, orchards n°1 and 2 received two treatments with kaolin (in early March) and one with rotenone (in early April) to control aphids.

Tab. 5. Main characteristics of the five studied apple orchards and the principal horticultural managements applied during the study period in the 2008 and 2009 spring seasons (MSH = Multi-species hedgerow).

		INRA	n°1	n°2	n°3	n°4
Area (m^2)		2304	7615	9495	8708	8147
Row number × tree number per row		10 × 24	16 × 189	11 × 89	22 × 45	6 × 95
Row orientation		E to W	NW to SE	NW to SE	E to W	E to W
Planting date		2001	2000/2001	2001/2002	1996/1997	1995/1996
Planting distances (inter-row × inter-tree)		4 × 1.5	4 × 2	4 × 2	4.5 × 2	6 × 2
Tree height (m)		2	2	1.7	3	3.3
Cultivar		Granny Smith/ Royal Gala	Golden Delicious	Golden Delicious	Akane	Royal Gala
Training system		Solaxe	Solaxe	Solaxe	Free axis	Free axis
Irrigation		Local irrigation	Furrow irrigation	Sprinkler	Furrow irrigation +Sprinkler	Sprinkler
Borders	North	Cypress hedgerow	MSH	MSH	MSH	MSH
	South	Peach orchard	MSH	MSH	Waterway	MSH
	East	Arable land	MSH	Apricot orchard	Apple orchard	Waterway
	West	Small garden	Apple orchard	MSH	Apple orchard	Cane hedgerow
Weed control		Periodic mowing between rows and plowing between trees within the rows				

2.2. Assessment of arthropod population dynamics

RAA eggs hatch at the end of March or in early April in Avignon coinciding with the apple 'green tip' stage. Early in spring (first apple flowers), 50 terminal one-year old shoots per orchard (25 of each cultivar in the INRA orchard) were randomly selected among those infested with RAA and marked using coloured ribbons (Fig. 10). The presence of RAA, its naturally occurring enemies and ants were assessed on these shoots by visual inspections at 7 and 6-day intervals in 2008 and 2009, respectively, during the observation period (from that start of the infestation until RAA migration to its secondary host plant). These visual inspections were made, depending on the

Fig. 10. Marked shoot infested by RAA, *D. plantaginea*.

orchard, from 07 April to 03 July in 2008 and from 08 April to 19 June in 2009. The 10 apical leaves of each shoot were examined to assess the composition of the arthropod community. A new infested shoot was randomly chosen on the same tree if the original shoot disappeared. Aphid infestation was recorded using six infestation classes (A = no aphid; B = 1 to 5; C = 6 to 25; D = 26 to 50; E = 51 to 125; F = more than 125 aphids). Winged aphids were noted (presence/absence in 2008) and counted (in 2009) when present. The presence of ants was estimated using four classes (I = 1 to 5; II = 6 to 25; III = 26 to 50; IV = more than 50 ants). The presence of any stage of potential NE, predators and parasitoids (mainly estimated through number of mummies, i.e., parasitized aphids), was counted. All NE directly monitored in the orchards and described as aphidophagous in this paper were recorded under various taxonomic groups (mostly at the family level).

2.3. Study of the arthropod communities related to RAA colonies (destructive samplings)

Destructive sampling was used to precisely compare the orchards in terms of the taxonomic composition (at the species level, when possible) of predator and parasitoid communities associated with the RAA colonies. Each week during the development period of RAA, ten RAA colonies per orchard containing different stages of NE were sampled. Marked shoots were of course excluded from this sampling. Adult specimens were immediately preserved in 70% ethyl alcohol for later identification and immature specimens (i.e., egg, larva, juvenile, nymph, pupa, cocoon, parasitoid mummy, etc.) were transported to the laboratory. The ten RAA colonies per sampling date and per orchard were pooled and confined together in a rearing system until the emergence of NE adults (Fig. 11). This system consisted of plastic transparent cylinders (0.25 m high, 0.1 m diameter) with the top covered with white gauze for ventilation. To facilitate the establishment of an infestation, a clean apple shoot (of the cultivar corresponding to that of the orchard where the colonies were collected) was included in the system. It was inserted into a plastic tube with water to keep it alive for as long as possible. These rearing systems were placed in a growth chamber at 20 ± 1 °C, 60 ± 10% RH (relative humidity) and with a L16:D8 h photoperiod (light intensity of approximately 5000 lux). After adult emergence, each arthropod was individually stored in a numbered tube containing a small amount of 70% ethyl alcohol for further identification. Arthropods were then identified in the laboratory under a dissecting microscope using identification keys and with the help of specialists. Accordingly, arthropods were identified

by species level for Diptera (Syrphidae (Sarthou, in prep.) and Cecidomyiidae (Kieffer, 1900)), Dermaptera (Forficulidae (Albouy and Caussanel, 1990)), Coleoptera (Perrier, 1964), Heteroptera (Perrier, 1979), Neuroptera (Chrysopidae (Séméria, 1980)) and spiders (Arachnida: Araneae (Jones, 1990)). For the primary parasitoid Hymenoptera (Braconidae (Starý, 1970)), Neuroptera (Hemerobiidae (Klimaszewski and Kevan, 1985)) and Raphidioptera (Raphidiidae (Penny et al., 1997)), the insects were identified by genus. The Hymenopteran hyperparasitoids (Delvare and Aberlenc, 1989) were identified by family.

Fig. 11. Rearing system for the emergence of natural enemy adults.

2.4. Statistical analysis

Aphid and ant numbers were computed as the mean number of the recorded classes. The highest class of RAA and ant was replaced by 200 and 75 as estimated values, respectively. Not all stages of NE are involved in aphid reduction (Wyss, 1995). Therefore, only the stages directly involved in aphid consumption (active natural enemies (**ANE**)) were considered. These include Diptera larvae (Syrphidae, Cecidomyiidae and Chamaemyiidae), Coleoptera larvae and adults (Coccinellidae, Cantharidae and Staphylinidae), Dermaptera nymphs and adults (Forficulidae), Hemiptera nymphs and adults (Anthocoridae, Miridae and Nabidae), Neuroptera larvae and adults (sometimes) (Chrysopidae and Hemerobiidae), Hymenoptera adults (Braconidae) and Araneae juveniles and adults (unidentified families).

The abundance of RAA, ANE, ants, mummies and the most abundant ANE groups (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) was pooled per shoot across each season. Then

the effect of orchard and year (and the interaction between these two factors) on these abundances was analyzed. The number of ANE groups (richness) and the percentage of shoots with ANE, ants or mummies were computed at each sampling date on the 50 shoots. Then the effect of orchard and year (and their interaction) on these values was assessed. Data were $\log_{10}(x+1)$-transformed to reduce heteroscedasticity. Homogeneity of variance and normality were then checked using Bartlett's and Shapiro-Wilk tests, respectively. The analysis was based on 2-factor ANOVA followed by post-hoc comparisons (Tukey HSD) with a significance level of 5% when these requirements were met, otherwise on Kruskal-Wallis followed by post-hoc comparison tests.

To get an idea of the stability and biodiversity of NE communities related to the RAA in the study orchards, we computed the Shannon ecological index (H') (Shannon and Weaver, 1963) for each orchard. The index was calculated by the following formula: [$\boldsymbol{H' = -\sum p_i \log_2 p_i}$] where p_i is the relative abundance of each taxonomic group, calculated as the proportion of individuals of a given taxonomic group i (richness N_i) to the total number of individuals of all taxonomic groups in the community (N). This measure ranges from 1 to 5 and the maximum indicates a stable ecosystem (e.g., forest). The Shannon diversity index associates with that Equitability index (E) (Pielou, 1969): [$\boldsymbol{E = H'/\log_2 S}$] where S is the total number of taxonomic groups represented. The Equitability index (evenness) varies from 0 to 1 and indicates if the taxonomic groups are equally distributed. When this index value is close to 1, it indicates a good distribution of these groups and no predominance of one taxonomic group.

Parasitism rates were computed in two ways (general and local rates). The general rate of parasitism was the percentage of the total parasitized RAA (mummies) on total RAA numbers computed on all marked shoots. Local rate of parasitism was the percentage of the total parasitized RAA (mummies) on the total RAA numbers computed only on shoots with mummies.

The correlation between the mean abundance per season of each arthropod group (RAA, ANE, ants, winged RAA, mummies, Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) was computed and compared separately for significance using a Pearson correlation test with a significance level of 5%.

The correlation between total or averaged abundance of RAA and ANE could not provide a good picture of the regulation since temporally positive and then negative values are expected. Thus we specifically computed and compared the changes in RAA abundance over time in the presence and absence of ANE. Unfortunately, it was impossible to determine the

effect of each ANE group or to determine if two (or more) ANE were more efficient than one since in both cases, the number of observations was too low. For each shoot in each orchard, the changes in RAA abundance were computed in terms of an infestation class shift in each of the 50 shoots between two successive sampling dates. For example, a RAA infestation level class change from B to C was replaced by 1, from F to D by -2 and no change scored as 0. The presence or absence of ANE was always the shoot status at the first of the two successive sampling dates (*t*-1) that were considered. As similar management practices (Table 1) and population dynamics patterns (dynamics of RAA, ants and NE) were observed whatever the year, the orchards were grouped into 3 sets which allowed statistical analyzes to be computed on a sufficient number of shoots (*n*) to test the effect of each study treatment (i.e., absence or presence of ANE) at each date. The 3 sets of orchards were: INRA (2008+2009), n°1+2 (2008+2009) and n°3+4 (2008+2009) orchards. Furthermore, as arthropod dynamic patterns and sampling times were similar in 2008 and 2009, these numbers were pooled across years for each equivalent date. The effect of presence/absence of an ANE on the changes in RAA abundance was compared for each sampling date in each orchard group using a two-tailed paired non-parametric Mann-Whitney test with 5% significance level.

All data were analyzed using XLSTAT Version 2009/05/01.

3. Results

3.1. RAA population dynamics

The date at which RAA appeared and lived on the trees and the size of RAA populations on the marked shoots differed depending on the orchard (Fig. 12). RAA was present for 9 (INRA and n°4), 10 (n°3) and 11 weeks (n°1 and 2) in 2008 and 9 weeks in all orchards in 2009 (Fig. 12). RAA population dynamics showed similar patterns in all orchards (Fig. 12). The peak phase was reached almost 3 weeks after the beginning of the infestation in all orchards in the two years (with the exception of orchard n°2 which peaked after 4 weeks in 2009) (Fig. 12). No significant differences in the RAA densities on the marked shoots were observed between the two study years for orchard (F = 0.589; df = 1; P = 0.443), and no interaction between orchard and year was detected (F = 1.647; df = 4; P = 0.161). In contrast, the differences were highly significant among orchards (F = 20.287; df = 4; P < 0.0001) (Tab. 6). The RAA population in orchards n°3 and n°4 was similar and 1.79, 1.78 and 1.58-fold

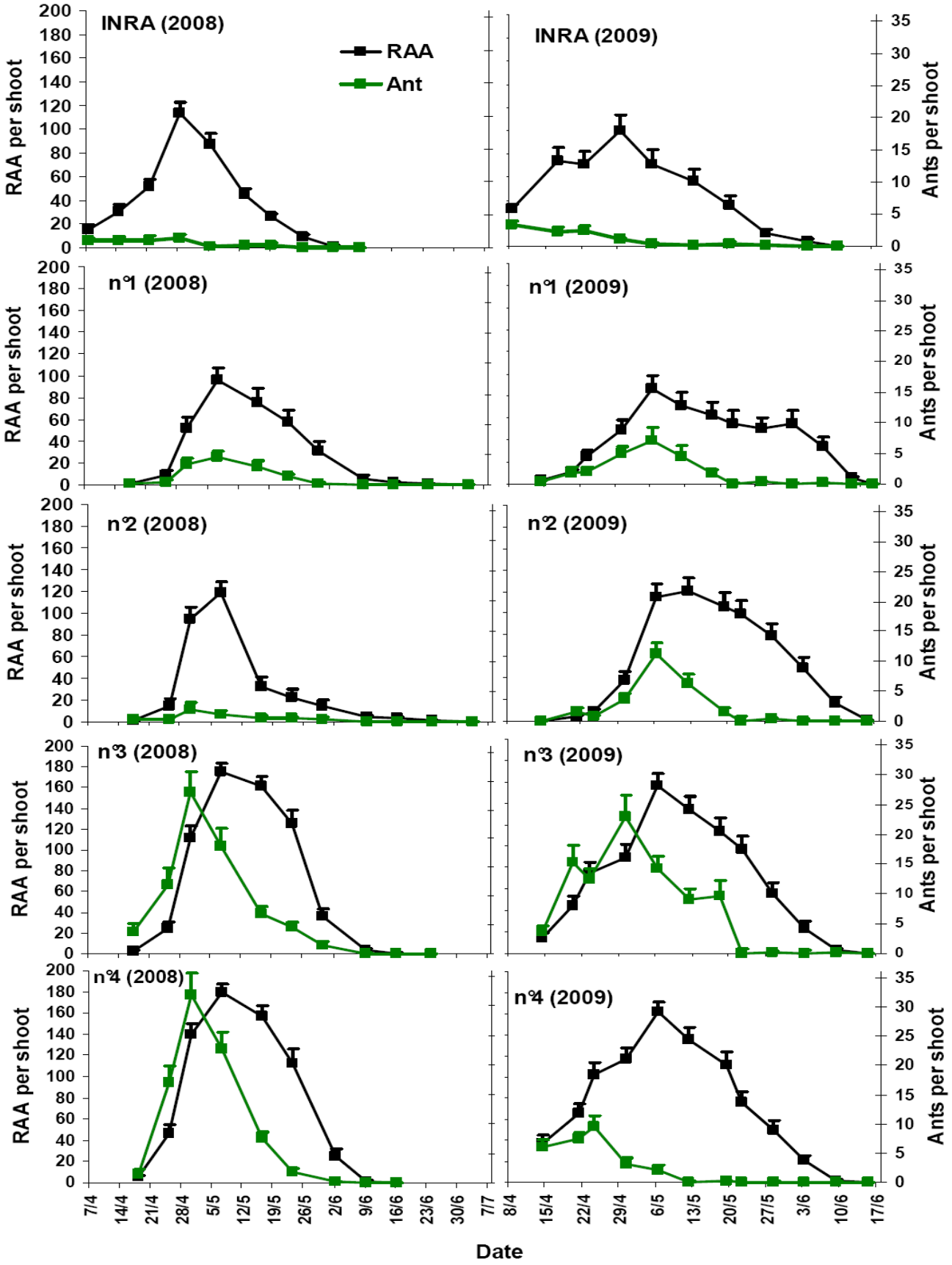


Fig. 12. Mean number (+ standard error) of RAA and ants during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards.

significantly more abundant than in the orchards INRA, n°1 and 2 (Tab. 6), respectively (averages from the two study years).

The beginning of emigration (i.e., the presence of alatae RAA) always coincided with the RAA peak phase in the two years and the five orchards. The proportion of alatae then increased moderately to reach a 5.3-7.0% maximum of the RAA population 2 to 4 weeks after the RAA peak phase in 2009 (Fig. 13). However, there was only a low or no correlation between alatae and RAA dynamics (Tab. 7).

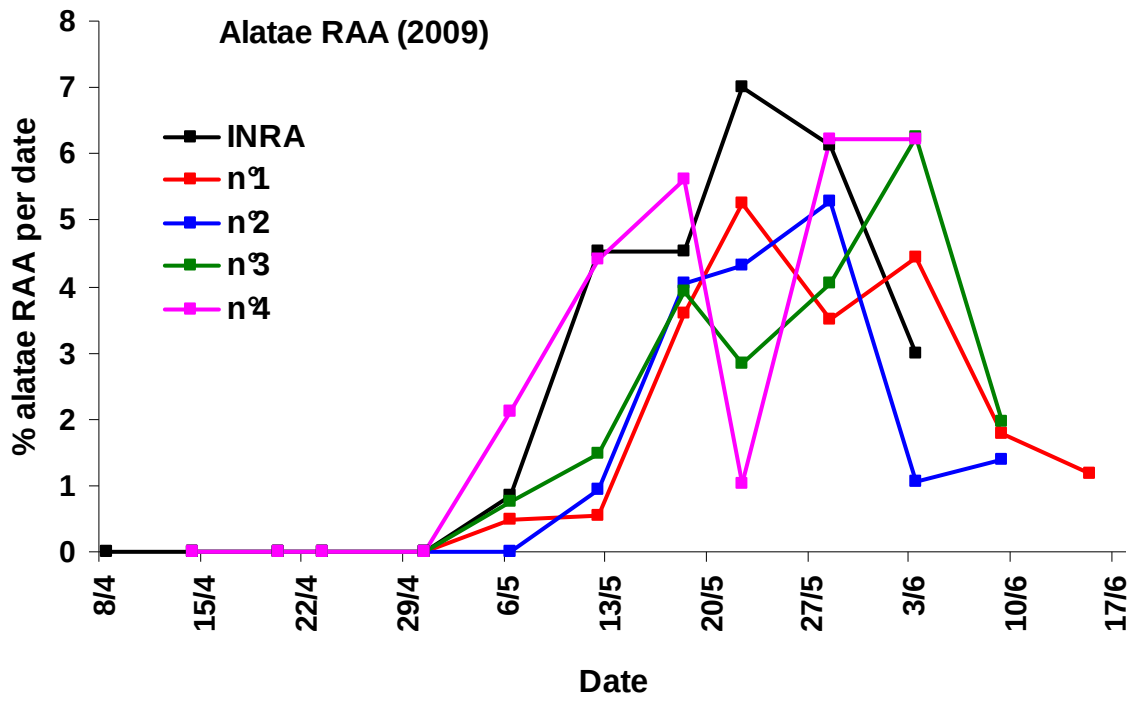


Fig. 13. Percentage of alatae RAA during the 2009 spring season in five apple orchards.

3.2. Ant population dynamics

In all orchards, the ant population peaked 3 to 4 weeks after the beginning of the RAA infestation to coincide with the RAA peak phase. During the last 2 to 3 weeks of our observations, ants were no longer observed on the marked shoots (Fig. 12). However, ant abundance did increase with RAA population dynamics and the correlation was significant in orchards n°1 and 2 in both study years (Tab. 7). In both n°3 and 4 orchards, the ant numbers recorded on the marked shoots were significantly higher than in the other orchards (Tab. 6) with 8.77, 3.82 and 4.14-fold higher abundance than in the INRA, n°1 and 2 orchards, respectively (2 years pooled). The final mean ant abundance in orchard n°4 in 2009 was low

Tab. 6. Abundance and population parameters of RAA, ANE, ant, three major predators (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) and mummies during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards.

Population parameter	Orchard									
	INRA		n°1		n°2		n°3		n°4	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
No. of RAA (1)	42.20 **b** (3.16)	50.66 **b** (6.38)	33.06 **b** (3.68)	42.19 **b** (6.13)	30.67 **b** (2.89)	58.16 **b** (5.75)	71.30 **a** (3.60)	73.17 **a** (6.15)	83.33 **a** (4.63)	79.42 **a** (5.11)
No. of ANE (1)	1.52 **a** (0.12)	1.36 **a** (0.11)	0.78 **b** (0.04)	0.83 **b** (0.07)	0.86 **b** (0.04)	0.87 **b** (0.07)	0.68 **c** (0.03)	0.58 **c** (0.04)	0.52 **c** (0.02)	0.61 **c** (0.05)
Ratio (ANE/RAA)	0.0361	0.0268	0.0237	0.0197	0.0282	0.0149	0.0095	0.0079	0.0063	0.0078
No. of ANE groups (2)	7.67 **a** (0.76)	6.89 **a** (0.70)	4.50 **b** (0.73)	5.33 **b** (0.58)	4.40 **b** (0.70)	4.67 **b** (0.74)	2.44 **c** (0.50)	3.08 **c** (0.42)	2.50 **c** (0.68)	3.83 **bc** (0.44)
% Shoots with ANE (2)	36.56 **a** (3.91)	27.56 **a** (3.31)	21.80 **ab** (4.81)	21.17 **ab** (2.45)	24.70 **ab** (5.13)	17.92 **b** (2.97)	17.22 **b** (5.86)	15.00 **b** (2.40)	15.00 **b** (6.01)	15.75 **b** (2.26)
Shannon index (*H'*)	2.54	2.54	2.22	2.34	2.21	2.30	1.35	1.85	1.75	2.23
No. of active Syrphids (1)	0.62 **a** (0.06)	0.48 **a** (0.04)	0.21 **b** (0.03)	0.25 **b** (0.03)	0.32 **b** (0.03)	0.24 **b** (0.03)	0.10 **c** (0.02)	0.11 **c** (0.02)	0.11 **c** (0.02)	0.15 **c** (0.02)
No. of active Coccinellids (1)	0.37 **a** (0.07)	0.35 **a** (0.05)	0.23 **b** (0.03)	0.29 **ab** (0.05)	0.26 **b** (0.04)	0.33 **a** (0.05)	0.08 **d** (0.02)	0.12 **cd** (0.02)	0.09 **d** (0.02)	0.15 **c** (0.02)
No. of active Forficulids (1)	0.17 **d** (0.03)	0.21 **d** (0.04)	0.25 **c** (0.03)	0.16 **d** (0.03)	0.15 **d** (0.02)	0.16 **d** (0.02)	0.46 **a** (0.03)	0.30 **ab** (0.03)	0.28 **bc** (0.02)	0.18 **bc** (0.02)
% of 3 dominant groups	76.35	77.38	88.01	83.37	85.42	84.66	94.74	90.57	91.39	84.43
Equitability index (*E*)	0.69	0.71	0.67	0.70	0.67	0.66	0.58	0.80	0.68	0.86
% General parasitism rate (3)	0.70 **c**	2.33 **ab**	2.65 **bc**	6.93 **a**	1.83 **bc**	4.16 **a**	0.66 **c**	1.67 **ab**	2.23 **ab**	1.26 **bc**
% Local parasitism rate (4)	12.39	14.04	21.70	12.85	39.72	9.71	11.25	8.78	18.95	6.93
% Shoots with mummies (2)	7.40 **c** (2.63)	17.78 **b** (5.13)	10.73 **bc** (3.13)	28.50 **a** (5.67)	7.09 **c** (2.61)	29.17 **a** (3.53)	4.40 **c** (1.57)	20.83 **ab** (4.52)	11.78 **bc** (4.62)	15.83 **b** (3.68)
No. of ants (1)	0.63 **d** (0.21)	1.12 **c** (0.20)	1.31 **c** (0.28)	1.94 **bc** (0.49)	0.58 **d** (0.28)	2.52 **b** (0.38)	8.39 **a** (1.05)	8.26 **a** (1.00)	10.31 **a** (1.08)	2.60 **ab** (0.40)
% Shoots with ants (2)	5.89 **bc** (1.63)	10.56 **b** (3.48)	7.50 **b** (2.50)	8.50 **b** (1.98)	3.40 **c** (0.96)	10.50 **b** (2.96)	24.00 **a** (6.25)	23.75 **a** (4.83)	25.80 **a** (7.20)	15.25 **ab** (5.44)

Values followed by different letters within the same row represent the significant differences based on ANOVA test with a confidence interval of 95%.
(1) Mean (± standard error) per shoot.
(2) Mean (± standard error) per date (50 shoots).
(3) Parasitism rate in all shoots.
(4) Parasitism rate in parasitized shoots only.

Tab. 7. Pearson correlation coefficients between the abundance of RAA, alatae RAA, ANE, ant, three major predators (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) and mummies during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards.

	Orchard									
	INRA		n°1		n°2		n°3		n°4	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
RAA × alatae RAA		0.396		0.207		0.584		0.435		0.713
RAA × ANE	0.238	0.339	0.154	0.849***	0.061	0.606*	-0.303	0.365	-0.410	0.165
RAA × Syrphidae	0.868**	0.860**	0.770*	0.751*	0.468	0.888***	0.375	0.908***	0.446	0.918***
RAA × Coccinellidae	-0.475	-0.496	-0.347	0.442	-0.464	0.272	-0.522	0.048	-0.531	-0.203
RAA × Forficulidae	-0.577	-0.319	-0.237	0.495	-0.442	0.440	-0.395	0.208	-0.549	-0.237
RAA × Mummies	-0.468	-0.720*	0.248	0.623*	-0.136	0.549	0.176	0.350	-0.036	-0.139
RAA × Ant	0.541	0.381	0.930***	0.628*	0.879***	0.626*	0.601	0.548	0.666	0.169
Ant × ANE	-0.192	-0.524	-0.097	0.279	-0.099	0.050	-0.583	-0.401	-0.680*	-0.672*
Ant × Syrphidae	0.594	0.073	0.608*	0.808**	0.324	0.809**	-0.237	0.659*	-0.211	-0.101
Ant × Coccinellidae	-0.570	-0.670*	-0.520	-0.339	-0.526	-0.297	-0.518	-0.638*	-0.628	-0.592*
Ant × Forficulidae	-0.647*	-0.756*	-0.436	-0.216	-0.507	-0.149	-0.583	-0.539	-0.611	-0.737*
Ant × Mummies	-0.746*	-0.785*	-0.050	-0.187	-0.081	-0.175	-0.452	-0.368	-0.516	-0.680*
Syrphidae × Coccinellidae	-0.589	-0.382	-0.247	-0.035	0.026	-0.140	-0.112	-0.132	0.061	-0.182
Syrphidae × Forficulidae	-0.675*	-0.163	0.005	0.021	-0.151	0.067	0.300	0.022	-0.079	-0.134
Syrphidae × Mummies	-0.444	-0.510	0.640	0.158	0.632*	0.152	0.816**	0.192	0.596	-0.088
Coccinellidae × Forficulidae	0.914***	0.865**	0.944***	0.951***	0.952***	0.949***	0.788*	0.933***	0.876**	0.889***
Coccinellidae × Mummies	0.385	0.897***	0.369	0.872***	0.512	0.812**	0.084	0.902***	0.407	0.863***
Forficulidae × Mummies	0.450	0.785*	0.564	0.777*	0.372	0.786**	0.577	0.858***	0.587	0.917***
Number of sampling dates	10	10	11	13	11	12	10	12	9	12

Significant correlations are indicated by asterisks: ( ) = ns: $P > 0.05$
(*): $0.005 < P \leq 0.05$
(**): $0.0005 < P \leq 0.005$
(***): $P \leq 0.0005$

compared to that in 2008; however, this difference was not statistically significant. In this orchard, the mean number (±SE) per shoot was 5.62 ± 0.88 ants before and 0.07 ± 0.02 ants after the RAA peak phase.

3.3. ANE population dynamics

The ANE abundance increased progressively from the beginning of the RAA colonization phase to its peak and reached its maximum at the infestation peak (INRA), or 1 to 2 (n°1 and 2) or 3 to 4 weeks (n°3 and 4) after the RAA peak. Its abundance then varied (decreased and increased), generally following the decline in the RAA population. However, the ANE did not show a density dependent response to the RAA populations (Fig. 14). In general, ANE and RAA densities were not significantly correlated. The exceptions were in orchards n°1 and 2 in 2009 which showed a very highly significant positive correlation with RAA densities (Tab. 7). The abundance and richness of ANE did not differ significantly between years in the same orchard (abundance: $F = 0.140$; $df = 1$; $P = 0.709$, richness: $F = 2.350$; $df = 1$; $P = 0.129$), and no interaction between orchard and year was detected (abundance: $F = 2.332$; $df = 4$; $P = 0.055$, richness: $F = 0.757$; $df = 4$; $P = 0.556$). In contrast, the differences were highly significant among orchards (abundance: $F = 36.167$; $df = 4$; $P < 0.0001$, richness: $F = 8.829$; $df = 4$; $P < 0.0001$). The NE abundance and richness observed in the INRA experimental orchard were significantly higher than in the organic orchards (Tab. 6) and significantly higher in orchards n°1 and 2 compared to orchards n°3 and 4 (Tab. 6). Globally (mean of the two years), we observed 1.45, 1.43, 2.08 and 2.39-fold higher ANE abundance in the INRA orchard than in orchards n°1, 2, 3 and 4 respectively. The Shannon index (H') values were highest for the INRA orchard compared to the organic orchards, especially orchards n°3 and 4 which had the lowest values (Tab. 6).

ANE abundance was low early and high late in the season in the organic orchards, especially in 2008 in n°3 and 4 (Fig. 14). Correlations were generally negative but not significant between the ANE and ant population dynamics (Tab. 7).

3.3.1. Predators

The composition of the NE community observed on the marked shoots is described in Tab. 8 and was similar in both study years. Intermediate Equitability index (E) values, shown in Tab. 6, were obtained and indicate that the ANE groups are not distributed equally.

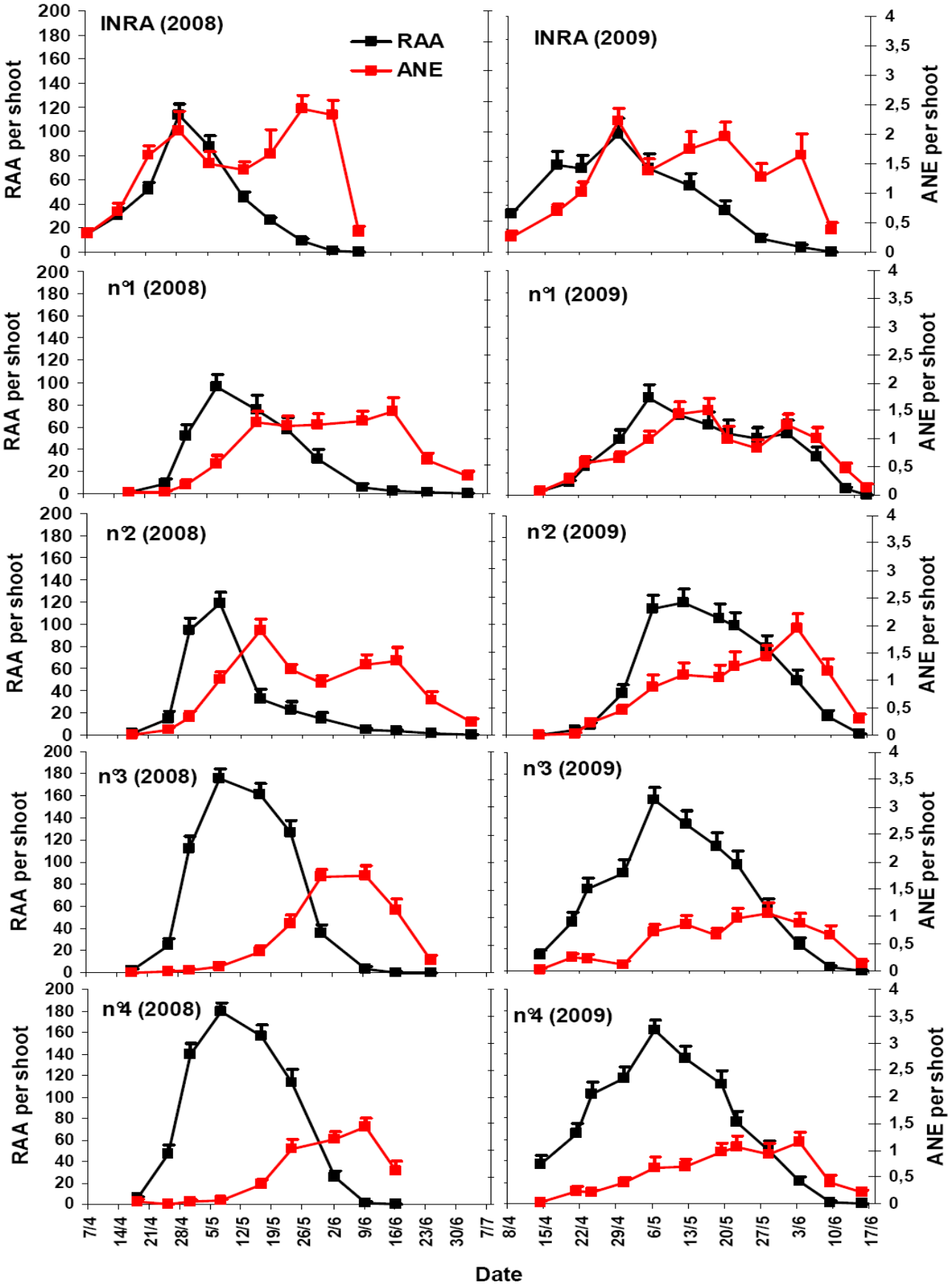


Fig. 14. Mean number (+ standard error) of RAA and ANE during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards.

Tab. 8. Abundance of RAA predators and parasitoids classified by taxonomic group, life stage and sampling season, 2008 and 2009, weekly recorded on the 50 infested shoots marked in the five apple orchards (pooled numbers across each orchard and season).

Order	Family	Life stage	Orchard												Total
			INRA		n°1		n°2		n°3		n°4		Total		
			2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	
Diptera	Syrphidae	Eggs	467	181	113	51	111	13	17	78	70	103	778	426	1204
		Larvae	280	217	105	151	162	132	45	61	44	83	636	644	1280
		Pupae	4	10	-	5	-	1	-	1	-	2	4	19	23
		Adults	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	2
	Cecidomyiidae	Larvae	2	10	11	5	19	16	-	-	-	28	32	59	91
	Chamaemyiidae	Larvae	3	-	-	-	-	-	-	-	1	-	4	0	4
Coleoptera	Coccinellidae	Eggs	114	12	13	5	115	6	9	-	-	4	251	27	278
		Larvae	160	160	117	171	127	189	36	65	45	88	485	673	1158
		Pupae	33	33	3	6	6	9	3	7	-	25	45	80	125
		Adults	10	4	6	4	9	3	-	3	2	4	27	18	45
	Cantharidae	Adults	42	21	5	7	3	9	-	-	-	-	50	37	87
	Staphylinidae	Adults	5	2	1	-	-	1	-	-	-	-	6	3	9
Hemiptera	Anthocoridae	Nymphs	11	12	7	1	-	1	-	-	-	-	18	14	32
		Adults	12	9	1	3	1	-	-	-	-	-	14	12	26
	Miridae	Nymphs	4	27	-	10	1	3	-	10	-	1	5	51	56
		Adults	25	19	-	6	1	11	-	7	1	7	27	50	77
	Nabidae	Adults	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	4
Neuroptera	Chrysopidae	Eggs	6	1	8	2	5	1	5	5	-	-	24	9	33
		Larvae	6	12	5	6	7	10	1	-	-	-	19	28	47
		Pupae	1	5	1	1	-	2	-	-	-	-	2	8	10
		Adults	3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	3	1	4
	Hemerobiidae	Larvae	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2	2
Dermaptera	Forficulidae	Nymphs	69	70	100	67	54	70	149	137	113	82	485	426	911
		Adults	15	35	30	29	28	20	69	29	15	25	157	138	295
Hymenoptera	Braconidae	Mummies	175	628	470	1903	288	1482	220	685	803	557	1956	5255	7211
		Adults	7	1	4	12	5	3	-	-	-	-	16	16	32
Araneae		Juvenile	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0	1	1
		Adults	47	28	14	33	26	21	14	16	19	26	120	124	244
Total			1507	1499	1014	2479	968	2004	568	1104	1113	1035	5170	8121	13291
Number of sampling dates			10	10	11	13	11	12	10	12	9	12	51	59	110
Ratio (NE per shoot)			3.01	3.00	1.84	3.81	1.76	3.34	1.14	1.84	2.47	1.73	2.03	2.75	2.42

Syrphids (Syrphidae), coccinellids (Coccinellidae) and earwigs (Forficulidae) were the most abundant groups, representing between 76.35 and 94.74% of the total observed ANE, depending on the orchard (Tab. 6 and 8). The other ten predator groups only represented a minor percentage (i.e., 5.47% of NE at all life-stages and 16.24% of all ANE for pooled numbers across orchards and years) (Tab. 6). These ten predator groups included predacious midges (Cecidomyiidae), aphid flies (Chamaemyiidae), predacious bugs (Anthocoridae, Miridae, and Nabidae), soldier beetles (Cantharidae), rove beetles (Staphylinidae), green lacewings (Chrysopidae), brown lacewings (Hemerobiidae) and spiders (Araneae). The latter generally appeared late in the development of RAA colonies although several spider species were found regularly, but always in low numbers, throughout the entire RAA infestation period. Spiders represented 5.57% of the total ANE for pooled orchards and years, and averaged 2.35 ± 0.35 and 2.12 ± 0.30 (mean ± SE) individuals per date in 2008 and 2009, respectively.

The following three main groups preyed on the RAA in a temporal sequence: syrphids clearly arrived first throughout the first month, followed by coccinellids and earwigs (Fig. 15). The correlation between coccinellid and earwig population dynamics was positive and significant to very highly significant in all orchards during the two study years (Tab. 7). In general, coccinellids and earwigs both had an inverse and not significant correlation with syrphid populations (Tab. 7). Overall, there was a negative association between ants and the presence of coccinellids and earwigs and a positive association with syrphids (Tab. 7). Syrphids were the only natural enemy group that had a strong positive and significant correlation with RAA populations and showed a density-dependent response to these populations in all the orchards (Tab. 7). The syrphid peak coincided with the peak in RAA (± 1 week), except in orchards n°3 and 4 in 2008 where it peaked in the third and second week after the RAA peak, respectively (Fig. 15). The coccinellid and earwig populations peaked in the fourth week (± 1 week) after the RAA peak in all orchards and both study years (Fig. 15). As a result, coccinellids and earwigs had an inverse density-dependent relationship with RAA abundance and showed a negative correlation with RAA populations (Tab. 7). The syrphid and coccinellid abundances were significantly higher in the INRA orchard than in the organic orchards (Tab. 6 and 8). These predators were also significantly more abundant in the n°1 and 2 orchards compared to n°3 and 4. In contrast, the earwig density was significantly higher in n°3 and 4 orchards (Tab. 6 and 8).

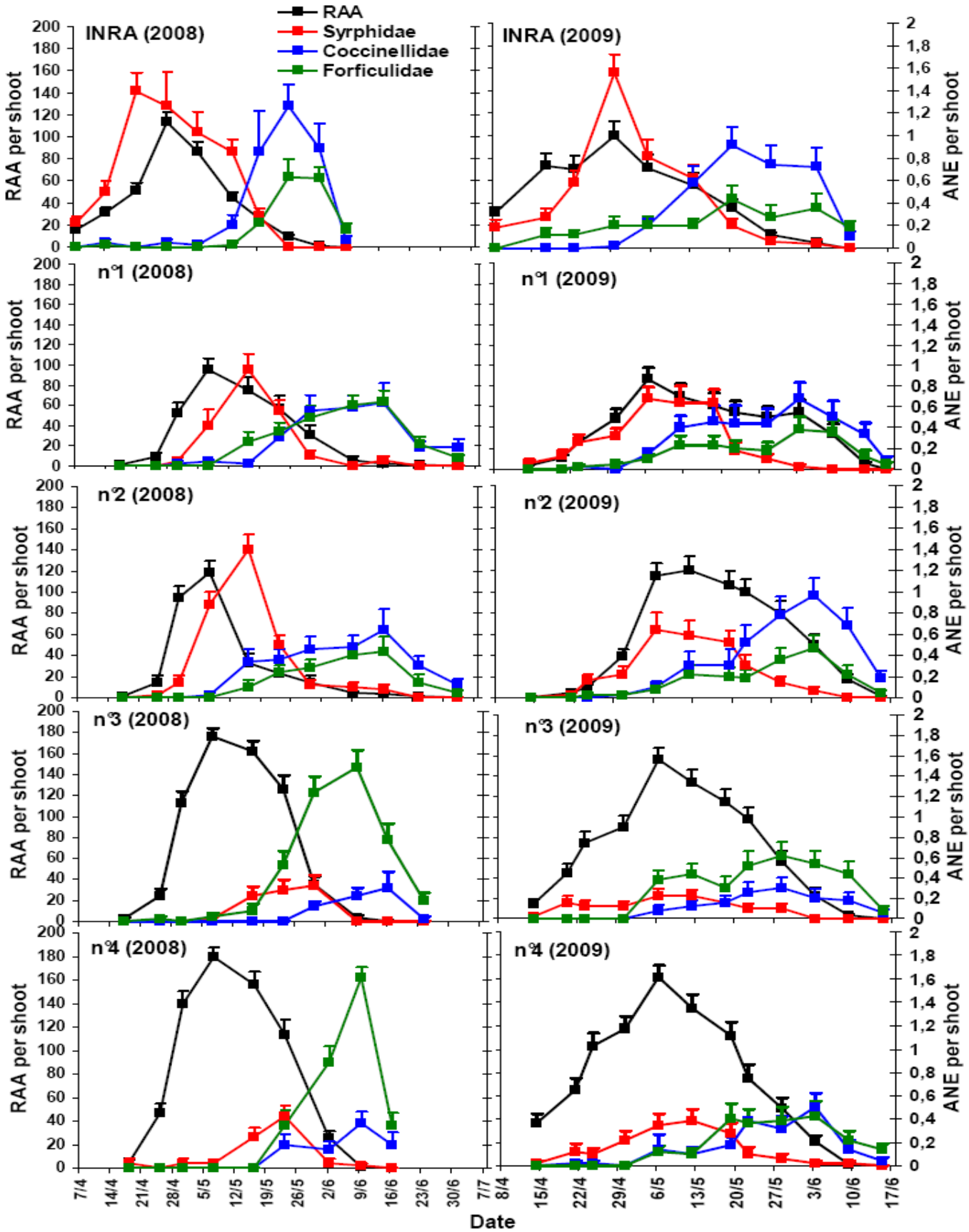


Fig. 15. Mean number (+ standard error) of RAA and three major predators (in abundance of active life-stages), Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae, during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards.

Destructive sampling of 740 colonies (i.e., 1.92 predators per colony) identified a total of 1423 predators during the two study years in the five orchards. They comprised 54 species belonging to 21 families and seven orders. All species were counted and they are listed in Tab. 9. The assemblage of predator specimens were Coccinellidae (41.53% of all predators recorded), Forficulidae (18.13%), Syrphidae (15.53%), Cecidomyiidae (7.66%), Hemiptera bugs (6.54%), spiders (3.44%), Cantharidae (3.37%), Neuroptera (2.46%), Staphylinidae (1.26%) and Raphidioptera (one individual, 0.07%). Nine species of Coccinellidae were recorded, among which *Adalia bipunctata* L. (32.15% of all coccinellids recorded) and *Harmonia axyridis* Pallas (20.98%) were the most common. The earwigs included only two species: *Forficula auricularia* L. (87.21% of all earwigs recorded) and *F. pubescens* Gené (12.79%). *Cheiracanthium erraticum* Walckenaer (Araneae: Miturgidae) was the most common spider species, accounting for 57.14% of the total number of the 13 spider species that were collected. It is also of note that all of the 109 identified cecidomyiids were *Aphidoletes aphidimyza* Rondani. Among the 11 syrphid species sampled, the most numerous was *Episyrphus balteatus* De Geer (65.61% of all syrphids). In addition to 221 syrphids, 102 specialized syrphid parasitoids also emerged from the rearing system, which showed evidence of syrphid parasitism. These caused losses equal to 31.58% of the total syrphids caught. The species belonging to the subfamily Diplazontinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) was the most common syrphid parasitoid, accounting for 35.29% of all individuals.

3.3.2. Parasitoids

Aphid mummies represented 54.50% of the total NE counted at all life-stages (numbers pooled across orchards and years) (Tab. 8). General parasitism rates varied between orchards and years from 0.66 (n°3) to 2.65% (n°1) in 2008 and from 1.26 (n°4) to 6.93% (n°1) in 2009 (Tab. 6). The mummies were particularly and significantly more abundant in 2009 compared to 2008 (F = 24.347; df = 1; P < 0.0001), except in orchard n°4 (Tab. 6 and 8). Overall, we observed that the higher the general rate of parasitism, the lower the local rate of parasitism (Tab. 6). RAA mummies were almost absent for the first month of RAA development. Then, their number increased and peaked during the second month, i.e., 2 and 3 weeks after the RAA peak in 2008 and 2009, respectively (Fig. 16). As a consequence, especially in 2009, mummies were positively and significantly correlated with coccinellid and earwig abundance and weakly or not correlated with syrphid abundance (Tab. 7). There was a negative and sometimes significant association with ants (Tab. 7). In most cases there was no

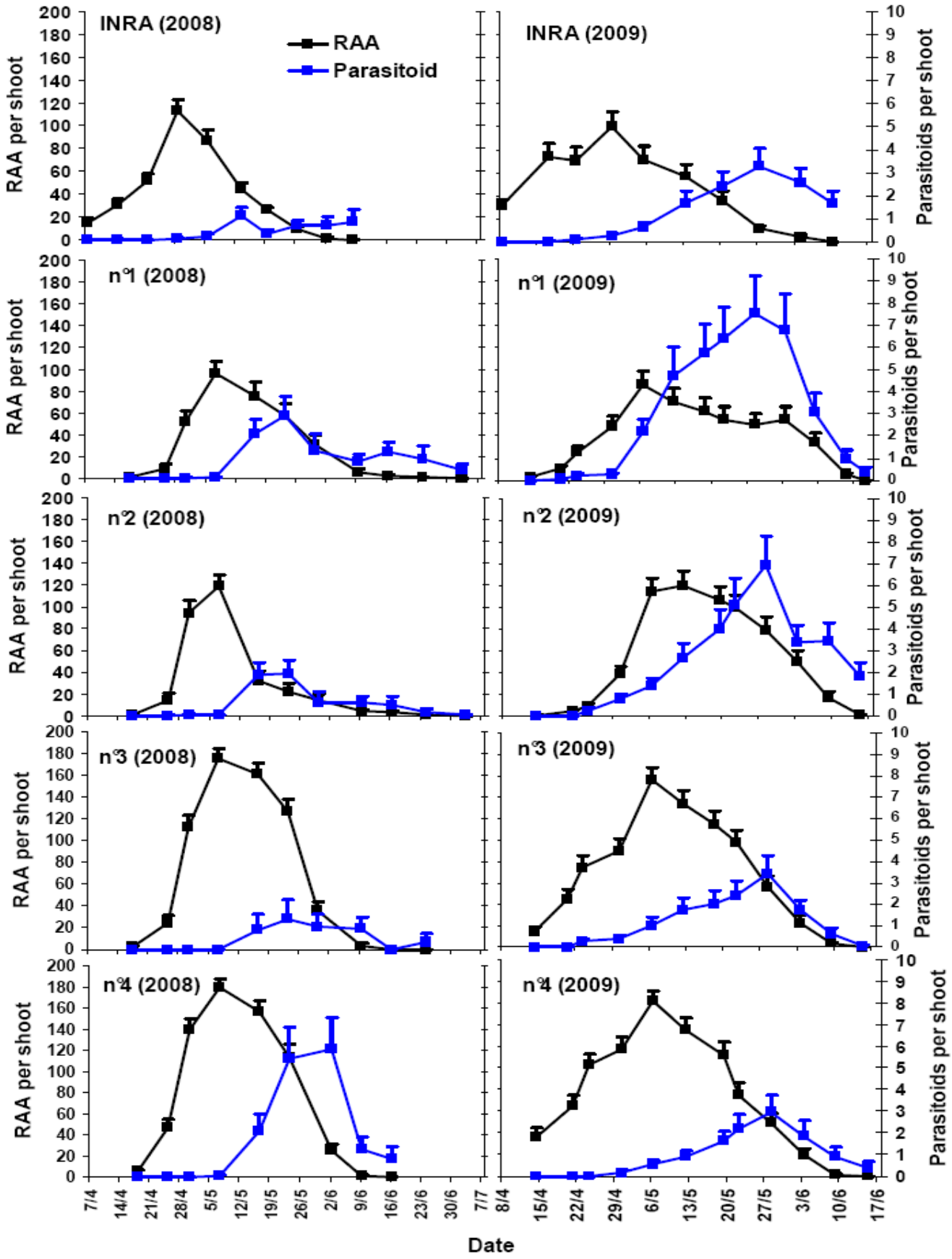


Fig. 16. Mean number (+ standard error) of RAA and parasitoids (adults + mummies) during the 2008 and 2009 spring seasons in five apple orchards.

Tab. 9. Species composition of the predators and parasitoids sampled in the 740 RAA colonies (destructive samplings) during the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards (pooled numbers across each orchard and season).

Order	Family	Species	2008						2009						Total
			INRA	n°1	n°2	n°3	n°4	Total	INRA	n°1	n°2	n°3	n°4	Total	Total
Diptera	Syrphidae	*Epistrophe eligans* Harris	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	3	3
		Episyrphus balteatus De Geer	16	14	14	6	7	57	22	19	21	13	13	88	145
		Eupeodes luniger Meigen	5	-	1	1	1	8	4	-	-	2	2	8	16
		Meliscaeva auricollis Meigen	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
		Paragus pecchiolii Rondani	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
		Pipiza luteitarsis Zetterstedt	-	-	-	1	-	1	5	-	2	6	4	17	18
		Scaeva dignota Rondani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	2
		Scaeva pyrastri L.	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1
		Syrphus ribesii L.	-	1	3	-	-	4	-	2	-	-	-	2	6
		Syrphus torvus Osten Sacken	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
		Syrphus vitripennis Meigen	4	5	2	2	4	17	1	4	-	2	3	10	27
	Cecidomyiidae	*Aphidoletes aphidimyza* Rondani	14	3	-	17	15	49	-	34	3	5	18	60	109
Coleoptera	Coccinellidae	*Adalia bipunctata* L.	15	16	2	26	-	59	18	65	9	37	2	131	190
		Adalia decempunctata L.	63	6	9	-	-	78	4	-	-	-	2	6	84
		Coccinella septempunctata L.	1	5	8	2	10	26	3	16	7	1	20	47	73
		Harmonia axyridis Pallas	23	1	3	-	-	27	49	3	12	1	32	97	124
		Hippodamia variegata Goeze	-	4	6	-	-	10	-	-	1	-	-	1	11
		Oenopia conglobata L.	31	27	8	4	-	70	-	5	6	1	2	14	84
		Propylea quatuordecimpunctata L.	1	3	3	2	1	10	1	-	1	-	1	3	13
		Scymnus rubromaculatus Goeze	-	2	1	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3
		Scymnus subvillosus Goeze	-	3	2	-	1	6	-	1	2	-	-	3	9
	Cantharidae	*Cantharis livida* L.	2	-	-	-	-	2	4	-	2	-	-	6	8
		Rhagonycha fulva Scopoli	21	4	-	-	-	25	2	6	5	-	2	15	40
	Staphylinidae	*Philonthus* sp.	-	-	-	-	-	-	2	1	1	-	1	5	5
		Staphylinus cyaneus Paykull	-	-	1	-	1	2	1	6	1	2	1	11	13
Neuroptera	Chrysopidae	*Chrysopa pallens* Rambur	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1	4	4
		Chrysoperla carnea Stephens	5	6	2	-	2	15	3	3	1	1	3	11	26
	Hemerobiidae	*Hemerobius* sp.	3	1	-	-	-	4	1	-	-	-	-	1	5
Raphidioptera	Raphidiidae	*Raphidia* sp.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
Dermaptera	Forficulidae	*Forficula auricularia* L.	24	11	12	43	22	112	29	18	15	32	19	113	225
		Forficula pubescens Gené	3	1	2	1	12	19	-	1	1	2	10	14	33

Tab. 9. Continued

Order	Family	Species	2008						2009						Total
			INRA	n°1	n°2	n°3	n°4	Total	INRA	n°1	n°2	n°3	n°4	Total	Total
Hemiptera	Anthocoridae	*Anthocoris nemoralis* Fabricius	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	1	2
	Lygaeidae	*Beosus erythropterus* Brullé	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
	Miridae	*Atractotomus mali* Meyer-Dür	2	1	-	-	-	3	6	-	-	-	-	6	9
		Campyloneura virgule Herrich-Schäffer	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
		Deraeocoris punctulatus Fallén	4	-	-	-	-	4	18	1	-	-	-	19	23
		Deraeocoris punctum Rambur	6	-	-	-	-	6	4	-	4	-	1	9	15
		Deraeocoris ruber L.	11	1	-	-	-	12	7	1	-	-	-	8	20
		Heterotoma merioptera Scopoli	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
		Pilophorus perplexus Douglas & Scott	2	-	-	-	1	3	5	3	4	2	3	17	20
	Rhopalidae	*Rhopalus tigrinus* Schilling	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
Hymenoptera	Braconidae	*Aphidius* sp.	5	6	7	5	3	26	-	1	2	-	1	4	30
		Ephedrus sp.	46	160	174	72	18	470	17	197	118	67	31	430	900
		Lysiphlebus sp.	5	2	6	29	110	152	-	3	1	-	3	7	159
		Trioxys sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1
	Cynipidae	Unidentified	1	1	-	-	4	6	-	2	2	-	-	4	10
	Megaspilidae	Unidentified	-	-	6	-	-	6	-	-	-	-	-	-	6
	Pteromalidae	Unidentified	46	5	53	4	24	132	7	4	3	3	22	39	171
Araneae	Araneidae	*Atea sturmi* Hahn	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1
	Linyphiidae	*Linyphia tenuipalpis* Simon	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
		Linyphia triangularis Clerck	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	2	2
	Miturgidae	*Cheiracanthium erraticum* Walckenaer	-	2	2	3	1	8	9	3	2	4	2	20	28
	Oxyopidae	*Oxyopes lineatus* Latreille	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1
	Philodromidae	*Philodromus aureolus* Clerck	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	2	2
		Philodromus cespitum Walckenaer	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	1	2
	Salticidae	*Evarcha arcuata* Clerck	1	1	-	-	-	2	-	-	1	-	-	1	3
		Evarcha falcata Clerck	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1
	Theridiidae	*Steatoda bipunctata* L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
	Thomisidae	*Oxyptila praticula* C.L. Koch	-	-	-	1	1	2	-	-	1	-	-	1	3
		Synaema globosum Fabricius	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	3	3
		Thomisus onustus Walckenaer	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
Total specimens of NE			361	292	329	220	241	1443	234	403	234	185	201	1257	2700
Number of colonies collected			90	80	80	70	60	380	70	80	70	70	70	360	740
Ratio (NE per colony)			4.01	3.65	4.11	3.14	4.02	3.80	3.34	5.04	3.34	2.64	2.87	3.49	3.65

relationship or an inverse correlation between mummies and RAA development. However in orchards n°1 and 2 in 2009 the highest general rate of parasitism was observed and it showed a significant positive correlation with RAA abundance (Tab. 6 and 7).

Over the course of the study, a total of 1277 parasitoid adults (47% of all NE specimens identified) emerged from the 740 RAA colonies destructively sampled in the five orchards, averaging 1.73 parasitoid per collected colony (Tab. 9). Most of these were primary parasitoids of the Braconidae family (85.36%) and others were hyperparasitoids (14.64%). Four Braconid genera were reared from collected mummies: *Ephedrus* sp. (82.57% of all primary parasitoids recorded), *Lysiphlebus* sp. (14.59%), *Aphidius* sp. (2.75%) and *Trioxys* sp. (one individual, 0.09%). Three hyperparasitoid families were also identified: Pteromalidae (91.44% of all hyperparasitoids recorded), Cynipidae (5.35%) and Megaspilidae (3.21%).

3.4. Evidence of the role of natural enemies on the RAA population dynamics

The differences between the RAA population dynamics in the presence or absence of at least one ANE in the colony were analyzed for the three proposed orchard groups (i.e., INRA (2008+2009), n°1+2 (2008+2009) and n°3+4 (2008+2009)). The results presented in Fig. 17 revealed that the presence of ANE had a strong and significant effect on RAA population dynamics. This predatory effect was clearly the highest in the INRA orchard where significant differences were observed for all dates. In orchards n°1 and 2, the presence of at least one ANE had a significant effect for most of the dates. In contrast, in orchards n°3 and 4, the observed differences were not significant before the RAA peak and were significant for the following dates only. Before the RAA peak phase, only four ANE groups with a total of 80 individuals (syrphids (60.0%), spiders (36.2%), coccinellids (2.5%) and earwigs (1.2%)) were recorded in orchards n°3 and 4, with a 5.71 ± 1.64 mean (± SE) ANE per sampling date (summed over the 200 shoots). Throughout the same period, seven ANE groups with a total of 228 and 193 individuals were recorded in the INRA and (n°1+2) orchard groups (syrphids (69.7 and 53.8%), predacious bugs (11.4 and 6.4%), spiders (7.5 and 19.9%), earwigs (5.7 and 4.8%), soldier beetles (4.4 and 1.6%), hymenopteran parasitoids (0.4 and 9.1%) and coccinellids (0.9 and 4.3%)), giving a 38.0 ± 10.6 and 12.9 ± 3.51 mean (± SE) ANE per sampling date (summed over the 100 and 200 shoots), respectively. After the RAA peak phase, 79.0 ± 8.5, 51.8 ± 4.0 and 39.5 ± 4.2 mean (± SE) ANE individuals per sampling date

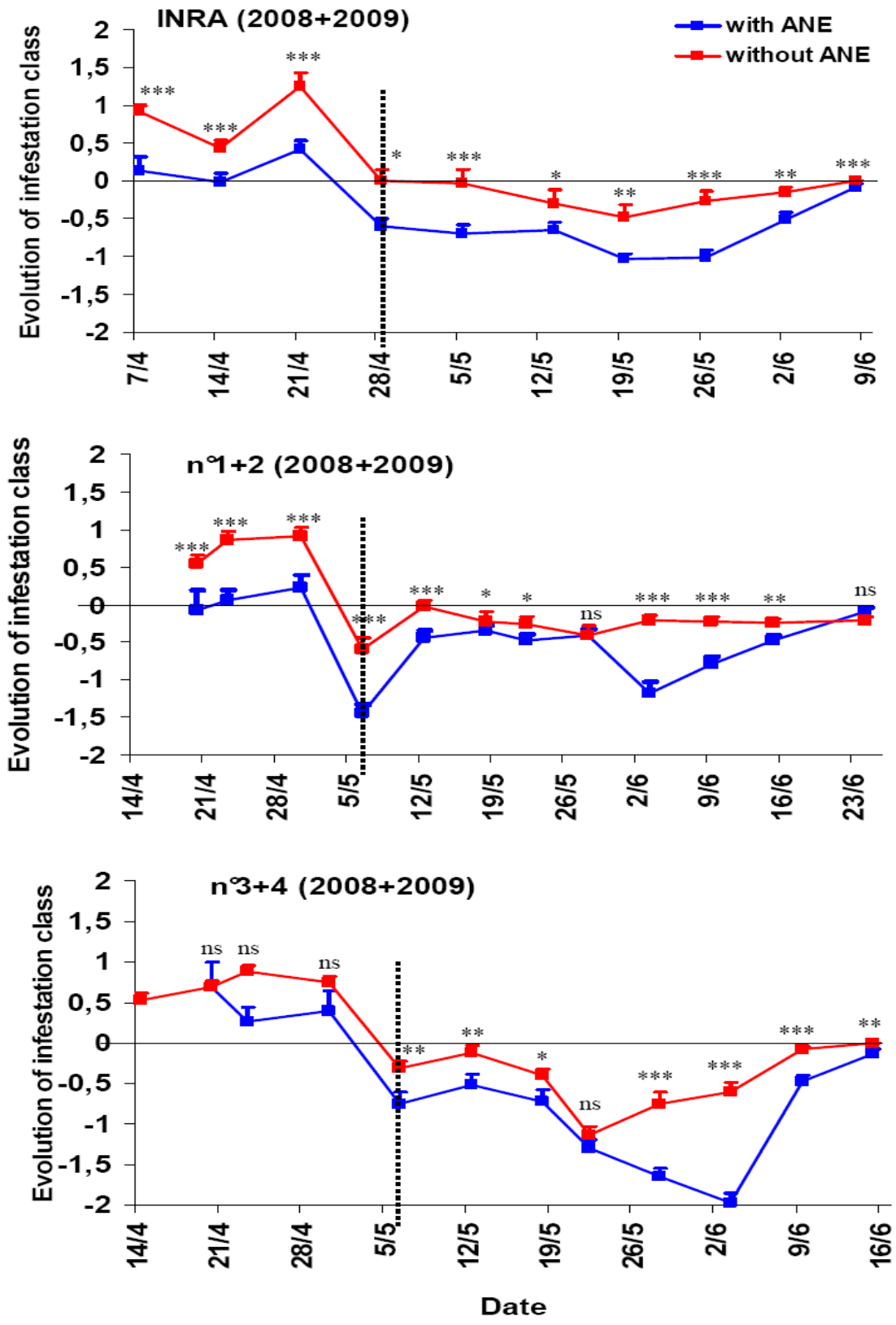


Fig. 17. Mean value (+ standard error) of changes in RAA infestation class with and without ANE in the three orchard groups (INRA (2008+2009), n°1+2 (2008+2009) and n°3+4 (2008+2009)). The presence or absence of ANE was always examined at the first of two sampling dates (t-1). The vertical dotted line indicates RAA peak. Asterisks indicate significant differences between the two treatments for each equivalent sampling date based on Mann-Whitney test [(ns): $P > 0.05$, (*): $0.005 < P \leq 0.05$, (**): $0.0005 < P \leq 0.005$, (***): $P \leq 0.0005$].

were recorded in the INRA, (n°1+2) and (n°3+4) orchard groups, respectively. 11, 10 and seven ANE groups were observed in these orchard groups, respectively. Most of the ANE were represented by syrphids (30.6, 27.1 and 16.2%), coccinellids (30.1, 37.3 and 21.0%) and earwigs (16.0, 23.5 and 54.0%) for a total of 1106, 1658 and 1146 ANE individuals recorded in the INRA, (n°1+2) and (n°3+4) orchard groups, respectively.

4. Discussion

4.1. Patterns of RAA and NE population dynamics and associated regulation levels

Overall, the orchards can be grouped into three homogeneous sets: (INRA), (n°1+2) and (n°3+4), based on similarities in management practices and the results we obtained for both study years. RAA populations were smaller in the first two groups compared to the third group. More ants were also found in the (n°3+4) orchard group. More diverse and abundant ANE populations were observed in the INRA orchard. In particular, there were an especially large number of syrphid and coccinellid predators. The NE observed in the (n°1+2) orchard group (mainly syrphids and coccinellids) was more abundant and species rich than those in the (n°3+4) orchard group, although this latter displayed the highest density of earwigs. Nevertheless, it is worth noting that the population dynamics patterns of the RAA were not different among orchards.

It appears to be very difficult and even impossible to find evidence of RAA population regulation under field or natural conditions because too many partially or completely interacting factors are involved (cultivar, tree age, training system, treatment type and/or ant and NE presence). So, we chose to study the weekly change in the arthropod populations on the same 50 shoots infested by RAA across several orchards simultaneously to gain insight into their temporal dynamics. However, to get a better understanding of the level of field regulation, NE exclusions, for example, would need to be used.

4.1.1. Hypotheses related to tree structure and treatment type

Many factors, not controlled in our study, related to tree structure and treatment type can have a direct or indirect influence on RAA dynamics. However for several reasons their impact can be considered low or negligible in this study. Firstly, all planted cultivars (Tab. 5) were previously shown to be susceptible to RAA (Romet, 2004a,b; Miñarro and Dapena,

2007). Secondly, all trees were of productive age (Tab. 5) and therefore more tolerant and less affected by RAA damage compared to young trees (Lathrop, 1928). Tree architecture was previously found to affect both tree vigour and canopy microclimate and therefore arthropod pests and NE (Bonnemaison, 1959; Simon et al., 2006, 2007a). But the present entomological assessments were carried out on the first 10 apical leaves of one year-old shoots in order to standardize the studied unit and minimize the influence of tree architecture (see training system, Tab. 5). Finally, the treatments applied (kaolin, rotenone and summer oils), against the RAA in the organic orchards, were all applied in early spring when scarce NE were present in the sprayed trees. Many workers have reported that these contact acting compounds used in organic farming are not very efficient against RAA infestations, especially when applied in spring, compared to autumnal sprays. In spring, the fundatrices and fundatrigeniae are inaccessible because they are enclosed in blossom clusters and leaves curled by RAA feeding (Kehrli and Wyss, 2001; Wyss and Daniel, 2004; Cross et al., 2007; Markó et al., 2008). Despite the possible direct and indirect effects of these products on NE, e.g., earwig predators (Markó et al., 2008), their date of application (i.e., when NE populations were low) is likely to minimise these effects. Furthermore, tree status and cultural practices could have played a role in RAA and NE population dynamics, but most probably of limited importance. Interactions between RAA, NE and ants are therefore highly probable.

4.1.2. Hypotheses related to arthropod communities

4.1.2.1. <u>Predators</u>: The RAA colonies were exploited by a guild of NE. Syrphids, coccinellids and earwigs were the most abundant groups. Syrphids arrived first, a month before coccinellids and earwigs. As a result of this sequential arrival, the NE curve has a poly-modal shape (Fig. 14 and 15). This sequential arrival may be explained by different developmental thresholds which are 4, 10, and 6°C for syrphids, coccinellids (Dixon et al., 2005), and earwigs (Helsen et al., 1998), respectively. Earwigs also appear late naturally because of parental care for eggs and young nymphs in nests. During this nesting phase, adults and nymphs may forage in trees at night, returning to the nest during the day to shelter. Nymphs leave the nest after their first moult and enter a free-foraging phase from early May onwards (Helsen et al., 1998; Kölliker and Vancassel, 2007). The RAA lower developmental threshold was estimated to be 4.0 °C (Graf et al., 2006). Thus, based on these biological factors, syrphids and earwigs appear to be the most promising candidates compared to other aphid NE, e.g. coccinellids, to be used in early spring augmentation programs before leaf curling. Moreover, the augmentative release of *A. bipunctata* coccinellid in early spring

(Wyss et al., 1999b) and autumn (Kehrli and Wyss, 2001) has proved unsuccessful in commercial apple orchards because of several constraints, especially temperature problems.

The guild composition of NE described in this study is globally consistent with previously reported descriptions: dominance of syrphids and coccinellids (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008) was repeatedly observed and the sequential arrival of these two groups was also reported (Miñarro et al., 2005). In contrast, Brown and Mathews (2007) noted that the coccinellid *H. axyridis* was the earliest observed predator and was probably responsible for the destruction of early RAA colonies. An important difference is the contribution of some NE groups to the RAA guild; cecidomyiid predators were observed late and in small numbers in the present study as reported in the United Kingdom by Stewart-Jones et al. (2008). This is inconsistent with the observations by Brown and Mathews (2007) in eastern North America and Miñarro et al. (2005) in north-western Spain. In any case, these studies found that this predator group played a negligible role in controlling the RAA because of its late arrival.

The main finding of our study was the presence of large numbers of earwig predators in RAA colonies, which is in disagreement with several other reports (Miñarro et al., 2005; Stewart-Jones et al., 2008), but in agreement with the study by Brown and Mathews (2007). This high abundance may be related to rolled apple leaves (Forrest and Dixon, 1975) which can offer shelter to these nocturnal insects during the day (Sauphanor et al., 1993). These shelters can guarantee the earwigs presence and the aggregation of earwigs in rolled leaves is ensured by the emission of a volatile aggregation pheromone in this sub-social predator group (Sauphanor, 1992; Walker et al., 1993). The presence of rolled leaves crowded with earwigs is evidence of its potential to suppress apple aphid populations (Carroll and Hoyt, 1984a; Moerkens et al., 2009). Moreover, the typical leaf curling symptoms caused by RAA can provide NE with refuge from unfavourable biotic or abiotic conditions (contact acting insecticides, environmental factors, predation, parasitism, etc.).

Among the NE groups that were observed in low numbers, spiders, unlike all other NE groups, occurred at almost all sampling dates, in agreement with the finding of Wyss (1995). However, their low numbers made their effect negligible, especially in early spring when the temperatures are low (Brown and Mathews, 2007).

The aim of the destructive sampling was to determine the precise taxonomic composition of NE communities associated with the RAA colonies. The predominant predator species which were identified following this destructive sampling of colonies are consistent with those previously reported by other researchers (Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005;

Brown and Mathews, 2007). In particular for the most dominant groups which were: *E. balteatus* (Syrphidae), *A. bipunctata*, *H. axyridis* (Coccinellidae), *F. auricularia* (Forficulidae) and *A. aphidimyza* (Cecidomyiidae). This attests to the existence of similar guilds across wide geographic region.

4.1.2.2. <u>Parasitoids</u>: Mummies were not considered as ANE because they only represent the pupal stage of the parasitoid's life cycle (Snyder and Ives, 2003). In contrast, the parasitoid adult is classified as directly responsible for aphid mortality because it causes aphid death (Starý, 1970, 1975). In this study, the dominant parasitoid was the endoparasitoid *Ephedrus* sp. probably *persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). Other studies also showed its dominance in Europe (Bribosia et al., 2005a; Peusens et al., 2006). Little is known about the efficiency of *E. persicae* parasitism (Peusens et al., 2006). Although the parasitism levels were generally low (i.e., with a maximum parasitism rate of 6.93%), they were higher than those found in Portugal (3.3%) (Cruz De Boelpaepe et al., 1987). Other studies reported the absence of mummies or their very low abundance in RAA colonies in orchards (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008). Higher temperatures are likely to favour parasitism (Starý, 1970, 1975). Interestingly, the difference in parasitism levels between years may be due to a temperature effect, which was higher in 2009 compared to 2008 during the period of RAA presence, with a higher parasitism rate as a result.

The late appearance of mummies may be explained by the development time required from oviposition to mummification (between 10 and 15 days (Starý, 1970, 1975)). RAA populations can be parasitized from mid-April to early May by diapause-emerging parasitoids; the proportion of mummies then progressively increased and peaked during the decline phase of RAA dynamics. As *E. persicae* enters diapause in RAA mummies before its diecious host has completely emigrated from the apple trees (Starý, 1975), its possible effect in controlling RAA populations remains limited (low parasitism rates). In addition, the hyperparasitism process, here established at a rate of 14.64%, inevitably partly lowers populations of primary parasitoids (Bribosia et al., 2005a). The low rates of parasitism may also be due to intraguild predation which has been described in aphid colonies in orchards (e.g., Meyhöfer and Klug, 2002) but cannot be directly discussed from our data.

4.1.2.3. <u>Ants</u>: Ants were more abundant in orchards n°3 and 4. The RAA populations were the largest in these two orchards and ant dynamics showed positive correlations with RAA populations and peaked at the same time. On the other hand, NE populations were negatively

correlated with ant dynamics and the lowest in this orchard group. Thus, ant abundance early in the season probably favoured the establishment of these large RAA colonies. There were fewer ants during the last three weeks of the RAA life cycle. This may be due to the lack of honeydew in RAA colonies as the season progressed or that they switched to foraging on other apple aphids (e.g. green apple aphids). Studies based on ant exclusion have demonstrated that RAA colonies on ant-attended trees were more successful (Stewart-Jones et al., 2008). This is consistent with another study that found that the abundance of RAA early in the season was 30% higher on trees attended by ants (Wyss et al., 1999b). In addition, many studies demonstrated reduced aphid and colony mortality from predation (Stadler and Dixon, 1999) and parasitism (Völkl, 1992) when ants were present. Our finding of a negative correlation between ant and NE populations is not consistent with the observation by Stewart-Jones et al. (2008). However, this increased NE presence on ant-attended trees, cited by Stewart-Jones et al. (2008), has been diluted by larger aphid populations and thus the aphids on these trees were subjected to a lower NE pressure compared with those on ant-excluded trees. The small number of ants in orchards n°1 and 2 could be partly due to the kaolin treatments, which were found to reduce ant abundance (Markó et al., 2008). The importance of ant exclusion was confirmed in 2009 in orchard n°4 in which the grower destroyed the ant nests 4 weeks after the beginning of the RAA infestation, which coincided with the RAA peak. This destruction was then followed by an increase in NE in the RAA colonies. The physical destruction of ant nests (when visible) could thus be an alternative to exclusion treatments with sticky barriers, which are cost-effective and depend on many restrictive variables (Stewart-Jones et al., 2008). Whatever the method, ant manipulation, aiming to disrupt the ant-RAA and ant-NE relationships, could be considered as a promising tool in the development of new IPM strategies because of reduced RAA infestation and apple damage (Stewart-Jones et al., 2008) when ant populations are lowered in trees.

4.2. Evidence of the role of natural enemies on the RAA population dynamics

This field study provided good evidence that the development of RAA populations is negatively affected by the presence of one or more ANE (Fig. 17). Syrphids appear to cause the most efficient reduction in the RAA populations under natural conditions. Syrphids were the only dominant NE group during the key period for RAA control in early spring before bloom (Blommers, 1999; Wyss et al., 1999b; Brown and Mathews, 2007). In addition to the

precocity and the abundance of syrphid predators, the low mobility of their larvae and the preferential selection of their adults for oviposition in aphid colonies (Sadeghi and Gilbert, 2000a; Scholz and Poehling, 2000), make them the most effective biological control agents for RAA. These facts were confirmed by the significant reduction in the development of RAA colonies observed before RAA peak in the INRA and n°1+2 orchard groups compared to the n°3+4 group, which had low syrphid numbers and the reduction was not significant (Fig. 17). Syrphids showed some positive density-dependence to RAA dynamics. They peaked at the RAA peak phase (±1 week) compared to other NE groups, especially coccinellids and earwigs. But despite a high predation rate due to syrphids, full control of RAA, which makes its damage to be economically acceptable, was not achieved in the INRA insecticide-free orchard. This suggests that complementary methods are needed to control this pest in early spring through bottom-up (resistant cultivars, tree training, etc.) associated with top-down (augmentative releases, conservation biological control, etc.) management practices.

Although the presence of ANE had significant and positive effects on the seasonal RAA population dynamics after peak phase (Fig. 17), the RAA colony size slowly diminished overtime in colonies without ANE. Thus part of the reduction in RAA dynamics after the peak results from the poor nutrient status of the food plant in the infested shoots (Peusens et al., 2006) and/or the occurrence and migration of alatae, which began at the RAA peak phase in our study (Blommers et al., 2004). Several studies concluded that natural populations of aphid enemies are unable and insufficient to control and regulate RAA abundance (Wyss, 1995; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007). However, in Romania, the high abundance of NE (mainly predominant by *E. balteatus* and *Coccinella septempunctata* L. in spring) drastically reduced RAA populations so that no chemical control was needed (Trandafirescu et al., 2004).

5. Conclusions

From this discussion, the complexity and difficulty involved in elucidating natural control of RAA is clear. Many contributing factors (plant material, alatae migration, ant, NE, etc.) interact under natural conditions. However, we can conclude that naturally occurring enemies can exert a suppressive effect on RAA at different levels, even if this effect is not sufficient to prevent temporary damage to the apple trees. Biological control never achieves and never intends to completely eradicate the pest species; its goal is rather to keep them below the economic threshold. The level of acceptable pest damage is very low in

conventional crops, but higher in organic farming, so that there is more chance for a natural equilibrium of pest and NE levels to be reached at the orchard scale. Finally, the regulatory context of plant protection and the imminent reduction in pesticide use will lead to the adoption of alternative solutions friendlier to the environment. In our study, syrphids were identified as the best NE group to control RAA in natural conditions (before RAA peak). Earwigs also deserve further investigation. A potentially promising strategy could be augmentative releases of *E. balteatus* and *F. auricularia*, the most highly represented species in these two ANE groups. This type of approach would be crucial to regulate RAA numbers when aphid populations are beginning to build up. In any case, new management practices aimed at establishing conditions favourable to natural regulation are required.

Acknowledgements

We would like to thank Odile Mascle for valuable technical assistance in the orchards. We are also grateful to René Rieux and Jean-Pierre Sarthou for indispensable help in identification of certain natural enemy families. Thanks go equally to Jean-François Toubon and Jean-Francois Debras for contacts with growers of organic apple orchards and to UEEAA team led by Estelle Esbérard for help in the INRA orchard.

B) Arthropodes recensés dans les colonies du puceron cendré, *Dysaphis plantaginea* Passerini dans des vergers ayant des modes de protection phytosanitaires différents

1. Introduction

Le premier chapitre nous a permis de recenser les communautés d'arthropodes observés dans les colonies de pucerons cendrés et de mettre en évidence l'impact des auxiliaires sur le développement de ces colonies. Pour des raisons pratiques, cette étude a été réalisée dans des vergers soit expérimentaux (sans pesticides) soit conduits en agriculture biologique. Il nous a semblé intéressant cependant de réaliser une courte étude complémentaire dans des vergers ayant d'autres modes de protection phytosanitaire. Au delà des différences évidentes et attendues en terme de taux d'infestation entre vergers, liées au type de protection phytosanitaire réalisé, le but était de quantifier l'abondance des auxiliaires présents dans les colonies afin de savoir si conditions nécessaires à la réalisation de la régulation naturelle était similaire entre ces vergers.

2. Matériel et méthodes

Le cadre de l'étude est constitué de vergers commerciaux de pommiers (Tab. 10) situés dans un rayon de 20 km autour d'Avignon (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) et servant de parcelles de référence à la zone observatoire Atelier « Basse Vallée de Durance » (Fig. 18). Selon les années (Tab. 10), les observations ont été conduites sur quatre vergers en AB (modalité biologique) et huit vergers en PFI dont cinq sont protégées contre le carpocapse, *C. pomonella* uniquement au moyen d'insecticides chimiques (modalité dite « conventionnelle ») et les trois autres intégrant une méthode alternative de protection, la confusion sexuelle (modalité confusion). Dans la modalité confusion, les mêmes types de produits phytosanitaires sont utilisés, mais par rapport à la modalité « conventionnelle » le nombre d'application de ces produits sur l'ensemble de la période d'application est significativement plus faible grâce à l'utilisation de la confusion sexuelle (Tab. 11).

Tab. 10. Caractéristiques des vergers de l'étude.

Verger	2008	2009	Système	Variété	Mode de conduite	Irrigation	Distance de plantation (rang×arbre) m
n°4	X	X	Conventionnel	Golden	Solaxe	Aspersion	3 × 2
n°10	X	X	Confusion	Golden	Buisson	Gravitaire	3.5 × 2.5
n°11	X	X	Conventionnel	Gala	Solen	Aspersion	3 × 2
n°17	X	X	Conventionnel	Granny	Axe	Microjets	3 × 1.5
n°26	X	X	Confusion	Golden	Axe	Goutte-à-goutte	4 × 1.5
n°51 (1)*	X	X	Biologique	Golden	Solaxe	Gravitaire	4 × 2
n°54	X	X	Confusion	Gala	Axe	Gravitaire	3 × 1.5
n°62	X	X	Conventionnel	Granny	Solaxe	Aspersion	3 × 1.5
n°88		X	Conventionnel	Golden	Axe	Gravitaire	3 × 2
n°125 (3)*	X	X	Biologique	Akane	Axe	Gravitaire/Aspersion	4.5 × 2
n°126 (4)*		X	Biologique	Gala	Axe	Aspersion	6 × 2
n°145 (2)*	X	X	Biologique	Golden	Solaxe	Aspersion	4 × 2

(*) Les vergers biologiques ici sont les mêmes étudiés dans l'article précédent et les numéros entre parenthèses correspondent aux numéros des vergers dans l'article précédent.

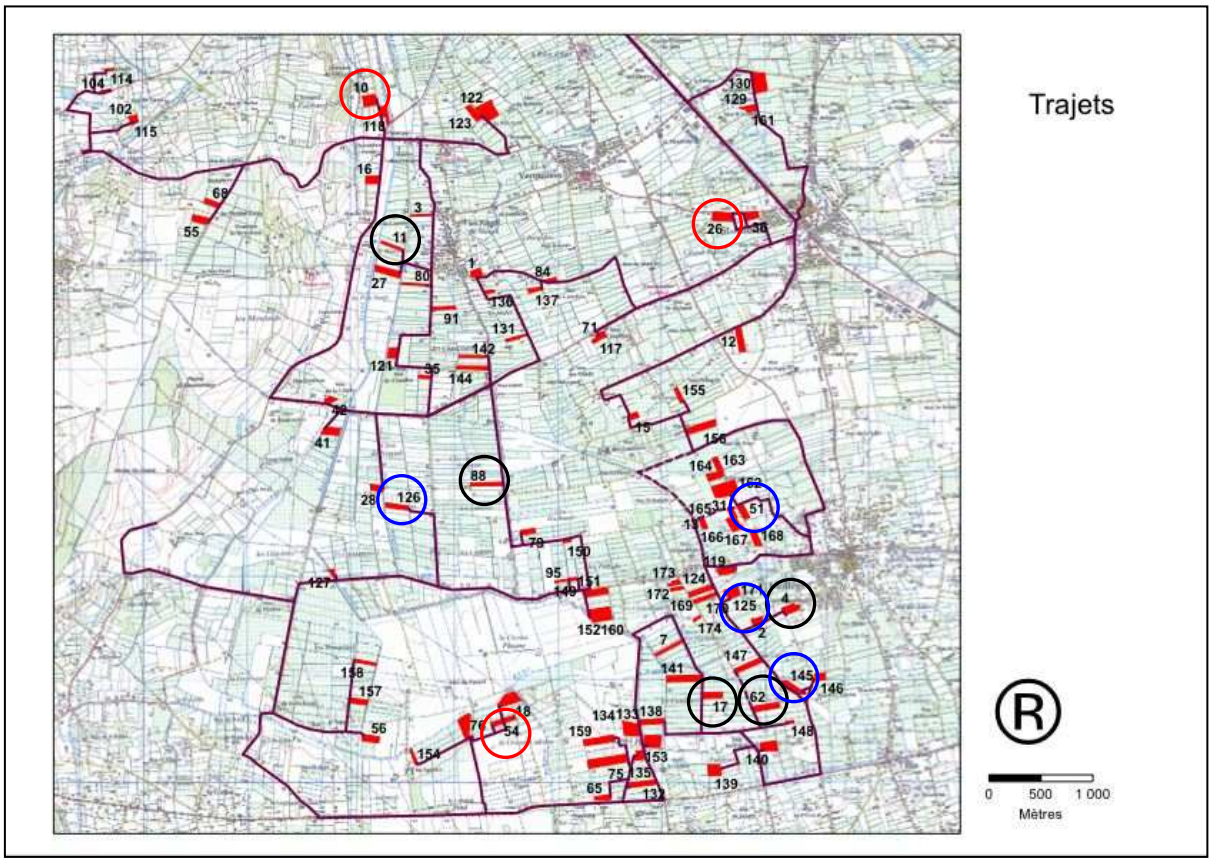


Fig. 18. La zone observatoire (zone Atelier « Basse Vallée de Durance ») incluant les parcelles de l'étude en protection conventionnelle (couleur noire), en confusion (couleur rouge) et en AB (couleur bleu).

Les observations ont été faites à une unique date chaque année, le 13 juin en 2008 et le 28 mai en 2009, sur 25 rameaux infestés par *D. plantaginea* par verger en notant la classe d'infestation, la présence des fourmis et la présence et l'abondance de différents groupes fonctionnels d'auxiliaires.

Les effectifs de puceron ont été exprimés en 6 classes, les fourmis en 4 classes (cf. matériel, page 77) et les auxiliaires sont déterminés au groupe fonctionnel.

Tab. 11. Récapitulatif des nombres (moyens) de traitements effectués sur les vergers échantillonnés groupés par modalité (systèmes de protection).

Type de pesticide	Biologique	Confusion	Conventionnel
Fongicides	13.6	11.6	12.2
- soufre	6	2.2	2
Herbicide	0	0	1.2
Insecticides	5	5.8	7
- virus de la granulose	1.6	0	0.2
- carbamates	0	0.4	0.6
- chloronicotiniles	0	0.4	1
- organo-halogénés	0	0.8	0.6
- organophosphorés	0	1.4	1.6
- pyrethrinoïdes	0.4	1	1

Pour comparer graphiquement et statistiquement les effectifs de pucerons et de fourmis, ces classes ont été transformées en effectifs en prenant la valeur du milieu de chaque classe ou une valeur estimée pour la dernière classe correspond à un effectif de 200 pucerons pour la classe F de *D. plantaginea* et à un effectif de 75 fourmis pour la classe IV relative aux fourmis. Afin de tester l'effet du système de protection phytosanitaire sur l'abondance de différents arthropodes recensés (*D. plantaginea*, fourmi, auxiliaire actif (cf. matériel, page 78) et total et principaux groupes d'auxiliaires), des analyses de variance (ANOVA) à un facteur, suivis de test de comparaisons a posteriori (Tukey HSD) au seuil de 95%, ont été effectuées à l'aide du logiciel XLSTAT, version 2009/05/01. Ces analyses ont été faites après avoir vérifié les conditions préalables de normalité et d'égalité des variances. Des transformations Log (x+1) ont parfois été réalisées pour remplir ces conditions. D'autres paramètres (ratio (auxiliaires actifs/pucerons), nombre de groupes d'auxiliaires (richesse), proportion des rameaux avec auxiliaires aux stades actifs, fourmis et momies, taux de parasitisme calculés sur tous les rameaux ou uniquement sur les rameaux où du parasitisme est observé et indices écologiques de Shannon (H') et d'Equitabilité (E)) (cf. matériel, page 79) ont été également calculés.

3. Résultats

Les vergers en AB ont des effectifs de *D. plantaginea* (à l'échelle du rameau) significativement plus faibles que les vergers conventionnels (Tab. 12 et Fig. 19). La richesse spécifique et l'abondance des auxiliaires, surtout aux stades actifs, sont plus élevées dans les vergers en AB que dans les autres systèmes de protection (Tab. 13 et Fig. 19).

Tab. 12. Résultats de l'ANOVA testant l'effet du facteur étudié (système de protection) sur les arthropodes observés dans les rameaux infestés par le puceron cendré du pommier.

Variable (effectifs)	2008		2009	
	$F_{(2)}$	P	$F_{(2)}$	P
Pucerons cendrés	**16.900**	**< 0.0001**	**30.642**	**< 0.0001**
Auxiliaires	**8.245**	**0.0003**	**60.830**	**< 0.0001**
Auxiliaires actifs	**24.326**	**< 0.0001**	**72.010**	**< 0.0001**
Fourmis	1.654	0.193	**3.888**	**0.021**
Syrphes	**3.321**	**0.038**	**7.571**	**0.001**
Coccinelles	**9.171**	**0.0001**	**25.747**	**< 0.0001**
Forficules	**6.499**	**0.002**	**30.516**	**< 0.0001**
Parasitoïdes (momies)	1.734	0.179	**33.327**	**< 0.0001**

Le système biologique a des valeurs plus élevées pour le rapport « auxiliaires actifs/pucerons », pour la proportion de rameaux avec auxiliaires actifs et pour les indices écologiques (Shannon et Equitabilité) (Tab. 13). Le système utilisant la confusion a un cortège d'auxiliaires plus diversifié et plus abondant que le système conventionnel (Tab. 13 et Fig. 19). Pourtant en 2009, la population de *D. plantaginea* dans le système en confusion (PFI) était significativement plus élevée que dans le système conventionnel (Fig. 19).

Tab. 13. Les paramètres de comparaison entre les trois systèmes de protection.

Paramètre par verger	Biologique		Confusion		Conventionnel	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009
No. moyen groupes fonctionnels	6.0	5.6	4.0	2.7	2.5	1.8
No. moyen groupes fonctionnels actifs	4.7	4	3.0	1.3	2.0	0.6
Ratio (auxiliaire actif/puceron)	0.0419	0.0252	0.0121	0.0014	0.0034	0.0007
Indice de Shannon (H')	1.99	1.42	1.02	0.82	0.89	0.99
Indice d'Equitabilité (E)	0.63	0.51	0.32	0.35	0.38	0.42
% rameaux avec auxiliaires actifs	65.3	57.6	41.3	8.0	16.0	4.8
% rameaux avec fourmis	12.0	6.4	6.7	4.0	17.0	12.0
% rameaux avec momies	16.0	52.0	38.7	33.3	26.0	10.4
% taux du parasitisme (rameaux parasités)	44.2	17.7	14.4	6.2	6.9	5.5
% taux du parasitisme (total)	5.0	12.4	7.8	1.8	1.7	1.8

D'une façon inattendue, les populations de fourmis ne sont pas significativement différentes entre les trois systèmes en 2008, mais en 2009 ces populations sont plus élevées dans le système conventionnel par rapport au système en AB (Tab. 13 et Fig. 19). Parmi les groupes fonctionnels de prédateurs présents, les coccinelles, les forficules et, dans une moindre mesure, les syrphes étaient prépondérants (Tab. 14).

Tab. 14. Le cortège d'auxiliaires (tous stades regroupés) recensés dans les 25 rameaux infestés par verger dans les trois systèmes de protection (résultats groupés par système).

Ordre	Famille	Biologique			Confusion			Conventionnel		
		2008	2009	Total	2008	2009	Total	2008	2009	Total
Diptera	Syrphidae	16	14	30	24	2	26	8	0	8
	Cecidomyiidae	12	5	17	10	9	19	0	0	0
Coleoptera	Coccinellidae	74	86	160	2	22	24	6	5	11
	Cantharidae	3	1	4	0	0	0	7	1	8
Hemiptera	Anthocoridae	0	0	0	1	0	1	0	0	0
	Miridae	1	3	4	0	2	2	0	0	0
Neuroptera	Chrysopidae	3	2	5	4	0	4	0	17	17
Dermaptera	Forficulidae	28	57	85	23	0	23	7	0	7
Hymenoptera	Braconidae	142	764	906	163	198	361	165	92	257
Araneae		2	3	5	0	0	0	0	1	1
Total		281	935	1216	227	233	460	193	116	309
No. vergers observés		3	4	7	3	3	6	4	5	9

L'abondance de ces trois groupes d'auxiliaire est significativement plus élevée en vergers biologiques qu'en vergers conventionnels avec et sans confusion, sauf en 2008 où les différences des abondances de syrphes et de forficules n'ont pas été significatives entre les systèmes AB et confusion (Fig. 19). Concernant les parasitoïdes, leur présence, estimées principalement grâce aux momies, est significativement plus élevée en vergers biologiques en 2009 mais en 2008 les différences ne sont pas significatives entre les trois systèmes (Tab. 13 et Fig. 19).

4. Discussion

Cette étude a montré que les vergers en AB présentent les populations de *D. plantaginea* (à l'échelle du rameau) les plus faibles en fin de saison et le cortège d'auxiliaires le plus diversifié et le plus abondant par rapport aux vergers utilisant des pesticides de synthèse. Cependant, même si les taux d'infestation à l'échelle des vergers n'ont pu être calculés par manque de temps, l'information qualitative représentée par le temps mis pour trouver les 25 rameaux dans chaque verger, montre que, comme attendu, l'infestation par

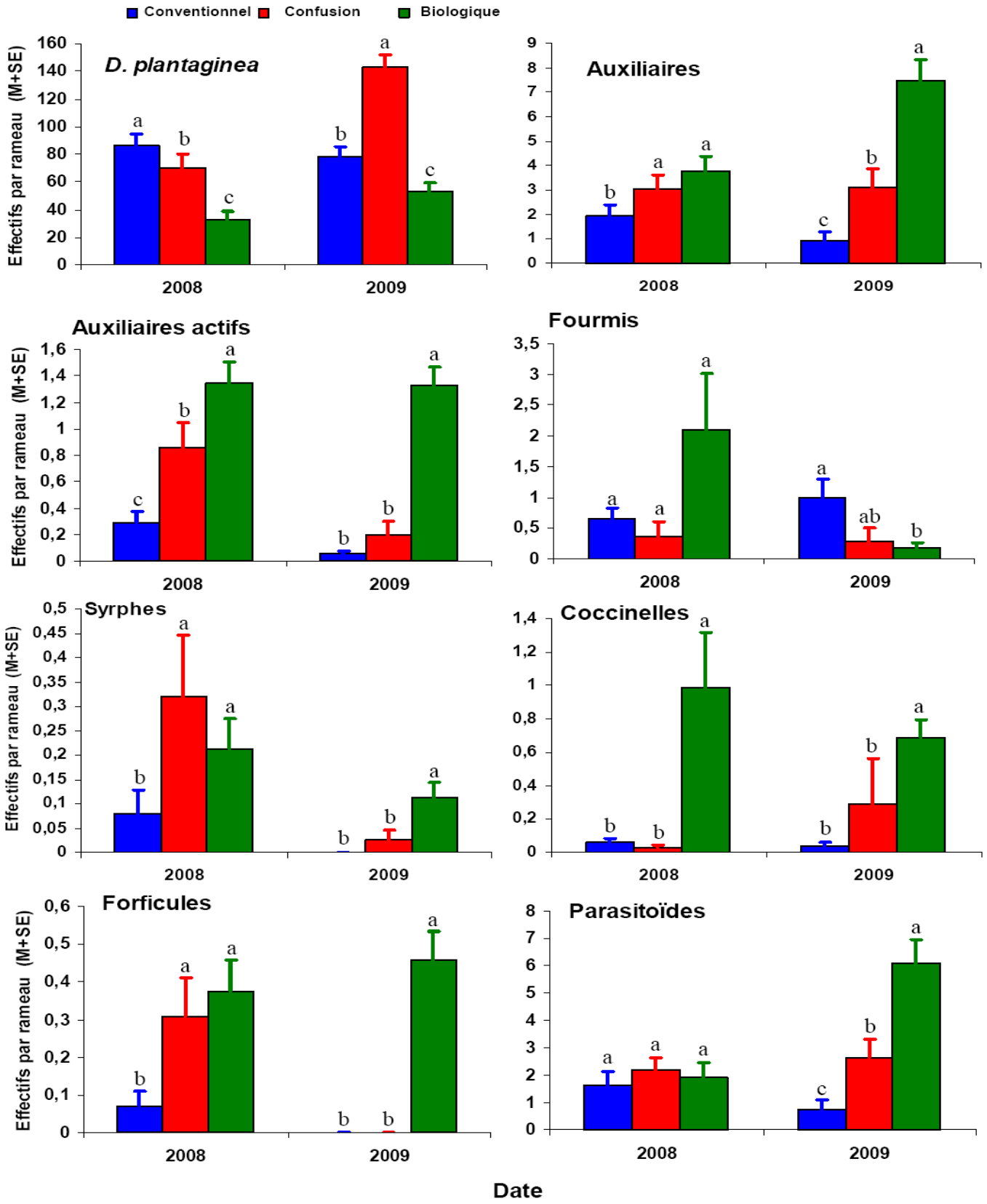


Fig. 19. Comparaison des abondances d'arthropodes observés dans les rameaux infestés par le puceron cendré du pommier dans les trois systèmes de protection étudiés (biologique, confusion et conventionnel) en 2008 et 2009. Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5% (chaque date a été séparément testée).

D. plantaginea est plus faible dans les vergers en confusion et conventionnels. Ce qui confirme la difficulté à étudier le rôle réel des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea* dans les autres modalités que l'AB.

Nos résultats sont en accord avec ceux observés par Le Corre (2006) qui a montré que la canopée des vergers en AB était caractérisée par une plus grande abondance et diversité en auxiliaires par rapport aux vergers en PFI (donc utilisant la confusion et ceux dits « conventionnels »). Une revue menée par Hole et al. (2005) sur 76 études comparant l'influence de plusieurs systèmes de production sur la biodiversité (des auxiliaires et des organismes non cibles), indique que la plupart des cultures en AB ont les impacts les plus faibles par rapport à celles protégées par les produits chimiques.

Les vergers en PFI qui intègrent la confusion sexuelle pour lutter contre le carpocapse ont montré une plus forte diversité et une plus forte abondance d'auxiliaires par rapport aux vergers conventionnels sans confusion. Cela peut être lié à la réduction importante du nombre d'application des produits phytosanitaires de synthèse dans les vergers où est utilisée la confusion sexuelle.

La présence moins importante d'auxiliaires dans les deux systèmes conventionnels peut s'expliquer par la toxicité des traitements d'insecticides neurotoxiques réalisés sur les taxons présents (Bogya et al., 1999; Sauphanor et al., 1993, 2005; Simon et al., 2007b, 2010). En conséquence, la présence importante des groupes fonctionnels d'auxiliaires (coccinelles, forficules et syrphes) recensés surtout à des stades actifs dans le système en AB pourrait expliquer les effectifs de *D. plantaginea* les plus faibles par rapport aux autres systèmes. Mais, une partie de ces différences peut également être due à des décalages dans les infestations des vergers par *D. plantaginea*. En effet, l'utilisation de pesticides de synthèse (utilisé avant fleur puis après fleur) ayant une meilleure efficacité a pu retarder l'arrivée de *D. plantaginea* dans ces vergers et notre observation a été réalisée à la fin de la période d'activité de *D. plantaginea*. La composition des cortèges d'auxiliaires était proche de celle des études menées ailleurs (Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008). L'abondance des syrphes était relativement faible à cause de leur précocité naturelle par rapport à notre date d'observation plutôt tardive (Miñarro et al., 2005). Même si les résultats des vergers en AB peuvent être attribués à l'absence d'insecticide de synthèse, la protection phytosanitaire dans ces vergers, et notamment l'utilisation importante de soufre contre la tavelure, peut perturber la présence de quelques groupes d'auxiliaires comme les hyménoptères parasitoïdes (Sauphanor et al., 2005; Simon et al., 2007b), ce qui donc peut expliquer les résultats de 2008. Quoiqu'il en soit, les différences entre les trois systèmes

étudiés reflètent non seulement l'impact global de l'utilisation de produits chimiques mais aussi les autres pratiques comme la gestion des infrastructures écologiques (bandes florales, haies, etc.) dans et autour des vergers (Wyss, 1995; Debras et al., 2006, 2008; Dib, 2007; Dib et al., 2010a).

5. Conclusions

Il est difficile de tirer de cette étude partielle (limitée à une seule observation par an) des enseignements en matière de régulation par les auxiliaires et sur l'effet positif des fourmis sur les populations de puceron cendré. Mais pour ce qui est de la lutte biologique, ces observations suggèrent qu'avec les systèmes actuels de protection chimique en verger de pommiers (surtout la protection « conventionnelle »), la régulation biologique des ravageurs ne peut pas s'exprimer. Cependant, Une étude plus complète, basée sur des observations répétées dans le temps (incluant l'installation de *D. plantaginea* dans les vergers) et sur l'estimation du taux d'infestation de *D. plantaginea* à l'échelle de verger, est nécessaire.

Chapitre 2

Effets d'une pratique agronomique innovante, les filets Alt'Carpo, sur les dynamiques de populations de *D. plantaginea*, de fourmis et d'auxiliaires

Dans le chapitre 1, nous avons pu mettre en évidence l'existence et l'efficacité, à l'échelle des rameaux, de l'action régulatrice des auxiliaires naturellement présents sur les populations de *D. plantaginea* sans pour autant obtenir une régulation suffisante pour éviter les dégâts économiques même en AB. Or, depuis 2007, une innovation fait une percée remarquée en verger de pommiers et concerne principalement les vergers en AB: il s'agit de l'utilisation des filets Alt'Carpo. Ce moyen de lutte physique permet de réduire significativement, voire d'abandonner, l'usage des insecticides contre le carpocapse, ce qui en théorie doit permettre l'établissement de populations d'auxiliaires plus importantes. Par ailleurs, les autres modifications liées aux filets (croissance de l'arbre, micro-climat) peuvent également jouer un rôle sur le développement de *D. plantaginea*. En conséquence, notre objectif dans ce chapitre, était d'étudier globalement les effets des filets Alt'Carpo, tels qu'ils sont utilisés par les arboriculteurs, sur le développement de populations de *D. plantaginea*, les communautés arthropodes présents dans les colonies de *D. plantaginea* et sur le rôle d'auxiliaires dans la lutte contre *D. plantaginea*. Par ailleurs, nous avons également décidé d'utiliser les filets, de manière expérimentale, en testant 2 autres dates de mise en place des filets liées au cycle de *D. plantaginea* ou de ses auxiliaires. Nous avons choisi trois périodes pour installer les filets: (i) tôt au 1er septembre au moment du vol de retour; (ii) au 1er mars, pour étudier leurs effets directs sur *D. plantaginea* lorsque les auxiliaires sont absents ou en effectifs très faibles et (iii) à la mi-avril au cours du développement de l'infestation, date de mise en place classique des filets contre le carpocapse. Comme dans le chapitre 1, des prélèvements destructifs de colonies avec des stades d'auxiliaires et un suivi hebdomadaire de 50 rameaux infestés et marqués par modalité ont été réalisés pendant deux ans sur un verger expérimental INRA d'Avignon (sans pesticides). Les taux d'infestation, estimés en comptant le nombre de colonies de *D. plantaginea* par modalité, ont été également estimés à trois périodes correspondant au début, au pic et à la fin de l'infestation par *D. plantaginea*.

Effect of codling moth exclusion nets on the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, and its control by natural enemies.

Crop Protection 29/12 (December, 2010), 1502–1513.

Hazem Dib [a,b,*], Benoît Sauphanor [b], Yvan Capowiez [b]

[a] *Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Damascus, Damascus, Syria*
[b] *INRA, Unité PSH, Equipe Ecologie de la Production Intégrée, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France*
* Corresponding author: *E-mail address:* hazem.dib@avignon.inra.fr

Abstract. Exclusion nets aimed at controlling populations of the codling moth, *Cydia pomonella* are increasingly used in French apple orchards. The secondary effects of these so-called Alt'Carpo nets on other apple pests have not yet been thoroughly determined. This study was carried out to evaluate whether the presence of white nets (mesh size: 3×7.4 mm) affects the population dynamics of the rosy apple aphid (**RAA**), *Dysaphis plantaginea* and the abundance and composition of associated arthropod communities. We surveyed 50 infested shoots on a weekly basis throughout spring in 2008 and 2009 on apple trees with or without (control) nets in one insecticide-free orchard located in south-eastern France. At three dates in 2009, the RAA infestation rate was also computed by counting the total number of infested shoots per tree. The nets were installed at three different dates during the RAA lifecycle: September (September Netting Plot (**SNP**)), March (March Netting Plot (**MNP**)) and mid-April (April Netting Plot (**ANP**)). The abundance of RAA in the uncovered plot in 2008 was 1.75-fold higher than in the ANP. In 2009, this abundance was 1.39-fold higher than in the ANP and MNP, and slightly lower than in the SNP (1.07-fold). The nets (MNP and SNP) decreased the number of RAA colonies present in early spring. Interestingly, the nets reduced the duration of RAA infestation by 7-10 days. The highest reduction in RAA abundance and infestation rate was observed when nets were closed during the RAA development phase (ANP). The nets significantly reduced the abundance of ants on the marked shoots, especially in the ANP compared to the control. In addition, this study showed that nets have a significant negative influence on the abundance and richness of RAA natural enemies (**NE**). There was a significant decrease in the abundance of predators but no effect on the abundance of parasitoids. Syrphidae, Forficulidae and Coccinellidae were the most abundant NE groups in the uncovered plot. Netting the plots led to a pronounced decrease in Coccinellidae abundance, a slight but significant decreased in Syrphids and had no effect on earwigs. Overall, Alt'Carpo exclusion nets had a direct negative impact on RAA population dynamics especially in the presence of at least one active natural enemy (**ANE**) per marked shoot. These promising findings suggest that the combination of physical and biological control methods has potential for regulating RAA populations in organic orchards.

Keywords: Alt'Carpo net; Exclusion net; Rosy apple aphid; *Dysaphis plantaginea*; Physical control; Biological control; Predator; Parasitoid; Ant; Codling moth; Apple orchard.

1. Introduction

The rosy apple aphid (**RAA**), *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae), is a complex and worldwide problem for apple growers, especially in organic orchards (Wyss et al., 1999a,b; Blommers et al., 2004; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Cross et al., 2007). When not controlled, RAA can decrease return bloom (Blommers et al., 2004) resulting in over 30% yield losses (De Berardinis et al., 1994). RAA is a dioecious species which completes its lifecycle on two successive host plants. The apple tree *Malus domestica* Borkh. (Rosales: Rosaceae) is its primary woody host plant, from early autumn to late spring, and plantain, *Plantago* spp. mainly *P. lanceolata* L. (Lamiales: Plantaginaceae) is its secondary herbaceous host plant, during summer. It is also a holocyclic species, i.e., reproduction is ensured by both asexual (parthenogenesis) and sexual pathways (Lathrop, 1928; Bonnemaison, 1959; Blommers et al., 2004).

RAA is the most severely damaging aphid species in apple orchards and also the most difficult to control, especially in organic or insecticide-free orchards (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Cross et al., 2007). Numerous studies examined the control of this pest (e.g., Wyss et al., 1999a,b; Romet, 2004a,b; Brown and Mathews, 2007; Miñarro and Dapena, 2007; Cross et al., 2007; Markó et al., 2008; Stewart-Jones et al., 2008). Nevertheless, no satisfactory control strategy is available in organic apple orchards mainly due to the high RAA multiplication rate, which means that a very low treatment threshold must be adopted, i.e., as soon as the pest is detected (ACTA, 1977; Cross et al., 2007). However, these studies pointed out that the effective control of RAA relies on a good understanding of its lifecycle. There are two short periods propitious for its control: early spring when the recently-hatched fundatrices are not yet protected by curled foliage (Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a,b; Brown and Mathews, 2007) and in autumn at the return-migration period of sexual individuals (gynoparae and winged males) before mating and overwintering egg laying (Kehrli and Wyss, 2001; Wyss and Daniel, 2004; Cross et al., 2007).

Recently, several studies, which focused on the biological control of RAA, suggested that natural levels of combined predators and parasitoids can not provide satisfactory regulation of RAA (e.g., Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005). As a consequence, many attempts were made to enhance these levels using flowering plant strips (Wyss, 1995), trees bearing extrafloral nectaries (Brown and Mathews, 2007), ant exclusion systems (Stewart-Jones et al., 2008) or augmentative releases of *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) in early spring (Wyss et al., 1999b) and autumn (Kehrli and Wyss,

2001). Ants can aggravate RAA damage since their presence results in higher aphid abundance than in ant-free trees (Wyss et al., 1999b; Stewart-Jones et al., 2008). Both ants and aphids are thought to benefit from their association. Ants benefit by gaining access to honeydew and aphids benefit both directly (increased phloem uptake, higher reproductive rates (El-Ziady, 1960), etc.) and indirectly (improved colony hygiene, improved defence against NE (Reimer et al., 1993), etc.).

The aim of this present study was to assess the possible effects of the incidental presence of the recently developed Alt'Carpo (= anti *C. pomonella*) exclusion nets on RAA and its control by natural enemies (**NE**). These nets have been used increasingly since 2005 in Provence (south-eastern France) for controlling populations of codling moth, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) (Severac and Romet, 2007; Romet and Severac, 2008), a major worldwide apple and pear pest (Mills, 2005). The nets are also used in other countries to protect fruit against hailstorm damage (anti-hail nets) (Iglesias and Alegre, 2006; Tasin et al., 2008). The Alt'Carpo system tested in this study is a monorow type anti-hail net closed at the bottom and extremities. Previous research focused on the effect of the anti-hail net on: abiotic factors in orchards (Iglesias and Alegre, 2006; Kührt et al., 2006); yield and fruit quality (Middleton and McWaters, 2002; Jakopic et al., 2007); tree characteristics (Blanke and Weidenfeld, 1997; Middleton and McWaters, 2002); economic aspects (Iglesias and Alegre, 2006); spraying quality of pesticides (Garcin and Zavagli, 2006); bee pollination of apple flowers (Volz et al., 1996); bird damage (Blanke and Weidenfeld, 1997); and occurrence of apple diseases (Szith, 1975). However, studies of their impact on the local entomofauna are scarce. Mosquito netting techniques, particularly insecticide-treated nets, have been used with success in China (Chen et al., 1998) and Benin (Martin et al., 2006, 2010) to protect various vegetable crops against their major pests. But this technique is different to that applied in fruit crops because the nets are applied at night only. In apple orchards, most studies investigated the efficacy of Alt'Carpo nets against *C. pomonella* (e.g., Szith, 1975; Graf et al., 1999; Kührt et al., 2006; Tasin et al., 2008). The mode of action of nets, e.g., as a physical barrier to prevent insects having access to crops (Szith, 1975; Graf et al., 1999; Orts et al., 2002) and/or a visual barrier which disrupts insect mating behavior (Castrovillo and Cardé, 1980; Orts et al., 2002), can potentially be used against other major apple pests such as RAA. To date this aspect has not been investigated.

To our knowledge this is the first study aimed at evaluating whether, and to which extent, the presence of nets affects RAA population dynamics and regulation by naturally occurring enemies. This analysis was carried out in an insecticide-free apple orchard, in order

to maximize natural regulation. In addition, the objective was to determine if netting the trees at different dates throughout the RAA lifecycle had different effects on the RAA-NE-ant communities.

2. Materials and Methods

2.1. Study apple orchard

The study was carried out over spring in two consecutive years (2008 and 2009) in the INRA experimental apple orchard (Fig. 20) located near Avignon in south-eastern France. The site is surrounded by cypress hedgerow, peach orchard, arable land and small gardens in the northern, southern, eastern and western directions, respectively. The 2304 m^2 study orchard was planted in 2001 with 240 trees of Royal Gala (northern half) and Granny Smith (southern half) cultivars, which were previously found to be susceptible to RAA (Romet, 2004a,b; Miñarro and Dapena, 2007). The orchard has 5-rows of 24 trees each for each cultivar. Two trees per row were pollinator cultivars, thus, only 22 trees per row were available. The rows were oriented in an east-west direction and spaced 4 m apart. The planting distance between trees was 1.5 m within rows and the average tree height was 2 m. The trees were only pruned in winter to stimulate shoot growth using a Solaxe training system. The orchard was managed with a minimal pesticide program especially during the time when RAA and associated NE were present. The only pesticides that were used were the fungicides penconazole (18 May) and bupirimate (19 June) that were applied in 2009 to control the powdery mildew fungal disease, *Podosphaera leucotricha* Ellis & Everh. Insecticides were never applied. During the sampling period, no horticultural management was carried out in the orchard except for periodic monthly mowing of spontaneous herbaceous strips between tree rows and tillage between trees within the rows. The apple trees were irrigated by local irrigation according to tree requirements.

2.2. Alt'Carpo exclusion nets

Four rows of each cultivar were covered with white polyethylene Alt'Carpo nets (mesh size: 3×7.4 mm). One row of each cultivar was maintained free of nets and used as a control referred to as the without net plot (**WNP**) (Fig. 20).

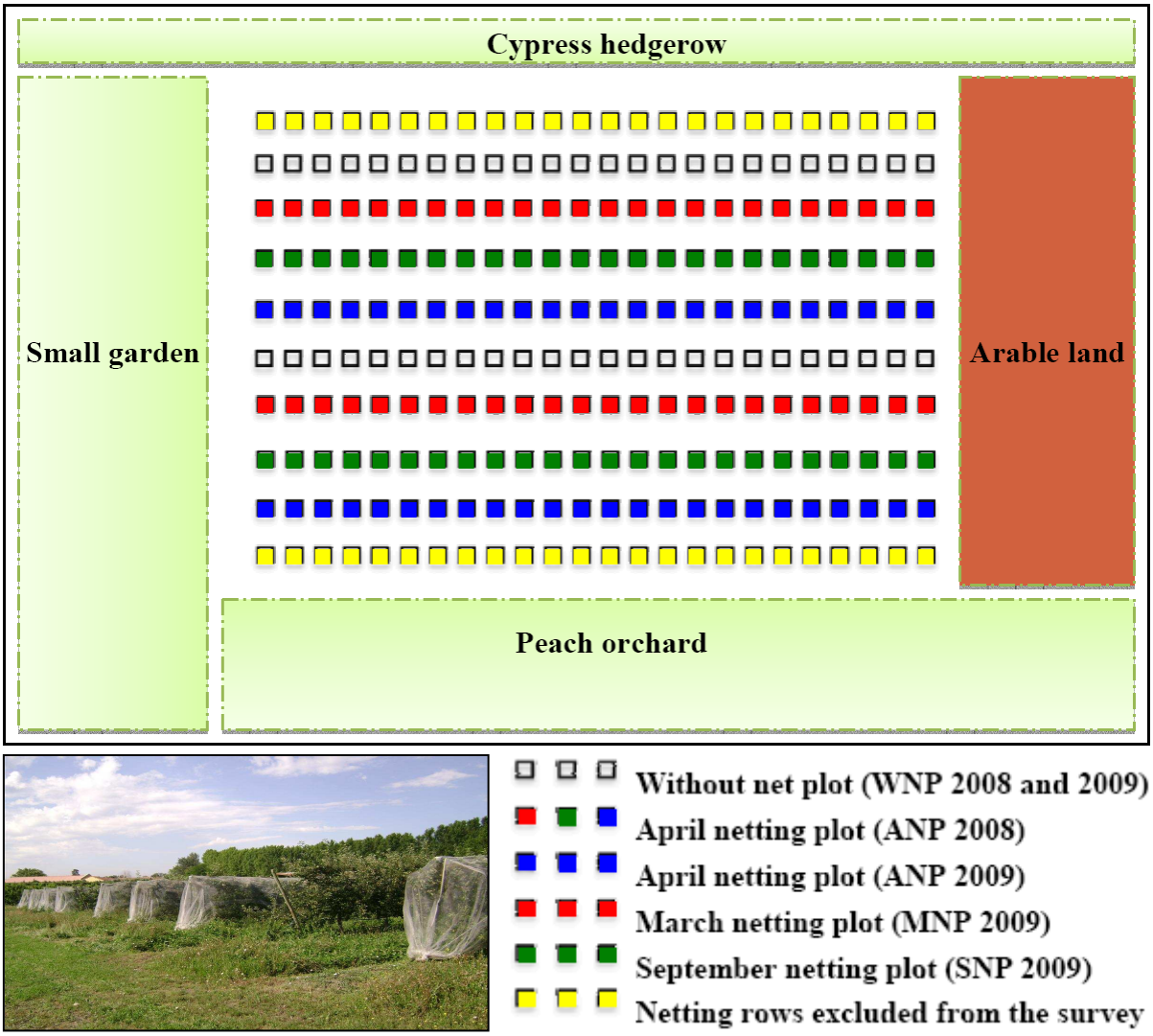


Fig. 20. The INRA experimental apple orchard.

The two edge rows (1st and 10th rows) of the orchard were excluded from the survey to avoid or minimize undesirable border effects on the arthropod community in this study. The nets were well overlapped in the centre of the rows using plastic clips at a height of approximately 0.5 m above the ground. In spring 2008, the nets were closed at the end of bloom (17 April, coinciding with netting trees for controlling populations of *C. pomonella* in south-eastern France conditions.), i.e., when RAA and some NE, e.g., Syrphidae, were already present. This is referred to as the April netting plot (**ANP**). In the 2009 season, in addition to the WNP and ANP, two other netting dates were tested: the nets were closed on 1 March 2009 and on 1 September 2008. The aim of the March netting plot (**MNP**) was to evaluate the direct effects of nets on RAA egg hatching and population dynamics of the pest when some of its NE are excluded. The September netting plot (**SNP**), before the RAA return flight to apple trees in south-eastern France (ACTA, 1998), was tested to assess the possible

effects of nets on the successful return of sexual individuals, and therefore on mating, egg laying and RAA population building in the following spring. Each plot consisted of two tree rows (one of each apple cultivar). To be consistent with agricultural practices, the nets installed in March and September were opened from 9 to 17 April to allow pollination.

2.3. Assessment of arthropod population dynamics

Every early spring, 50 terminal one-year old shoots per elementary plot (25 of each cultivar) were randomly selected among those infested with RAA and marked using colored ribbons. A total of 100 and 200 shoots was thus selected in 2008 and 2009, respectively. The presence of RAA, its naturally occurring enemies and ants was assessed on these shoots by weekly visual counts during the observation period from 7 and 8 April (infestation beginning) to 8 and 10 June (migration to its secondary host plant) in 2008 and 2009, respectively. The ten apical leaves of each shoot were examined to assess the composition of the arthropod community. Newly infested shoots were marked on the same tree whenever a marked shoot was broken or had disappeared. Aphid infestation was recorded using six classes (A = no aphid; B = 1 to 5; C = 6 to 25; D = 26 to 50; E = 51 to 125; F = more than 125 aphids). Winged aphids were noted (presence/absence in 2008) and counted (in 2009) when present. The presence of ants was estimated using four classes (I = 1 to 5; II = 6 to 25; III = 26 to 50; IV = more than 50 ants). The presence of any life-stage of potential NE was noted in absolute number. All NE directly monitored in the orchard and described as aphidophagous in this paper were recorded under various taxonomic groups (mostly at the family level).

2.4. Assessment of RAA infestation rate

In 2009, all 44 tree canopies of each plot were visually inspected and the number of shoots infested with RAA was recorded to assess the aphid infestation at the tree scale. Monitoring was carried out three times at three to four week intervals coinciding with RAA colonization (17 April), peak (5 May) and scarcity phases (2 June) (Smith, 1966).

2.5. Destructive sampling of arthropod communities associated with the RAA colonies

Each week, during the RAA development period, ten RAA colonies per plot containing different life-stages of NE were sampled destructively. This was in order to

precisely compare the taxonomic composition (species level, when possible) of predator and parasitoid communities associated with the RAA colonies. A total of nine series was sampled per plot in 2008. In 2009, six series were sampled in each covered plot and seven in the control plot. Marked shoots were excluded from the sampling. Adult specimens were immediately preserved in 70% ethyl alcohol for later identification. Immature specimens (i.e., eggs, larvae, juveniles, nymphs, pupae, cocoons, parasitoid mummies, etc.) were transported to the laboratory. The ten RAA colonies per sampling date and per plot were pooled and confined together in a rearing system (Fig. 11) until the emergence of NE adults. This system consisted of plastic transparent cylinders (25 cm high, 10 cm diameter) with the top closed with white gauze for ventilation. Inside, there was an uninfested apple shoot (cv. Granny Smith) inserted into a plastic tube with a water supply to keep it alive for as long as possible. These rearing systems were placed in a growth chamber at 20 ± 1 °C, 60 ± 10% RH (relative humidity) with a L16:D8 h photoperiod (light intensity of approximately 5000 lux). After emerging, each arthropod was individually stored in a numbered tube containing a small amount of 70% ethyl alcohol. Arthropods were identified under a dissecting microscope using identification keys and with the help of specialists. Arthropods were identified at the species (Diptera (Syrphidae (Sarthou, in prep.) and Cecidomyiidae (Kieffer, 1900)), Dermaptera (Forficulidae) (Albouy and Caussanel, 1990), Coleoptera (Perrier, 1964), Heteroptera (Perrier, 1979), Neuroptera (Chrysopidae) (Séméria, 1980) and spiders (Arachnida: Araneae) (Jones, 1990)), genus (primary parasitoid Hymenoptera (Braconidae) (Starý, 1970), Neuroptera (Hemerobiidae) (Klimaszewski and Kevan, 1985) and Raphidioptera (Raphidiidae) (Penny et al., 1997)) or family level (hyperparasitoid Hymenoptera (Delvare and Aberlenc, 1989)).

2.6. Statistical analysis

RAA and ant numbers were computed as the mean number of the recorded classes. As only active stages of NE are involved in aphid reduction (Wyss, 1995), the effect of netting on the presence of NE was analyzed not only for all life-stages (NE) observed in the RAA colonies but also for the active NE (**ANE**) that were assumed to have a direct regulatory effect on RAA dynamics. The aphidophagous stages described as ANE of RAA in this paper were Diptera larvae (Syrphidae, Cecidomyiidae and Chamaemyiidae), Coleoptera larvae and adults (Coccinellidae, Cantharidae and Staphylinidae), Dermaptera nymphs and adults (Forficulidae), Hemiptera nymphs and adults (Anthocoridae, Miridae and Nabidae), Neuroptera larvae and

adults (depending on species) (Chrysopidae and Hemerobiidae), Hymenoptera adults (Braconidae) and Araneae juveniles and adults (unidentified families).

The abundance of RAA, alatae RAA, ants, NE, ANE, predators, parasitoids (adults and mummies) and the NE groups (Syrphidae, Coccinellidae, Forficulidae, predacious Hemiptera bugs and spiders) was pooled per shoot across each season (n = 50). The number of NE and ANE groups (richness) was computed at each sampling date on the 50 shoots. The effect of netting and year (and the interaction between these two factors) on these abundance and richness variables was analyzed. The data of the last sampling date were not included in these analyses because at that time the RAA population had already extinguished due to migration towards its secondary plant host. In addition, the first two sampling dates were not included because the trees were not yet netted in ANP and because the net was removed in the MNP and SNP to allow pollination. The results of only seven sampling dates per year and netting plot could thus be statistically compared. Data describing the population dynamics of RAA, ants, predators, parasitoids and the most abundant NE groups (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) were also analyzed at each sampling date (n = 50) except the last date. The mean number of infested shoots per tree (infestation rate) per netting plot at three dates was also analyzed for significance. Data were $\log_{10}(x+1)$-transformed to reduce heteroscedasticity. Homogeneity of variance and normality was then checked using Bartlett's and Shapiro-Wilk tests, respectively. The analyses were based on 1- or 2-factor ANOVA followed by post-hoc comparisons (Tukey HSD) with a significance level of 5% when these requirements were met, otherwise on Kruskal-Wallis followed by post-hoc comparison tests.

The parasitism rate was computed as the percentage of the total parasitized RAA (mummies) to the total RAA numbers (parasitized and non-parasitized) computed on all marked shoots.

To determine if the net had a direct or indirect impact on regulation of the RAA population, we computed and compared the evolution of the RAA population in four situations: with/without net and with/without ANE. Unfortunately it was impossible to determine the effect of each ANE group or to determine if two (or more) ANE were more efficient than one since in both cases the number of observed cases was too low. For each shoot in each netting plot, the evolution of RAA was computed in terms of an infestation class shift between two successive sampling dates. For example, when a RAA infestation changed from class B to C, the evolution was +1, from F to B, the evolution was -2, etc. and no change was scored 0. Only the presence or absence of ANE in each shoot at the first of the two successive sampling dates was considered (t-1). In 2009, since the netting date had no

significant influence ($P > 0.05$) when the change in RAA infestation class in the presence or absence of ANE was individually compared, the data of three netting plots were grouped in two treatments (with/without ANE). Sampling dates were excluded when the number of data was too low ($n \leq 5$). The four treatments were compared independently for significance for each sampling date in each year using the two-tailed non-parametric Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests with 5% significance level.

All data analyses were computed using XLSTAT Version 2009/05/01.

3. Results

3.1. Effect of netting on RAA population dynamics

The occurrence time and the size of the RAA population on the marked shoots differed depending on the plot (Fig. 21 and Tab. 15). RAA occurred from 7 (all plots) to 27 May (netted plots) and 2 June (uncovered control) in 2008 and from 8 April (all plots) to 27 May (netted plots) and 4 June (uncovered control) in 2009. The RAA infestation generally lasted for eight (netted plots) and nine weeks (uncovered control), i.e., it disappeared seven to ten days earlier in the netted plots than in the uncovered control (Fig. 21). The RAA population peaked on 28 and 29 April in 2008 and 2009, respectively, three weeks after the beginning of the infestation in all plots (Fig. 21). No significant difference in RAA density on the marked shoots was observed between the two study years for either plot ($F = 1.942$; $df = 1$; $P = 0.165$), and no interaction between plot and year was detected ($F = 2.583$; $df = 1$; $P = 0.109$). In contrast, the differences were significant among plots ($F = 4.076$; $df = 3$; $P = 0.007$) (Tab. 15). RAA abundance was significantly higher in the WNP and SNP (Tab. 15). The total population abundance observed on the marked infested shoots in the WNP in 2008 was 1.75-fold higher than in the ANP. In 2009, the WNP abundance was 1.39-fold higher than in the ANP and MNP, and slightly lower than in the SNP (1.07-fold).

The RAA population in the netting plots was smaller than in the uncovered control (with the exception of the SNP) (Fig. 21). On 14 April 2008, i.e. before trees were netted, RAA abundance on the marked shoots was significantly higher in the uncovered trees (to be netted on 17 April) than in the WNP (Fig. 21). From day ten post-netting until RAA extinction, there was a pronounced significant decrease in the development of RAA populations on ANP trees compared to those in the WNP ($P < 0.0001$) (Fig. 21).

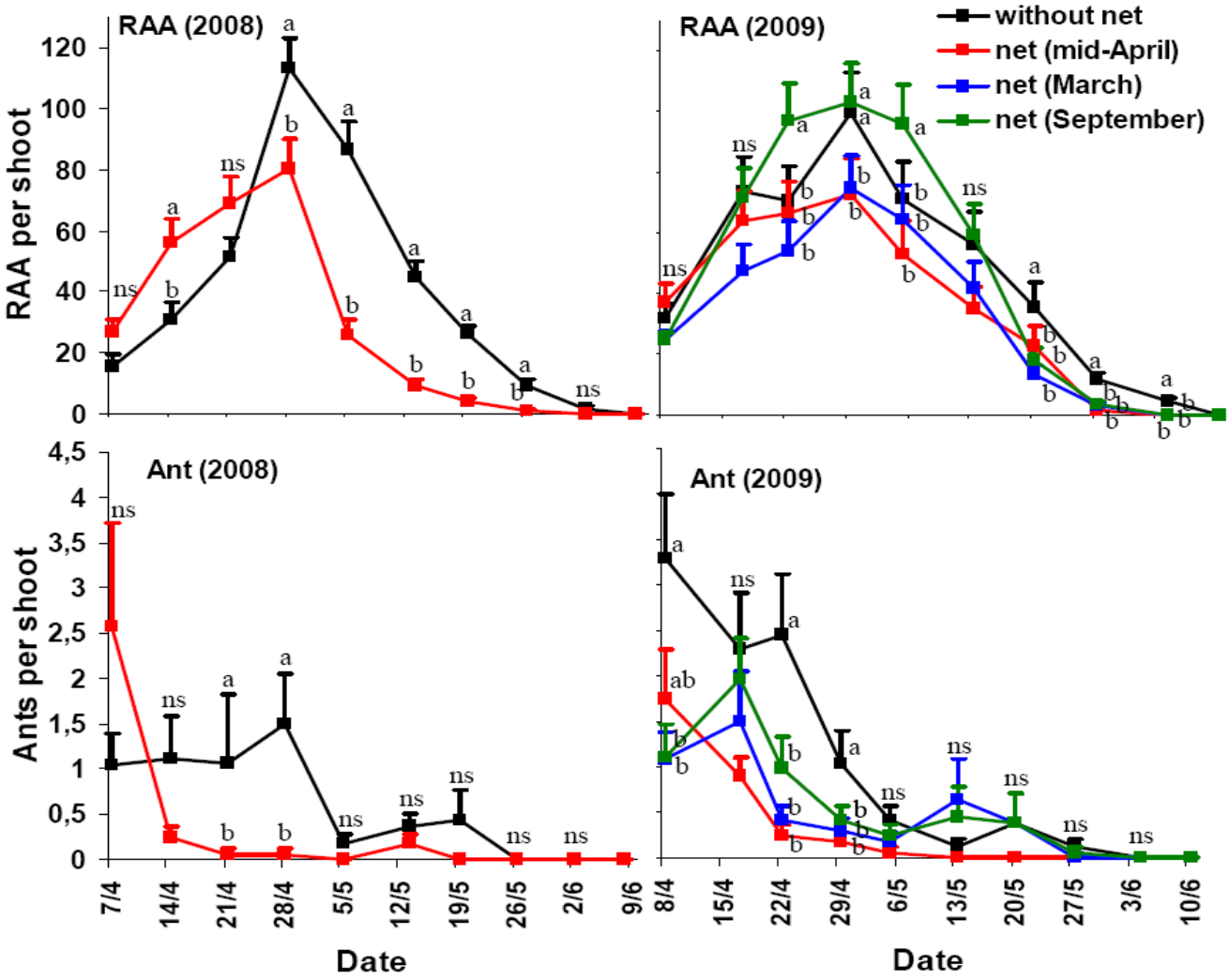


Fig. 21. Temporal evolution of the abundance of rosy apple aphid (RAA) and ants (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. Different letters indicate significant differences at the 5% significance level (ns ($P > 0.05$) = non-significant)) (each date tested separately). The last sampling date was excluded from the statistical analysis.

The significant differences in RAA population levels between these two plots showed a similar pattern in 2009 except on 6 and 13 May when the differences were not significant (Fig. 21). For most of the experimental period, the differences in RAA population dynamics between the MNP and WNP were not significant. However, on 29 April, 20, 27 May and 3 June, the RAA abundance in WNP was significantly higher than in the MNP (Fig. 21). Interestingly, there was significantly more RAA per marked shoot on 22 April and 6 May in the SNP than any other plots. In contrast, the WNP showed a significantly larger RAA population on the last three sampling dates (Fig. 21).

The beginning of migration (i.e., the presence of alatae RAA) always coincided with the RAA peak phase (ANP and WNP) or appeared one week before (MNP and SNP). However, there was no significant difference among plots in the abundance of winged RAA observed (by visual estimation) in 2009 ($F = 0.082$; $df = 3$; $P = 0.970$) (Tab. 15).

Tab. 15. Abundance of the rosy apple aphid (RAA), alatae RAA, ants, natural enemies (NE), active natural enemies (ANE), common predator and parasitoid groups as well as NE and ANE richness, throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot).

Population parameter	2008		2009			
	WNP	ANP	WNP	ANP	MNP	SNP
No. RAA (1)	43.93 **a** (3.26)	27.19 **b** (2.94)	50.03 **a** (6.73)	35.99 **b** (5.25)	35.97 **b** (4.63)	53.98 **a** (6.01)
% Alatae RAA (1)			3.50 **a**	1.95 **a**	1.96 **a**	1.58 **a**
No. ants (1)	0.51 **a** (0.18)	0.04 **c** (0.02)	0.65 **a** (0.15)	0.07 **c** (0.03)	0.28 **b** (0.14)	0.36 **b** (0.12)
No. NE (1)	3.61 **a** (0.31)	1.81 **b** (0.15)	3.45 **a** (0.45)	2.99 **b** (0.55)	2.15 **b** (0.52)	2.76 **b** (0.43)
No. NE groups (2)	8.86 **a** (0.74)	5.57 **b** (0.53)	8.43 **a** (0.57)	5.43 **b** (0.37)	4.86 **b** (0.26)	5.00 **b** (0.22)
No. ANE (1)	1.82 **a** (0.15)	1.10 **b** (0.08)	1.61 **a** (0.14)	0.71 **c** (0.05)	0.77 **c** (0.05)	0.80 **c** (0.06)
No. ANE groups (2)	8.43 **a** (0.61)	4.86 **b** (0.60)	7.71 **a** (0.52)	4.14 **b** (0.46)	3.71 **b** (0.36)	4.29 **b** (0.36)
No. predators (1)	3.21 **a** (0.27)	1.59 **c** (0.12)	1.90 **b** (0.18)	0.90 **d** (0.06)	0.93 **d** (0.07)	1.04 **d** (0.14)
No. syrphids (1)	1.70 **a** (0.14)	1.04 **b** (0.09)	0.74 **b** (0.08)	0.50 **c** (0.06)	0.47 **c** (0.07)	0.43 **c** (0.05)
No. coccinellids (1)	0.87 **a** (0.17)	0.03 **b** (0.01)	0.55 **a** (0.08)	0.06 **b** (0.02)	0.07 **b** (0.02)	0.22 **b** (0.14)
No. forficulids (1)	0.21 **a** (0.04)	0.36 **a** (0.05)	0.26 **a** (0.05)	0.24 **a** (0.04)	0.29 **a** (0.05)	0.31 **a** (0.06)
No. Hemiptera bugs (1)	0.14 **a** (0.02)	0.06 **b** (0.02)	0.15 **a** (0.04)	0.05 **b** (0.02)	0.05 **b** (0.01)	0.05 **b** (0.02)
No. spiders (1)	0.13 **a** (0.03)	0.06 **a** (0.02)	0.05 **a** (0.01)	0.03 **a** (0.01)	0.06 **a** (0.01)	0.03 **a** (0.01)
No. parasitoids (1)	0.40 **b** (0.10)	0.22 **b** (0.06)	1.55 **a** (0.38)	2.09 **a** (0.52)	1.21 **a** (0.51)	1.71 **a** (0.42)
% Parasitism rate	0.80	0.77	3.00	5.49	3.27	3.07

The first two and last sampling dates were excluded from calculations and statistical comparison analyses that were restricted to 7 sampling dates in order to standardize the data.

Values followed by different letters within the same row represent the significant differences based on ANOVA and Kruskal-Wallis tests with a 5% significance level.

(1) Mean (± standard error) per shoot.

(2) Mean (± standard error) per date (50 shoots).

3.2. Effect of netting on the RAA infestation rate

At the colonization phase (17 April 2009), the number of RAA colonies was significantly lower in the MNP and SNP compared to the ANP (not yet netted) and WNP (F = 12.392; df = 3; P < 0.0001) (Fig. 22). The rate of RAA infestation on trees in the ANP was significantly lower than those observed in the other three plots at the peak phase (5 May) (F = 8.697; df = 3; P = 0.005) (Fig. 22). During the scarcity phase (2 June), the infestation rate was significantly lower in all netted plots compared to the uncovered control (F = 8.699; df = 3; P = 0.005) (Fig. 22), confirming that the RAA infestation began to decline sooner, as previously mentioned, in the netted plots (Fig. 21).

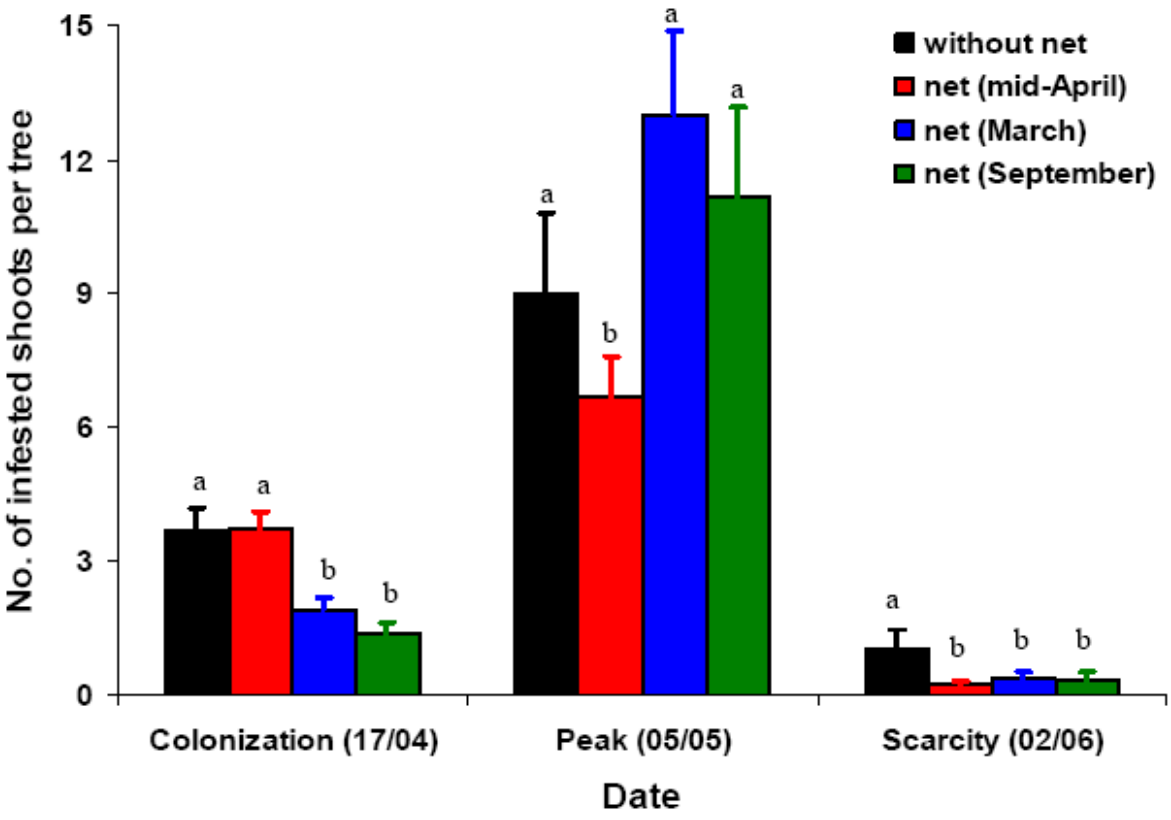


Fig. 22. Number of shoots infested by rosy apple aphid (RAA) (mean per tree + standard error) in each of the four studied plots at three dates coinciding with the colonization, peak and scarcity phases of RAA infestation in spring 2009. Different letters indicate significant differences at the 5% significance level (each date tested separately).

3.3. Effect of netting on ant population dynamics

The nets led to a highly significant and pronounced reduction in the total ant abundance on the marked shoots, especially in the ANP which had the lowest ant abundance (F = 12.018; df = 3; P < 0.0001) (Tab. 15). Ant abundance in the WNP in 2008 was 12.8-fold

higher than in the ANP. In 2009, ant abundance in the WNP was 9.4-, 2.3- and 1.8-fold higher than in the ANP, MNP and SNP, respectively. There was no significant difference in ant densities between the two study years for either plot (F = 1.048; df = 1; P = 0.307), and no significant interaction between plot and year was detected (F = 0.237; df = 1; P = 0.626).

Regarding ant population dynamics (Fig. 21), significant differences were observed between covered and uncovered plots just after netting on 21 (F = 1.699; df = 1; P = 0.005) and 28 (F = 6.816; df = 1; P = 0.010) April in 2008 and 22 (F = 6.492; df = 3; P = 0.0003) and 29 (F = 3.339; df = 3; P = 0.020) April in 2009. In addition, the ant abundance in the WNP was significantly higher than that in the MNP and SNP on 8 April (F = 3.675; df = 3; P = 0.013) just before the net was removed for one week to allow pollination (Fig. 21). In both years, from 5 May until RAA extinction, the differences were not significant among plots and the ant abundance was too low on the marked shoots (Fig. 21).

3.4. Effect of netting on NE and ANE population dynamics

The abundance and richness of NE and ANE was significantly higher on the marked shoots in the uncovered control compared to those in the netted plots (Tab. 15). In general, these two parameters were not significantly different among netting plots (Tab. 15). The abundance and richness of NE did not differ significantly between years in the same plot (NE abundance: (F = 1.601; df = 1; P = 0.207), NE richness: (F = 0.138; df = 1; P = 0.713)), and no significant interaction between plot and year was detected. In contrast, the differences were highly significant among plots (NE abundance: (F = 7.207; df = 3; P < 0.0001), NE richness: (F = 18.358; df = 3; P < 0.0001)) (Tab. 15). These differences were still highly significant among plots when we compared the abundance and richness of ANE alone (ANE abundance: (F = 22.149; df = 3; P < 0.0001), ANE richness: (F = 17.554; df = 3; P < 0.0001)). No interaction between plot and year was detected. ANE abundance differed significantly between years in the ANP (F = 16.674; df = 1; P < 0.0001), whereas the ANE richness did not (F = 1.503; df = 1; P = 0.228) (Tab. 15). In 2008 the total abundance of NE and ANE in the WNP increased by 100.32 and 66.06%, respectively, compared to the ANP. In 2009, NE and ANE in the WNP increased by (15.83 and 130.74), (60.72 and 106.99) and (26.79 and 98.94%) compared to the ANP, MNP and SNP, respectively.

3.4.1. Effect of netting on parasitoid population dynamics

Parasitoids (adults and mummies) represented 11.93, 32.14, 10.41, 41.20, 56.59 and 63.03% of the total of NE at all life-stages counted in the WNP (2008 and 2009), ANP (2008 and 2009), MNP (2009) and SNP (2009), respectively (Tab. 16). Parasitoid population dynamics on the marked shoots is shown in Fig. 23. Throughout the study period, there were no significant differences in parasitoid abundance among plots of the same year, with the exception of 26 May 2008 (Fig. 23). The total parasitoid abundance did not differ significantly among plots (F = 1.033; df = 3; P = 0.378) and the interaction was not significant (Tab. 15). Interestingly, parasitoid abundance was especially higher in 2009 compared to 2008 (F = 14.068; df = 1; P = 0.0002) (Tab. 15). Overall parasitism rates were very low (Tab. 15).

Tab. 16. Total abundance (pooled shoots and dates) of predators and parasitoids of rosy apple aphid (RAA) according to taxonomic group and life-stage throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot).

Order	Family	Life stage	2008		2009			
			WNP	ANP	WNP	ANP	MNP	SNP
Diptera	Syrphidae	Eggs	345	146	56	47	43	16
		Larvae	244	194	194	118	113	109
		Pupae	4	34	10	9	10	11
		Adults	1	-	-	-	-	-
	Cecidomyiidae	Larvae	2	-	10	-	-	-
	Chamaemyiidae	Larvae	3	-	-	-	-	-
Coleoptera	Coccinellidae	Eggs	114	-	12	5	-	42
		Larvae	160	8	160	9	21	32
		Pupae	33	1	33	6	1	2
		Adults	8	3	4	2	1	1
	Cantharidae	Adults	38	-	21	-	-	-
	Staphylinidae	Adults	5	1	2	-	-	-
Hemiptera	Anthocoridae	Nymphs	8	11	10	3	-	-
		Adults	12	8	9	-	-	-
	Miridae	Nymphs	4	2	20	11	12	10
		Adults	24	-	19	2	4	7
	Nabidae	Adults	4	-	-	-	-	-
Neuroptera	Chrysopidae	Eggs	6	-	1	-	-	-
		Larvae	6	9	12	3	-	-
		Pupae	1	5	5	1	-	-
		Adults	3	-	-	-	-	-
	Hemerobiidae	Larvae	-	-	2	-	-	-
Dermaptera	Forficulidae	Nymphs	69	123	70	73	78	88
		Adults	14	19	29	11	23	22
Hymenoptera	Braconidae	Mummies	175	74	627	730	425	598
		Adults	6	3	1	-	-	2
Araneae		Juvenile	-	-	-	-	-	1
		Adults	47	22	19	12	20	11
Total			1336	663	1326	1042	751	952

The first two and last sampling dates were excluded from calculations which were restricted to 7 sampling dates in order to standardize the data.

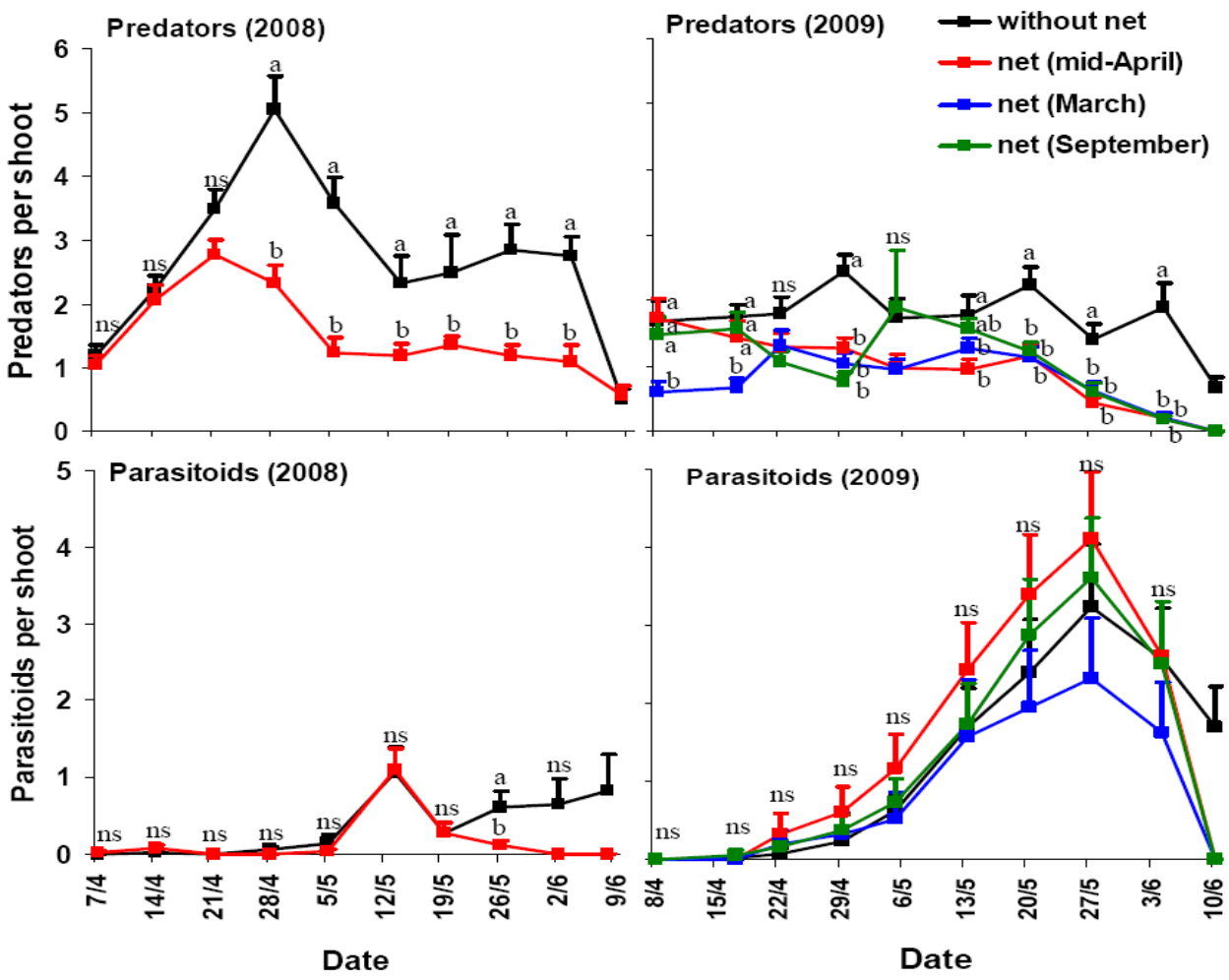


Fig. 23. Temporal evolution of the abundance of predators and parasitoids for all life-stages (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. Different letters indicate significant differences at the 5% significance level (ns ($P > 0.05$) = non-significant) (each date tested separately). The last sampling date was excluded from the statistical analysis.

During the two study years, a total of 127 and 370 hymenopteran parasitoid adults (21.35 and 54.41% of all NE specimens identified) emerged from 160 and 270 colonies, thus averaging 0.78 and 1.37 parasitoid per collected colony, manually sampled in the uncovered and covered plots respectively (Tab. 17). Primary parasitoids of the Braconidae family represented 57.48 (uncovered) and 60.81% (covered) of all parasitoids reared. Others were hyperparasitoids at 42.52 and 39.19% in the uncovered and covered plots, respectively (Tab. 17). No marked differences in the specific composition of parasitoids among the covered and uncovered plots were found. In general, three Braconid genera were reared from the mummies collected: *Ephedrus* sp. (89.26% of all primary parasitoids recorded), *Aphidius* sp. (8.05%) and *Lysiphlebus* sp. (2.68%). Three hyperparasitoid families were also recorded: Pteromalidae (93.47% of all hyperparasitoids recorded), Megaspilidae (4.02%) and Cynipidae (2.51%), (Tab. 17).

Tab. 17. Species composition and abundance of the natural enemies (NE) sampled in the 430 rosy apple aphid (RAA) colonies (destructive samplings, pooled shoots and dates) throughout spring in 2008 and 2009 in the four plots (WNP: without net plot, ANP: mid-April netting plot, MNP: March netting plot and SNP: September netting plot).

Order	Family	Species	2008		2009			
			WNP	ANP	WNP	ANP	MNP	SNP
Diptera	Syrphidae	*Epistrophe eligans* Harris	-	-	1	1	1	1
		Episyrphus balteatus De Geer	16	17	22	20	18	17
		Eupeodes luniger Meigen	5	2	4	1	1	2
		Meliscaeva auricollis Meigen	1	-	-	-	-	-
		Pipiza luteitarsis Zetterstedt	-	-	5	-	-	1
		Syrphus ribesii L.	-	-	-	2	1	2
		Syrphus vitripennis Meigen	4	10	1	2	3	1
	Cecidomyiidae	*Aphidoletes aphidimyza* Rondani	14	-	-	-	-	1
Coleoptera	Coccinellidae	*Adalia bipunctata* L.	15	-	18	-	-	-
		Adalia decempunctata L.	63	-	4	1	-	-
		Coccinella septempunctata L.	1	-	3	-	-	-
		Harmonia axyridis Pallas	23	-	49	-	-	-
		Oenopia conglobata L.	31	1	-	4	1	1
		Propylea quatuordecimpunctata L.	1	-	1	-	-	-
		Scymnus apetzoides Capra & Fürsch	-	-	-	1	-	-
		Scymnus mediterraneus Iablo.-Khnzo.	-	1	-	1	1	-
		Scymnus rubromaculatus Goeze	-	2	-	2	-	1
		Scymnus subvillosus Goeze	-	3	-	-	2	2
	Cantharidae	*Cantharis livida* L.	2	-	4	-	-	-
		Rhagonycha fulva Scopoli	21	3	2	-	-	-
	Staphylinidae	*Philonthus* sp.	-	-	2	-	-	-
		Staphylinus cyaneus Paykull	-	-	1	-	-	-
Hemiptera	Anthocoridae	*Orius* sp.	-	1	-	-	-	-
	Lygaeidae	*Beosus erythropterus* Brullé	-	-	1	-	-	-
	Miridae	*Atractotomus mali* Meyer-Dür	2	2	6	3	2	2
		Deraeocoris punctulatus Fallén	4	3	18	8	10	9
		Deraeocoris punctum Rambur	6	5	4	-	-	-
		Deraeocoris ruber L.	11	1	7	5	3	3
		Heterotoma merioptera Scopoli	-	-	1	-	1	-
		Pilophorus perplexus Douglas & Scott	2	-	5	2	2	4
	Rhopalidae	*Rhopalus tigrinus* Schilling	-	-	1	-	-	-
Neuroptera	Chrysopidae	*Chrysopa pallens* Rambur	-	1	1	-	-	-
		Chrysoperla carnea Stephens	5	1	3	2	3	-
	Hemerobiidae	*Hemerobius* sp.	3	2	1	-	-	-
Raphidioptera	Raphidiidae	*Raphidia* sp.	-	-	1	-	-	-
Dermaptera	Forficulidae	*Forficula auricularia* L.	24	31	29	24	17	16
		Forficula pubescens Gené	3	2	-	2	-	1
Hymenoptera	Braconidae	*Aphidius* sp.	5	3	-	2	11	3
		Ephedrus sp.	46	96	17	36	53	18
		Lysiphlebus sp.	5	1	-	-	2	-
	Cynipidae	Unidentified	1	3	-	1	-	-
	Megaspilidae	Unidentified	-	6	-	2	-	-
	Pteromalidae	Unidentified	46	124	7	4	2	3
Araneae	Linyphiidae	*Linyphia tenuipalpis* Simon	-	-	1	-	-	-
	Miturgidae	*Cheiracanthium erraticum* Walckenaer	-	-	9	3	3	2
	Philodromidae	*Philodromus aureolus* Clerck	-	-	1	-	-	-
		Philodromus cespitum Walckenaer	-	-	1	-	-	-
	Salticidae	*Evarcha arcuata* Clerck	1	-	-	-	-	-
	Theridiidae	*Steatoda bipunctata* L.	-	-	1	-	-	-
	Thomisidae	*Oxyptila praticula* C.L. Koch	-	-	-	2	-	-
		Synaema globosum Fabricius	-	-	1	1	-	-
		Thomisus onustus Walckenaer	-	-	1	-	-	-
Total specimens of NE			361	321	234	132	137	90
Number of colonies collected			90	90	70	60	60	60
Ratio (NE per colony)			4.01	3.57	3.34	2.20	2.28	1.50
Ratio (predator per colony)			2.87	0.98	3.00	1.45	1.15	1.10
Ratio (parasitoid per colony)			1.14	2.59	0.34	0.75	1.13	0.40

3.4.2. Effect of netting on predator population dynamics

The total abundance of predators was significantly different among plots (F = 22.230; df = 3; P < 0.0001) and between years (F = 48.704; df = 1; P < 0.0001) but no significant interactions was found between plot and year. The predator abundance was higher on uncovered compared to netted trees (Tab. 15). Predators were significantly more abundant in the WNP compared to the ANP from the end of April (peak phase) until early June (extinction phase) in the two study years, except for 5 May 2009 (Fig. 23). Predators were also significantly more abundant in the WNP than in the MNP except on two dates (22 April and 5 May 2009) (Fig. 23). Predator populations in the WNP were also significantly higher than those in the SNP for four dates (29 April and from 20 May onwards) (Fig. 23). Interestingly in 2009, the differences were not significant among netting plots with the exception of the first two sampling dates on which the MNP had the lowest predator population; 8 (F = 4.218; df = 3; P = 0.006) and 17 April (F = 4.729; df = 3; P = 0.003) (Fig. 23).

Tab. 16 shows the composition of the NE community recorded on the marked shoots, which was similar in the two study years. Twelve families of predatory insects were found in the uncovered control but only seven were identified in the netting plots (Tab. 16). No predacious midges (Cecidomyiidae), aphid flies (Chamaemyiidae), soldier beetles (Cantharidae), predacious bugs (Nabidae) and brown lacewing (Hemerobiidae) families were recorded in the netting plots. In addition, rove beetles (Staphylinidae), predacious bugs (Anthocoridae) and green lacewing (Chrysopidae) families were only found in the ANP (Tab. 16). Thus, only predacious insect families belonging to the syrphids (Syrphidae), coccinellids (Coccinellidae), earwigs (Forficulidae) and predacious bugs (Miridae) and the spider order (Araneae) were found in all studied plots (Tab. 16). Netting significantly reduced the total number of predacious Hemiptera bugs (F = 8.660; df = 3; P < 0.0001) (Tab. 15). In contrast, there was no significant difference in spider abundance among plots (F = 2.603; df = 3; P = 0.052) (Tab. 15). However, the abundance of these groups appeared relatively low when compared to syrphids, coccinellids and earwigs (Tab. 16). These three families were the most abundant predators in the WNP (Tab. 16), representing 85.89 and 81.38% of the total predators at all life-stages in 2008 and 2009, respectively. In contrast, in the netting plots the syrphids and earwigs were the most abundant predators (Tab. 16), representing 88.06, 82.69, 81.90 and 70.09% of total predators at all life-stages in the ANP (2008 and 2009), MNP (2009) and SNP (2009), respectively. Predation by these prevailing groups followed a specific temporal sequence: syrphids clearly arrived first throughout the first month of the RAA infestation, followed by coccinellids and earwigs (Fig. 24).

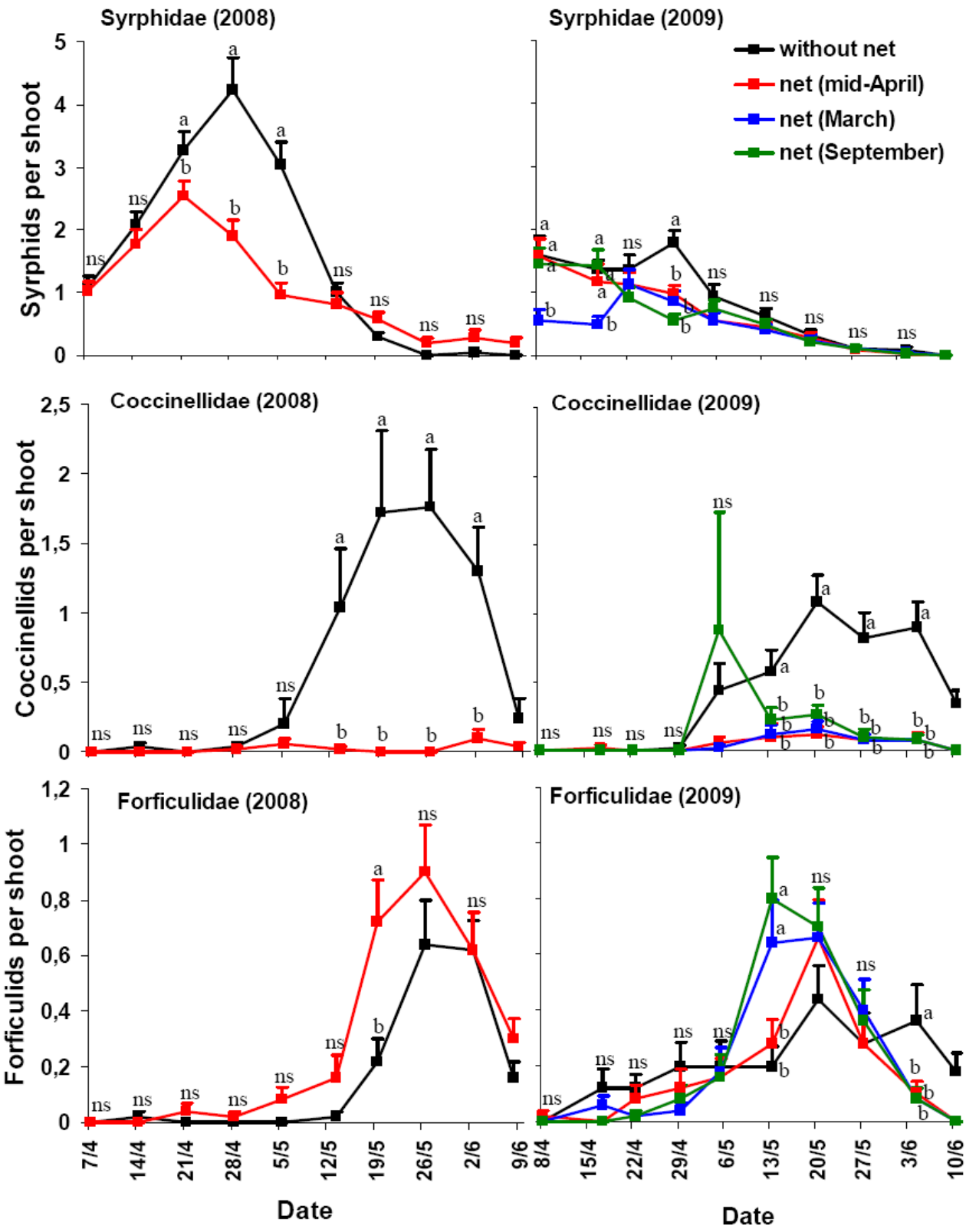


Fig. 24. Temporal evolution of the abundance of the three major predator groups (Syrphidae, Coccinellidae and Forficulidae) for all life-stages (mean per infested shoot + standard error) throughout spring in 2008 and 2009 in the four studied plots. Different letters indicate significant differences at the 5% significance level (ns ($P > 0.05$) = non-significant) (each date tested separately). The last sampling date was excluded from the statistical analysis.

The total syrphid abundance was significantly different among plots (F = 9.289; df = 3; P < 0.0001) and between years (F = 67.609; df = 1; P < 0.0001) but no significant interactions were found between plot and year. Significantly fewer syrphid individuals were present in the netting plots when installed in the same year (Tab. 15). The abundance of Syrphidae in the WNP was significantly higher during the RAA peak phase in 2008 (21, 28 April and 5 May) and in 2009 (29 April) (Fig. 24). Furthermore, the MNP had the lowest syrphid population on 8 and 17 April 2009 (Fig. 24). Interestingly, the coccinellid abundance was significantly higher in the uncovered control compared to any netting plots (F = 57.034; df = 3; P < 0.0001) with no significant effect of date or plot*date interaction (Tab. 15). These differences were evident in both years (P < 0.0001) when the coccinellid abundance of covered and uncovered plots was compared starting from mid-May (Fig. 24). Earwig total abundance was not affected by netting (F = 1.514; df = 3; P = 0.211), and date and the plot*date interaction showed no significant effect (Tab. 15). Earwig abundance did not differ significantly between covered and uncovered plots, except on some dates (19 May 2008, 13 May and 4 June 2009) (Fig. 24).

Throughout the two year period, a total of 468 and 310 predators were collected by destructive sampling of 160 and 270 RAA colonies (i.e., 2.93 and 1.15 predators per colony) from the uncovered and covered plots, respectively. Thirty-nine and 29 species belonging to 18 and 11 families and seven and six orders were sampled in the uncovered and covered plots, respectively (Tab. 17). The major groups were Coccinellidae (44.66 and 7.74% of all predators recorded in the uncovered and covered plots, respectively, pooled across the two study years), Syrphidae (12.61 and 33.23%), Forficulidae (11.97 and 30.00%), Hemiptera bugs (14.53 and 21.29%), Cantharidae (6.20 and 0.97%), spiders (3.42 and 3.55%), Neuroptera (2.78 and 2.90%), Cecidomyiidae (2.99 and 0.32%), Staphylinidae (0.64 and 0.00%) and Raphidioptera (0.21 and 0.00%), (Tab. 17). A total of ten species of Coccinellidae were recorded in this study, six of which were recorded in the uncovered control. The most common were *Harmonia axyridis* Pallas (34.62% of all coccinellids recorded in the uncovered control) and *Adalia decempunctata* L. (32.21%). Interestingly, all the 24 coccinellids (six species) collected under the nets were small sized species, mainly *Scymnus* spp. (66.67% of all coccinellids recorded in the netting plots) (Tab. 17). Among the seven syrphid species identified, six were recorded in the uncovered plots and five species were sampled in covered plots. The most abundant was *Episyrphus balteatus* De Geer (64.41 and 69.90% of all syrphids recorded in the uncovered and covered plots, respectively) (Tab. 17). The earwigs collected included two species: *Forficula auricularia* L. (94.64 and 94.62% of all

forficulids recorded in the uncovered and covered plots, respectively) and *F. pubescens* Gené (Tab. 17). Among the total of nine species of predacious Hemiptera bugs that were identified, eight and seven species were found in the uncovered and covered plots, respectively. *Deraeocoris* spp. was the most abundant bug genus (Miridae family), representing 73.53 and 71.21% of all predacious bugs recorded in the uncovered and covered plots, respectively (Tab. 17). Among the nine spider species that were recorded, *Cheiracanthium erraticum* Walckenaer (Araneae: Miturgidae) was the dominant species, at 56.25 and 72.73% of the total individuals belonging to eight and three spider species caught in the uncovered and covered plots, respectively (Tab. 17).

3.5. Effect of netting on the natural regulation of RAA

The evolution of the RAA colonies with (at least one) and without ANE (per marked shoot) in the covered and uncovered plots is shown in Fig. 25.

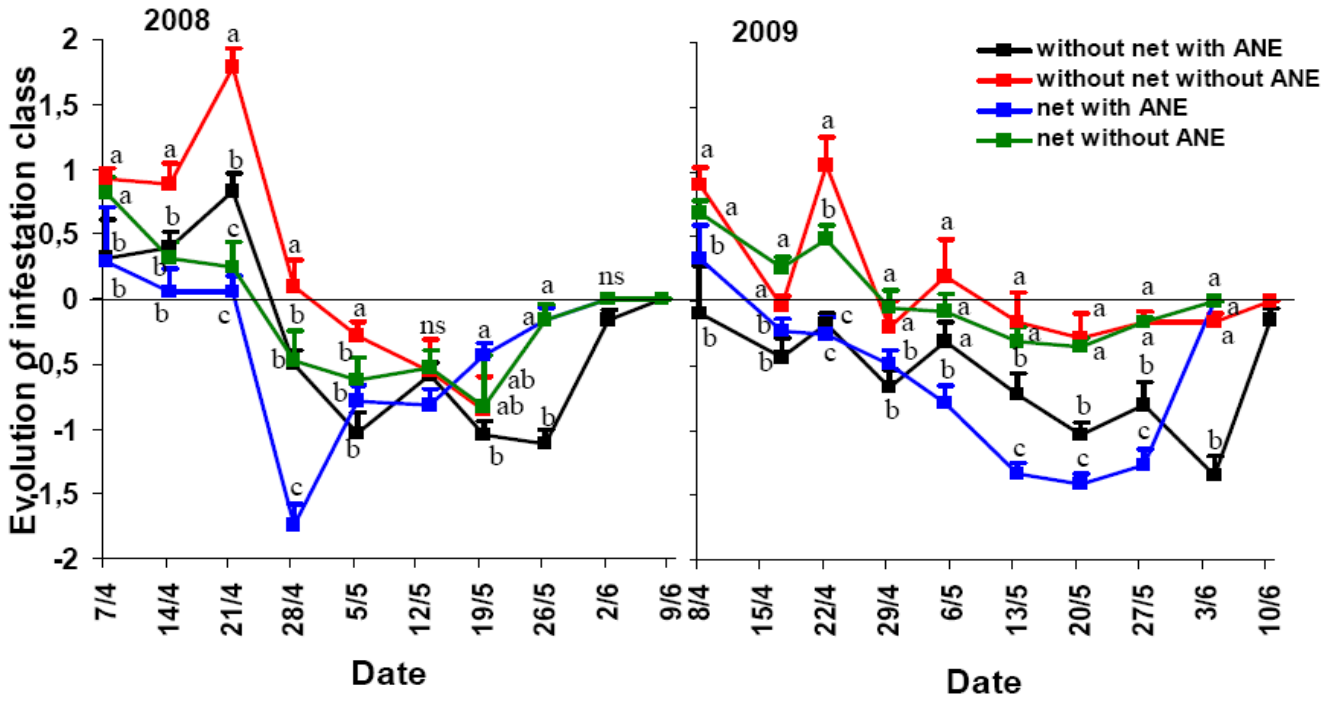


Fig. 25. Temporal evolution in the infestation class of rosy apple aphid (RAA) (mean + standard error) with and without at least one active natural enemy (ANE) in the covered and uncovered plots throughout spring in 2008 and 2009. The presence or absence of ANE was always checked at the first of two sampling dates. Different letters indicate significant differences at the 5% significance level (ns ($P > 0.05$) = non-significant) (each date tested separately). Dates with a number of data inferior to 5 and the last sampling date were excluded from statistical analysis.

Throughout the study period, RAA numbers were generally more highly regulated under nets and in the presence of ANE. However on three sampling dates regulation was more pronounced in conditions without nets but with ANE present (Fig. 25). These three dates were in the natural extinction phase on 19 and 26 May 2008 and 4 June 2009 (Fig. 25). Furthermore, the evolution of the RAA colonies was significantly impeded by the presence of ANE (in combination with the netting factor) particularly in 2009 when the differences were large and significant for all observation dates (Fig. 25). The direct negative effect of nets (in the absence of ANE) on the development of RAA infestation classes was more obvious in 2008 compared to 2009 (Fig. 25). In 2008 (after tree netting), the differences (compared to covered plots with no ANE (direct effect of nets)) were generally not significant between covered and uncovered plots in the presence of ANE. Differences were significant without ANE in the uncovered control, except on two dates: 13 May and 2 June (Fig. 25). In 2009, the opposite results were obtained, i.e., the differences were significant between covered and uncovered plots with ANE and not significant with uncovered plots without ANE except on 21 April (Fig. 25).

4. Discussion

4.1. Effect of netting on the RAA and associated arthropod communities

When considering the marked shoots initially colonized by RAA, the RAA population was significantly smaller in netted compared to uncovered plots, with the exception of the SNP where RAA abundance was similar to that observed in the uncovered control. Furthermore, when considering the RAA infestation rate, netting the trees before the springtime development of the aphids (MNP and SNP) reduced the number of colonies in early spring as well as the duration of the RAA infestation. The best reduction in RAA abundance and infestation rate was observed when nets were closed during their development phase (ANP), coinciding with netting trees for controlling populations of *C. pomonella* in south-eastern France conditions. The nets also significantly reduced the total abundance of ants, especially in the ANP. Finally, this study revealed that netting has a significant negative influence on the abundance and richness of NE and ANE. This detrimental effect was obvious for predator communities, especially coccinellids, but not for parasitoids. Overall, netting the

apple trees had a direct negative effect on the development of RAA colonies especially in the presence of at least one ANE.

Because many factors interact under natural conditions, it is difficult to determine the real effect (direct or indirect) of exclusion nets on the sole basis of field observations. Thus, we chose to study the weekly changes in the arthropod populations on the same 50 marked shoots infested by RAA to gain information regarding the temporal dynamics of the system. Different hypotheses may be proposed to explain differences in the development of RAA populations among plots. These differences may be related to the effect of nets not only on arthropod communities (ant and NE) but also on factors such as orchard microclimate, tree characteristics, bee pollination, as well as some technical factors such as net mesh size.

4.2. Hypotheses not related to arthropod communities

These factors were not investigated in our study but numerous previous studies reported on various aspects of the general effects of nets. Surprisingly, these studies generally indicated that the nets had only moderate or negligible effects on: temperature (±1 ºC) and relative humidity with an increase of 4±2% within the canopy (Vercammen, 1999; Crété et al., 2001; Iglesias and Alegre, 2006; Kührt et al., 2006); plant architecture parameters (e.g., leaf area) (Kührt et al., 2006); and tree vigor (Iglesias and Alegre, 2006). In contrast, nets were found to decrease the amount of light (10-50%) received by the canopy (Giulivo and Ponchia, 1978; Vercammen, 1999; Crété et al., 2001; Dussi et al., 2005; Iglesias and Alegre, 2006; Jakopic et al., 2007). Since light can induce the appearance of alatae formation (Bonnemaison, 1959; Blommers et al., 2004), reduced light due to nets could partially explain the earlier appearance of winged RAA and thus the earlier migration which was observed.

Volz et al. (1996) showed that netting trees during the early blossom period caused a low level of insect pollination (mainly by bees) and could finally result in a loss of total tree productivity. Although, net removal to allow pollination may have altered our initial objectives, especially for the MNP, in which we aimed to study the direct effect of netting on the RAA population with the minimum number of NE net removal for one week, did not affect the expected reduction in NE.

Despite the efficiency of nets in controlling pests (e.g., Orts et al., 2002) (physical barrier, visual disturbance, etc.) and the disruption they probably cause to the aphids' visual plant host finding behavior (e.g., Kennedy et al., 1961), unexpectedly in the SNP RAA populations were similar to that in the WNP. Five assumptions may explain this observation:

(i) some migration occurred before the trees were netted; (ii) only a few eggs, laid by some sexual individuals which succeeded in going through the net, were sufficient to build up a large RAA population in the following spring; (iii) the physical barrier was ineffective in preventing the movement of sexual RAA individuals through the nets (mesh size: 3×7.4mm); (iv) aphids do not necessarily need visual cues (Kennedy et al., 1961) to find a host in the field and these can be replaced by olfactory cues (volatiles and plant odours) (Nottingham et al., 1991; Hori, 1999); (v) the net might have had a positive effect on the overwintering RAA population by protecting it from the hard conditions of winter.

4.3. Hypotheses related to arthropod communities

4.3.1. Ants

Ant abundance was much higher in the uncovered control compared to the netted plots, especially in the ANP. A temporal correlation was observed between RAA and ant abundance in the unprotected trees early in the season at a critical date for the establishment of RAA colonies (Blommers, 1999; Wyss et al., 1999b; Brown and Mathews, 2007). Thereafter, the low numbers of ants may have been due to the presence of other resources (e.g., green apple aphids) which are more active and thus attractive for ants. Studies based on ant exclusion demonstrated that RAA colonies on ant-attended trees were more successful (Stewart-Jones et al., 2008). This is also consistent with another study which showed that the abundance of RAA early in the season was 30% higher on trees attended by ants (Wyss et al., 1999b). The association between ants and aphids is well known to be of mutual benefit; ants benefit from access to honeydew and aphids benefit mainly from the improved colony hygiene and defence against NE (Völkl, 1992; Stadler and Dixon, 1999). Thus reducing the ant population can be a highly effective method for controlling aphid infestations, especially in newly-planted orchards where shoot and apple damage can be serious (Lathrop, 1928; Stewart-Jones et al., 2008). The netting technique can therefore be considered as a promising tool in the development of new Integrated Pest Management (IPM) strategies aiming at disrupting the ant-RAA relationship.

4.3.2. Parasitoids

Two assumptions may explain the lack of influence of the nets on parasitoid abundance: (i) the net was probably not a physical barrier to prevent small-sized NE from entering the colonies; (ii) the endoparasitoid *Ephedrus* sp. prob. *persicae* Froggatt which was

dominant in this study and is the dominant species in Europe (Bribosia et al., 2005a), enters diapause in RAA mummies before its diecious host has completely left the apple trees. Thus the diapause-emerging adults already present on the apple trees can parasitize the new RAA colonies in the following spring (Starý, 1975). Besides this early diapause behavior (which limits the control of RAA populations by this parasitoid), high levels of hyperparasitism (here representing about 40%) and intraguild predation (previously described in orchard aphid colonies (Meyhöfer and Klug, 2002)) are possible factors explaining the low parasitism rates (0.80-5.49%) found in this study. Nevertheless, these parasitism levels were higher than those found in other studies, which reported the absence of mummies or their very low rate in RAA colonies (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008). As temperature is known to favor parasitism (Starý, 1970, 1975), the significant difference in parasitism levels between the two study years may be due to higher temperatures recorded in 2009, during the RAA infestation, compared to 2008.

4.3.3. Predators

The significant differences in abundance and richness of NE and ANE observed between uncovered and covered plots were mostly due to predator arthropods. Half of the predator groups were not recorded under nets and those groups, which were only present in the uncovered control, appeared in low abundance. The difference in abundance of three predacious groups is noteworthy. Syrphidae, Forficulidae and Coccinellidae were the most abundant groups in this study, with the exception of Coccinellidae in netted plots. These predators attacked the RAA colonies in a temporal sequence: Syrphids arrived early during the first month of RAA development, followed by coccinellids and then earwigs. The guild composition of NE and its sequential arrival is in partial agreement with the findings of other authors (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Stewart-Jones et al., 2008).

Syrphid abundance was significantly lower in netted compared to uncovered plots. Syrphids, mainly dominated by *E. balteatus*, were probably the most efficient in reducing the RAA colonies under natural conditions. Indeed syrphids were the only prevailing group present at the key period for RAA in orchards. Their abundance peaked almost simultaneously with the RAA peak phase (±1 week). Other NE groups, especially coccinellids and earwigs were not as efficient due to their late arrival in the RAA lifecycle. This period, early in spring, before flowering, leaf curling colonies and the beginning of rapid RAA reproduction, is the crucial period for controlling RAA populations, because aphid damage is still limited (Blommers, 1999; Wyss et al., 1999b; Brown and Mathews, 2007). In addition to

the early timing of their arrival and abundance, other characteristics such as the low mobility of their larvae and the high selectivity of adults for oviposition (Sadeghi and Gilbert, 2000a; Scholz and Poehling, 2000) make syrphids the most promising biological control agents of RAA.

The striking difference among predator groups in this study was the very weak representation of coccinellids in netting plots. The physical barrier allowed only small-sized ladybeetles (mainly *Scymnus* spp.) to go through the net. In addition, it is known that factors affecting coccinellid offspring mortality can play an important role in the assessment of aphid patch suitability by coccinellid females and it is likely to drive the evolution of oviposition behavior (Hemptinne et al., 1993; Rieger et al., 2004; Pettersson et al., 2005). By creating a complex environment, the nets may also affect foraging behavior, by decreasing the searching area suitable for egg laying. Thus, females may have preferred unprotected compared to netted trees if the former represented an optimal ovipositional site.

The total abundance and population dynamics of earwigs was not influenced by the nets. The dominance of earwig predators, mainly *F. auricularia*, may be related to curled apple leaves caused by RAA (Forrest and Dixon, 1975), which provide a shelter to these nocturnal insects during the day (Sauphanor et al., 1993). These shelters favor the earwig aggregation in rolled leaves, which is accentuated by the emission of a volatile aggregation pheromone (Walker et al., 1993). This can convert the generalist diet of this predator to a more specialist one based on RAA preys. The presence of curled leaves crowded with earwigs is likely to influence RAA regulation since this predator is well-known to be a voracious predator of apple aphids (e.g., Carroll and Hoyt, 1984a).

4.4. Effect of netting on the natural regulation of RAA

This field study provided good evidence that the development of RAA populations is negatively and significantly affected by the presence of at least one ANE. However, as previously mentioned by other authors (Wyss, 1995; Blommers, 1999; Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007) these natural populations of aphid enemies are generally insufficient to control RAA damage since the infestation rate remained very high. One study in Romania did claim that the abundance of NE (mainly *E. balteatus* and *Coccinella septempunctata* L. in spring) reduced RAA populations so that no chemical control was needed (Trandafirescu et al., 2004). In the present study, the best regulating effect on the RAA population was observed with both nets and ANE. Thus our results suggest that

even though the abundance and richness of ANE (or NE) were significantly decreased by the nets, this physical barrier, which imprisons the NE, increased and improved their regulation effects. Similar to greenhouse conditions (e.g., van Lenteren, 2000), the nets may offer conditions where the release of ANE may be successful for controlling pests. This approach deserves further investigation to study its feasibility for RAA control.

5. Conclusions

This study which was carried out in an insecticide-free environment showed that Alt'Carpo nets can reduce the infestation rate and population dynamics of RAA when closed in early spring, i.e., at the initial RAA development phase. In addition, because when the nets were closed before the appearance of RAA, the number of RAA colonies present decreased in early spring, this provides apple growers with greater opportunities to efficiently manage RAA using both nets and other organically accepted control techniques. Interestingly, the nets also reduced the duration of RAA infestation by seven to ten days. Although nets had a negative impact on the abundance and richness of NE and ANE, development of RAA colonies was significantly impeded when nets and at least one ANE were present, even if this effect was not sufficient to prevent damage at the plot scale. These promising findings open the way for the adoption of combined physical and biological control methods. This combination will remain a friendlier solution to the environment and human health compared to the combination of physical and chemical controls proposed by Martin et al. (2006, 2010), using insecticide-treated nets to cover vegetable crops. Additionally, as confined places, netted orchards may enable the efficient use of NE augmentative releases. For this purpose, syrphid and earwig predators were identified in the present study as the best candidates for controlling RAA. The augmentative release of *E. balteatus* and *F. auricularia*, which are the most represented species in these two NE groups, deserves further investigation. Early spring release, when aphid populations begin to build up and before leaf curling, may be optimal, taking into consideration that the lower developmental threshold of RAA was estimated to be 4.0 °C (Graf et al., 2006).

Acknowledgements

We would like to thank Odile Mascle for valuable technical assistance in the orchards. We thank Sylvaine Simon for providing generous scientific advice. We are also grateful to René Rieux and Jean-Pierre Sarthou for indispensable help in the identification of some natural enemy families. Thanks as well to the UEEAA team led by Estelle Esbérard for technical help in the INRA orchard.

Chapitre 3

Étude en conditions contrôlées du pouvoir régulateur de deux prédateurs (*F. auricularia* et *E. balteatus*) et de leurs interactions possibles

En vertu de leur précocité (*E. balteatus*) et de leur abondance (*F. auricularia* et *E. balteatus*) dans les colonies de *D. plantaginea* observées dans les chapitres 1 et 2, les syrphes et les forficules apparaissent comme de bons candidats pour la régulation de *D. plantaginea*. Il est cependant difficile voire impossible de mesurer avec précision les réelles performances des prédateurs *in situ* (l'efficacité mesurée dans le premier chapitre ne permettait pas de distinguer les prédateurs). Les informations relatives à leur efficacité en lutte biologique concernant ces deux candidats, qui pourront être utiles ultérieurement dans le développement des modèles de prédation vis-à-vis *D. plantaginea*, sont peu abondantes et a priori dépendent de plusieurs facteurs (température, densité proie, stade de proie et de prédateur, interactions possibles positives ou négatives, etc.). Ce chapitre vise donc à déterminer, en conditions contrôlées, l'efficacité de ces deux prédateurs dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* pendant la phase initiale de sa croissance démographique. D'une part, dans de nombreuses études, le rôle du prédateur généraliste (forficule) a été souvent sous-estimé car il a une activité nocturne et celui du prédateur spécialiste (syrphe) a encore été assez peu documenté. D'autre part, même s'il est souvent affirmé que la biodiversité des prédateurs est favorable à la régulation, il convient cependant de vérifier qu'il n'y ait pas d'interaction négative entre ces deux auxiliaires. Un tel phénomène augmente en général dans le cas de la présence de prédateurs généralistes qui sont capables de et/ou enclins à dévorer les jeunes larves de plusieurs proies, y compris des autres auxiliaires. Deux études sont présentées dans ce chapitre utilisant deux dispositifs différents: (i) une étude de la voracité d'un individu de chaque prédateur seul ou en combinaison (deux stades larvaires testés pour chacun) a été réalisée avec cinq densités de *D. plantaginea* (deux stades larvaires testés) sur une feuille isolée de plantain dans une boite de Petri en fonction de trois températures. (ii) une étude de l'évolution des colonies de *D. plantaginea* (5 niveaux d'infestation) sur des pommiers en pots en absence ou en présence d'un ou de deux prédateurs en introduisant la forficule (un seul stade) à trois moment différents (3 stades différents de syrphes).

A) Predation potency and intraguild interactions between generalist (*Forficula auricularia*) and specialist (*Episyrphus balteatus*) predators of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*).

Biological Control (*submitted manuscript*)

Hazem Dib [a,b,*], Marie Jamont [b], Benoît Sauphanor [b], Yvan Capowiez [b]

[a] *Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Damascus, Damascus, Syria*
[b] *INRA, Unité PSH, Equipe Ecologie de la Production Intégrée, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France*
* Corresponding author: *E-mail address:* hazem.dib@avignon.inra.fr

Abstract. To evaluate whether aphid antagonists are suitable targets for biological approaches to control aphid populations, their voracity and intraguild interactions must first be elucidated. This laboratory study aimed to compare two predators of the rosy apple aphid (**RAA**) *Dysaphis plantaginea*: the generalist *Forficula auricularia* and the specialist *Episyrphus balteatus*. Predation by 2nd (**L2S**) and 3rd (**L3S**) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (**N3E**) and 4th (**N4E**) instar nymphs of *F. auricularia* was evaluated individually and in combination (**L3S+N3E**) for 24 h in Petri dishes. Five different densities (25, 50, 75, 100 and 200) of 1st (**N1RAA**) or 3rd (**N3RAA**) instar nymphs of RAA were incubated at three different temperatures (15, 20 and 25°C). Overall, the older life-stages of both predator species (L3S and N4E) were more voracious than younger individuals (L2S and N3E). The two predator species (L3S+N3E) did not negatively interact. Instead, when the RAA density was not limiting (at the 200 density) they had an additive effect. Although the predators consumed significantly higher numbers of N1RAA than N3RAA, they fed more efficiently on N3RAA with 1.8- to 2.7-fold higher mean biomass consumption, because N3RAA weigh 2.7 times more than N1RAA. In general, the most RAA were consumed at 20°C. RAA consumption by syrphids was generally higher at 15°C than at 25°C whereas earwigs consumed slightly more aphids at 25°C than at 15°C. However, N4E always demonstrated the best individual predation performance at the three studied temperatures and especially at 25°C. Overall, the two predators consumed a constant proportion of RAA at the first four RAA densities (significantly less at the 200 density) until reaching satiation. This finding suggests that in theory they would be effective in regulating RAA numbers in early spring when field RAA populations are beginning to build up. The potency of both predators, alone or in combination, should now be tested for augmentative approaches in semi-field and field studies.

Keywords: Voracity; Competition; Aphid; Syrphid; Earwig; Biological control; Temperature.

1. Introduction

The rosy apple aphid (**RAA**), *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Hemiptera: Aphididae), is one of the most serious apple pests in the world (Blommers et al., 2004; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Dib et al., 2010b,c). Recently, RAA has been problematic not only in organic (Cross et al., 2007), but also in conventional orchards due to increasing insecticide resistance (Delorme et al., 1997). The growing need to reduce pesticide use has shifted the emphasis towards the ecosystem services that natural enemies provide (e.g., Latham and Mills, 2010). Since the combined natural level of predators and parasitoids does not ensure satisfactory regulation of RAA (Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Dib et al., 2010b,c), interventions for enhancing these levels especially through augmentative approaches are required (e.g., Wyss et al., 1999b). An important first step is to estimate the suitability of candidate predators by measuring their voracity on the target pest (Lucas et al., 1997; Latham and Mills, 2010). Among predators with suitable characteristics as good putative agents for controlling RAA, two promising candidates are the European earwig, *Forficula auricularia* Linnaeus (Dermaptera: Forficulidae) a generalist predator and the Marmalade fly, *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae), which is a specialist predator (Wyss et al., 1999a; Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Dib et al., 2010c).

F. auricularia is distributed worldwide, shows high and stable abundance from year to year and is active in orchards over a long period (Sauphanor et al., 1993). Although winged, it is a sedentary insect and was only rarely documented to fly (Lamb and Wellington, 1975). Strategies used by females to care for eggs and the first instar nymphs enhance nymphal development and survival (Kölliker and Vancassel, 2007). It possesses a volatile aggregation pheromone (Sauphanor, 1992) which could potentially be interesting to manipulate to increase its effectiveness as a predator. It is a potential predator of a wide range of preys but (e.g., Lenfant et al., 1994; Weiss and McDonald, 1998) various species of aphids, in field crops (e.g., Buxton and Madge, 1976) and orchards (e.g., Piñol et al., 2009a,b), represent the largest proportion of its animal food (Mueller et al., 1988). The potency of *F. auricularia* as an aphid predator was evaluated on citrus (Piñol et al., 2009a,b) and apples (Asgari, 1966) and it is more efficient than Chrysopidae, Heteroptera or Coccinellidae. Several studies showed that *F. auricularia* is an effective predator of the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Mueller et al., 1988; Asante, 1995) and the green apple aphid, *Aphis pomi* (De Geer) (Carroll and Hoyt, 1984a,b). However, the possible role of *F. auricularia* in

the biological control of RAA remains unexplored and only its presence in RAA colonies was noted (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007; Dib et al., 2010c).

E. balteatus is a more generalist predator than the other syrphid species with almost 890 records on some 234 prey taxa (Gilbert, 2005). Since *E. balteatus* larvae are much less mobile than adults, females are highly selective when ovipositing and may lay over 1000 eggs (Hindayana, 2001). Oviposition in this species was frequently described as highly density-dependent compared to other aphid predators (Sutherland et al., 2001), and females avoid oviposition close to conspecific eggs (Scholz and Poehling, 2000), mummified aphids (Meyhöfer and Klug, 2002) or other predators (Putra et al., 2009). Several studies showed that *E. balteatus* is a highly effective aphid predator in field crops (e.g., Gilbert, 2005) and orchards (e.g., Dixon et al., 2005). Interestingly, several authors suggested that *E. balteatus* is an important predator of many apple aphid species; such as *A. pomi* (Carroll and Hoyt, 1984b) and *D. plantaginea* (Wyss et al., 1999a). Miñarro et al. (2005) and Dib et al. (2010c) reported that *E. balteatus* is more abundant and active in early spring at the beginning of RAA population build-up compared to other natural enemy species.

Thus although several studies have given an indication that *F. auricularia* and *E. balteatus* are efficient predators of RAA, estimating their real predation capacity *in situ* is technically difficult. Even more so since the maximum predacious activity of both *F. auricularia* (Sauphanor et al., 1993) and *E. balteatus* (Ankersmit et al., 1986) occurs at night. The rolled apple leaves caused by RAA infestation (Forrest and Dixon, 1975), which can offer shelter to these nocturnal insects during the day, can increase the co-occurrence of these predators. Given that generalist predator, such as *F. auricularia*, attack several different preys with varying nutritional value (Snyder and Ives, 2003), intraguild predation between earwigs and syrphids may also occur. The term 'intraguild' is used to define the interspecific interaction between predators that share the same resource, regardless of their nutritional mode, ecology or taxonomic position (Lucas, 2005). The occurrence of this phenomenon among aphidophagous natural enemies can seriously decrease the efficiency of biological control (Lucas, 2005; Okuyama, 2009). It is thus important to study the possible positive (complementary synergy) or negative (intraguild predation) interactions within specialist and generalist predators in order to facilitate decision making about the suitability of a predator as a biological control agent (Symondson et al., 2002).

To our knowledge, as yet no studies attempted to evaluate the voracity of *F. aurricularia* and *E. balteatus* as biocontrol agents in regulating RAA populations and nothing is known about the interactions between these two predators. Predator attack rate and

intraguild predation interactions may be strongly influenced by various intrinsic and extrinsic factors (Helsen et al., 1998; Hindayana, 2001; Dixon et al., 2005; Işikber, 2005; Lucas, 2005; Graf et al., 2006). Thus our objective was also to study, under laboratory conditions, the effect of temperature on the individual and combined effects of both predator species. These effects were examined with predator and RAA populations at different life-stages and different RAA densities in small experimental arenas.

2. Materials and methods

2.1. RAA cloning and plant material

A RAA colony was collected from an apple tree (Golden Delicious cultivar) in an orchard located in Noves, near Avignon (south-eastern France). RAA were mass reared on detached plantain (*Plantago lanceolata* L. (Lamiales: Plantaginaceae)) leaves stuck to agar medium (1 l: 10 g) in plastic Petri dishes (15 cm diameter and 3 cm high) with a 4 cm ventilation hole covered with an insect-proof net in the centre of each lid (Fig. 26). *P. lanceolata* is the secondary host plant of RAA during summer (Blommers et al., 2004). Plantain leaves were gathered in insecticide-free orchards. RAA were left for parthenogenetic reproduction to set up a stock population in a growth chamber at 20 ± 1°C, 60 ± 10% RH (relative humidity) and with a L16:D8 h photoperiod (a light intensity of approximately 5000 lux).

Fig. 26. RAA mass rearing on detached plantain leaves stuck to agar medium.

Plastic Petri dishes (10 cm diameter and 2 cm high) were used as experimental arenas in all studies. A 3 cm wide hole was made in the centre of each Petri dish lid and covered with

Fig. 27. The vegetal support system used.

plastic gauze for ventilation purpose. The petioles of plantain leaves were inserted into Eppendorf tubes (1.5 ml) to feed RAA throughout the experimental period. Each Eppendorf tube comprised, from the bottom to the top: 1ml of water (to keep leaves fresh), a piece of cotton (as a separation middle layer) and a stopper layer of agar medium (to prevent aphids hiding in the water-saturated cotton ball) (Fig. 27).

Since the number of aphids consumed by a predator depends on aphid size (Hindayana, 2001; Dixon et al., 2005), 1st (**N1RAA**) and 3rd (**N3RAA**) instar nymphs of RAA were used in this study. Adult apterous viviparae were not used because they would have continued to produce young during the experimental period which may have prevented the accurate estimation of predation rate. Only synchronized nymphs with a uniform age structure (± 24h) were used in all experiments. For this purpose, RAA adults were transferred randomly from stock cultures, using a wet smooth paintbrush, and were allowed to produce offspring on detached plantain leaves stuck to agar medium. After 24 h, the adults were removed to allow the newborn nymphs to develop and reach the desired age for running the experiments (1-day-old N1RAA and 5-day-old N3RAA). Afterwards, the desired density of N1RAA and N3RAA was transferred into the experimental arena and placed on the plantain leaf. Before introducing the predator into the experimental arena, the RAA nymphs were left alone for 30 minutes in order to stick to the plantain leaves. To estimate the mean number of nymphs produced by one RAA adult per day, 2400 adult aphids were left for parthenogenetic reproduction on detached plantain leaves stuck to agar medium for 24h in 24 Petri dishes (15 cm diameter and 3 cm high). To estimate the ingested biomass, the mean fresh body weight of N1RAA and N3RAA (400 nymphs each; 4 groups of 100 nymphs) was determined.

2.2. Predators

Mass rearing of *F. auricularia* was established from approximately 200 adults trapped using corrugated cardboard strips removed in autumn in apple orchards located near Avignon. They were reared outdoors under a shelter in natural temperature, photoperiod and humidity conditions. Individual couples of adults were isolated in plastic cages (5 cm diameter and 2

cm high) with a 1.5 cm ventilation hole covered with insect-proof net in the centre of each lid (Fig. 28). Wet sand was put in each cage to provide overwintering refuges and egglaying sites. The sand was re-humidified once a week. Insects were fed every week with ground pollen which is known to be a satisfactory alternative food source for oviposition (Sauphanor et al., 1992, 1993). As the male is naturally expelled by the female to prevent cannibalistic feeding on the eggs (Moerkens et al., 2009), males were removed from the cages as soon as females laid the eggs. To accelerate nymph emergence, egglaying cages were transferred to the growth chamber where the stock culture of RAA was maintained. After the first moulting, the 2nd instar nymphs were transferred to plastic boxes (25 x 25 x 10 cm^3) whose inner sides were coated with liquid Teflon (Fluon) to prevent the insects from escaping (Fig. 28). They were fed on artificial medium following the method described by Sauphanor et al. (1992). As the European earwig is nocturnally active and hides during the day (Sauphanor et al., 1993), small corrugated cardboard bands rolled into cylinders were added in the rearing boxes to provide suitable shelters.

Fig. 28. Couple of *F. auricularia* isolated in a plastic cage (left) and plastic box containing the nymphs after the first moulting (right).

The rearing of *E. balteatus* is notoriously difficult (J.-P. Jansen, personal communication). Eggs were provided by the zoology unit of the department of biological control and plant genetic resources (Gembloux, Belgium). They were reared under the same laboratory conditions previously described until egg hatch. Immediately after hatching, the neonate larvae were transferred to rearing boxes (25 x 25 x 10 cm^3) containing moist pieces of paper at the bottom to provide suitable local humidity. These pieces of paper were re-humidified twice a week. Larvae were fed ‘ad libitum’ with RAA provided on leaf cuttings of *P. lanceolata* until they reached the desired age (Fig. 29).

Fig. 29. The rearing system of *E. balteatus* (left) and its third instar larva (right).

The young instars go through four nymphal and three larval stages for *F. auricularia* (Lamb and Wellington, 1975) and *E. balteatus* (Hindayana, 2001), respectively. Since the older life-stages of both predators are more effective on aphids, the 3rd (**N3E**) and 4th (**N4E**) instar nymphs of the earwig, *F. auricularia* (Buxton and Madge, 1976; Lenfant et al., 1994) and the 2nd (**L2S**) and 3rd (**L3S**) instar larvae of the syrphid, *E. balteatus* (Tinkeu and Hance, 1998; Hindayana, 2001) were used. In addition, the dispersion of earwig nymphs into trees (arboreal phase) starts from N3 after the familial phase normally occurring in the soil (e.g., Moerkens et al., 2009). The nymphs and larvae of the two predators were tested within 24-36 h after moulting to obtain individuals of similar ages. In order to avoid nymph adaptation of *F. auricularia* on the artificial diet used for their rearing, they were accustomed to feed "ad libitum" on RAA for 24h prior to the experiment. In contrast, *E. balteatus* larvae did not need this acclimatization period. Thereafter, the nymphs and larvae of both predators were starved for 12h prior to being introduced into the feeding arenas to ensure that they would feed and to standardise their appetite before testing. The earwig nymphs were deposited using soft pincers, while syrphid larvae were gently transferred into the experimental arenas with a wet paintbrush. For all experiments, a predator nymph or larva was used only once.

2.3. Study conditions

All experiments were conducted in a climatic chamber at 20 ± 1°C, 60 ± 10% RH and with a L16:D8 h photoperiod (approximately 5000 lux) with three incubators (Fig. 30). Each one was regulated at one of three constant temperatures (15, 20 and 25 ± 1°C). The air was renewed by ventilation in the upper part of each incubator. The 15 and 25°C temperatures were chosen to correspond roughly to the minimum and maximum average field temperature

in south-eastern France during the period of presence of active RAA colonies from mid-April to end-July. The last temperature (20°C) was set to the most favourable temperature for RAA development (Graf et al., 2006).

Fig. 30. The incubators used in the experiments.

2.4. Predation potency

The individual voracity of L2S, L3S, N3E and N4E was measured in the experimental arena at three studied temperatures using five densities of 25, 50, 75, 100 and 200 individuals of N1RAA or N3RAA. Each predator life-stage was allowed to forage and feed for a period of 24 h before being removed. The number of RAA which had been consumed was then recorded by counting the remaining aphids (live and dead) in each Petri dish using a binocular microscope. Killed aphids were not replaced during the experimental period. Four replicates were carried out per treatment (RAA density). Control treatments, consisting of a similar setup but without predator, were used for measuring the natural mortality of aphids in the absence of predators.

2.5. Intraguild interactions

To assess the influence of RAA density on the interactions between the two predators, the same protocol described above was repeated but with both predators added together. Single L3S was released into the Petri dish containing one of the studied RAA densities before releasing one individual of N3E into the same experimental arena. The selection of these two life-stages was based on our personal field observations in apple orchards during spring 2008 and 2009, which showed that these two stages are the most likely to occur simultaneously in the RAA colonies during their development period in spring. The two

predator life-stages were allowed to interact for the next 24h. Then, the occurrence of intraguild predation and the RAA consumption were assessed. Four controls were defined. RAA mortality in the absence of predators (control 1) and RAA consumption in the presence only one predator (control 2) were assessed (see above). Moreover, the possible direct interaction between the two predators was assessed in the absence of RAA in the presence (control 3) or absence of plantain leaf supports (control 4) in the experimental arenas. Four replicates were made for each treatment (RAA density) and for each control at the three studied temperatures.

2.6. Statistical analysis

Functional responses of predators (with prey depletion) are usually analysed using the method described by Juliano (1993). This means that a polynomial logistic regression is first applied to determine the type of functional response (depending on the relationships between prey number and prey consumption) and then the data are fitted with the adapted model using the maximum likelihood method providing estimates for the parameters. In our case, this kind of analysis was not possible since the lowest RAA density (25) was too high to discriminate accurately between type II (a decelerating curve) and type III (accelerating sigmoid relationship) (Juliano, 1993). In one-third of the analysis (8 out of 24 cases, i.e., a couple (RAA life-stage and predator species and life-stage and a temperature), the linear parameter of the logistic regression was not different from 0 indicating a type I response (no influence of prey density on the number of prey consumed).

The effect of four factors (predator species and life-stage, RAA life-stage, temperature and RAA density) and their possible interactions on the RAA mortality and consumption were analysed using classical statistical tests (ANOVA). Since no significant differences between the predator treatments and the control (without predator) were found in the RAA mortality, there was no need to correct the RAA mortality in the experimental setups containing a predator and only the consumed numbers of RAA were taken into account in the analyses. Raw values were transformed into proportions of prey consumed and these proportions were $\arcsin(x^{0.5})$-transformed to reduce heteroscedasticity. Homogeneity of variance and normality were then checked using Bartlett's and Shapiro-Wilk tests, respectively. Since these requirements were met, the first analysis was a global four-way ANOVA with the four factors studied. The first analysis revealed that the four factors had a greatly significant effect ($P < 0.0001$). Moreover, the RAA life-stage factor was not implied

in significant interactions meaning that the analysis could be split in two independent three-way ANOVA; one for each RAA life-stage. These two ANOVA showed a greatly significant effect of the three factors tested ($P < 0.0001$) and revealed a strong interaction between temperature and predator species and life-stage (the only other significant effect was between RAA density and predator species and life-stage only for the N3RAA). Indeed, we observed an obvious difference between the two predator species for the effect of temperature on voracity. Finally we decided to study the effect of the temperature on each couple RAA life-stage and predator species and life-stage and then to compare the voracity of the predators, alone or in combination, on each RAA life-stage for each temperature using a 2-way ANOVA followed by post-hoc comparison tests (Tukey HSD). To reach this goal, we applied Bonferroni corrections for the level of significance (Rice, 1989).

The RAA density of 200 was the only RAA density on which the additive effect of the two predators could be examined (i.e. aphid density was not a limiting factor). To assess this, a one-way ANOVA was used to compare the predation between the mixed predator treatment (**L3S+N3E**) and the sum of predation values in the single treatments (L3S and N3E).

All comparisons were carried out using XLSTAT Version 2009/05/01.

3. Results

3.1. Fecundity and fresh body weight of RAA nymphs

The RAA females produced on average 2.96 ± 0.08 nymphs (mean ± standard error, $n = 24 \times 100$ females) during 24 hours. The mean (± standard error) weight ($n = 4 \times 100$ nymphs) was 181.1 ± 3.3 µg for N3RAA and 67.0 ± 3.3 µg for N1RAA. Thus, N3RAA was 2.7 times heavier than N1RAA.

3.2. RAA mortality

The RAA mortality observed in the predator and control (without predator) treatments is shown in (Tab. 18). The RAA nymphs showed a good survival rate (97.4%, all densities pooled) in the absence of predators (control treatment). In addition, there were no significant differences in mortality between the predator treatments and the control treatment (Tab. 19). The temperature factor had a significant effect on RAA mortality, which was significantly higher at 15 and 25°C than at 20°C (except for the L3S+N3E treatment where the differences

were not significant among the three temperatures studied). The mortality of RAA nymphs was higher at 25°C than at 15°C only in the L2S and control treatments. The mortality of RAA nymphs did not significantly differ depending on the RAA life-stage or density factors. In addition, no significant interactions among studied factors were found (Tab. 19).

Tab. 18. Mean number (± standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA killed or dead over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) and in relation to the five initial RAA densities offered (25, 50, 75, 100 and 200) in the five predator (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)) and control (without predator) treatments.

RAA density	Predator	N1RAA			N3RAA		
		15°C	20°C	25°C	15°C	20°C	25°C
25	L2S	1.0 (0.4)	0.0 (0.0)	2.3 (0.8)	2.3 (0.3)	0.8 (0.3)	3.3 (0.5)
	L3S	0.8 (0.3)	0.0 (0.0)	2.3 (0.3)	1.3 (0.5)	0.0 (0.0)	1.5 (0.3)
	N3E	1.5 (0.7)	0.5 (0.3)	1.8 (0.3)	2.0 (0.4)	0.5 (0.3)	1.5 (0.3)
	N4E	0.8 (0.3)	0.0 (0.0)	0.5 (0.5)	1.3 (0.5)	0.3 (0.3)	1.5 (0.7)
	L3S+N3E	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.3 (0.3)	0.0 (0.0)	0.5 (0.3)	0.5 (0.3)
	Control	1.3 (0.3)	0.3 (0.3)	1.5 (0.9)	1.3 (0.3)	1.0 (0.7)	1.3 (0.8)
50	L2S	2.3 (0.8)	1.3 (0.5)	3.8 (0.5)	2.0 (0.7)	1.3 (0.6)	3.8 (0.8)
	L3S	1.8 (0.6)	0.8 (0.5)	3.0 (0.4)	4.5 (0.5)	2.0 (0.8)	3.8 (1.2)
	N3E	2.3 (0.5)	1.3 (0.5)	3.3 (0.6)	2.3 (1.0)	1.5 (0.3)	3.3 (0.8)
	N4E	1.8 (0.6)	0.8 (0.5)	2.5 (0.7)	2.5 (0.9)	1.5 (0.3)	2.3 (0.9)
	L3S+N3E	1.0 (0.6)	1.3 (1.0)	1.0 (0.7)	1.0 (0.7)	0.5 (0.3)	1.5 (0.5)
	Control	1.8 (1.0)	0.3 (0.3)	3.3 (1.2)	2.3 (0.9)	0.0 (0.0)	2.8 (0.9)
75	L2S	1.3 (1.0)	1.0 (0.4)	3.8 (0.9)	2.8 (0.8)	2.8 (1.0)	4.0 (1.1)
	L3S	2.3 (0.9)	1.0 (0.4)	3.0 (1.1)	3.3 (0.8)	1.5 (0.5)	3.8 (1.0)
	N3E	3.0 (0.4)	1.8 (0.3)	3.8 (0.5)	3.5 (0.7)	2.5 (0.3)	3.0 (1.1)
	N4E	2.8 (0.6)	1.0 (0.7)	4.5 (1.3)	3.5 (0.8)	1.5 (0.5)	4.0 (0.7)
	L3S+N3E	2.0 (0.7)	0.8 (0.5)	1.5 (1.0)	1.8 (0.6)	1.0 (0.6)	0.8 (0.8)
	Control	1.8 (1.0)	0.3 (0.3)	3.0 (1.2)	2.5 (1.3)	1.0 (0.4)	3.0 (0.4)
100	L2S	4.0 (0.0)	3.0 (1.1)	6.3 (0.6)	4.8 (0.5)	2.3 (0.6)	4.5 (1.2)
	L3S	5.0 (1.5)	1.0 (0.4)	4.3 (1.7)	3.5 (1.0)	2.5 (1.3)	4.5 (1.0)
	N3E	4.5 (0.7)	2.3 (0.5)	5.0 (0.7)	3.0 (1.0)	2.0 (0.7)	3.0 (0.7)
	N4E	2.3 (1.1)	0.8 (0.5)	2.8 (1.0)	3.3 (0.8)	1.8 (0.6)	4.8 (0.8)
	L3S+N3E	1.8 (1.0)	1.8 (0.3)	3.5 (1.6)	2.8 (1.3)	1.5 (0.3)	4.0 (2.3)
	Control	3.8 (0.6)	0.8 (0.5)	4.3 (0.8)	3.8 (1.2)	1.0 (0.6)	4.5 (1.0)
200	L2S	3.3 (1.3)	1.3 (0.8)	6.8 (1.4)	5.8 (0.9)	2.8 (0.3)	7.0 (3.2)
	L3S	5.5 (1.4)	4.5 (2.5)	10.5 (3.5)	4.8 (1.4)	2.3 (0.5)	5.5 (1.9)
	N3E	4.5 (0.9)	2.5 (0.3)	6.3 (1.9)	5.0 (2.2)	3.0 (1.5)	5.3 (1.3)
	N4E	6.3 (4.3)	3.0 (1.2)	6.3 (2.2)	8.5 (3.4)	3.8 (1.9)	6.0 (2.9)
	L3S+N3E	2.5 (1.3)	2.5 (0.9)	3.3 (1.4)	5.3 (1.3)	3.3 (1.9)	4.5 (2.9)
	Control	3.0 (0.7)	2.8 (0.9)	5.5 (1.4)	3.5 (0.9)	2.8 (0.9)	6.8 (1.5)

3.3. Effect of RAA life-stage on predation

The general ANOVA test showed that RAA consumption was significantly different depending on RAA life-stage with the predators consuming significantly higher numbers of N1RAA than N3RAA (Tab. 19). However unexpectedly, when the mean biomass consumed was considered, predators in L2S, L3S, N3E, N4E and L3S+N3E treatments consumed respectively 1.8- to 2.7-fold, 2.0- to 2.7-fold, 1.8- to 2.6-fold, 2.1- to 2.7-fold and 2.1- to 2.7-fold higher mean biomass when N3RAA were offered compared to N1RAA.

Tab. 19. ANOVA test results indicating the effects of the four studied factors (Predator species and life-stage, RAA life-stage, temperature and RAA density) and their possible interactions on the RAA mortality in the predator and control (without predator) treatments and on the predation potency in the predator treatments.

Source	RAA mortality			Predation potency		
	F	*df*	*P*	*F*	*df*	*P*
Predator	2.915	5	0.061	**140.160**	**4**	**< 0.0001**
RAA	3.397	1	0.066	**71.811**	**1**	**< 0.0001**
Temperature	**99.288**	**2**	**< 0.0001**	**134.534**	**2**	**< 0.0001**
Density	1.164	4	0.325	**241.690**	**4**	**< 0.0001**
Predator × RAA	0.883	5	0.492	1.026	4	0.381
Predator × temperature	1.784	10	0.060	**25.629**	**8**	**< 0.0001**
Predator × density	1.050	20	0.400	**3.113**	**16**	**0.0003**
RAA × temperature	1.999	2	0.136	0.779	2	0.460
RAA × density	0.195	4	0.941	0.266	4	0.900
Temperature × density	1.932	8	0.054	**2.646**	**8**	**0.008**
Predator × RAA × temperature	0.293	10	0.983	0.154	8	0.988
Predator × RAA × density	1.261	20	0.199	0.641	16	0.807
Predator × temperature × density	1.031	40	0.421	1.373	32	0.115
RAA × temperature × density	0.197	8	0.991	0.841	8	0.567
Predator × RAA × temperature × density	0.423	40	0.999	0.295	32	1.000

3.4. Effect of temperature and RAA density on predator voracity

In most cases, no significant interaction was found between the temperature and RAA density (Tab. 20). The best predation performance was observed at 20°C in the five predator treatments at the two RAA life stages (Tab. 20). In the two syrphid treatments (L2S and L3S), the RAA consumption (at two life-stages) at 15°C was significantly higher than at 25°C but significantly lower than at 20°C (Tab. 20). In the two earwig treatments (N3E and N4E), the N1RAA consumption at 25°C was not significantly different from at 20°C. This consumption was however significantly higher than at 15°C (Tab. 20).

Tab. 20. Effect of the three studied temperatures (15, 20 and 25°C) and the five initial RAA densities offered (25, 50, 75, 100 and 200) on the mean number (± standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours in the five predator treatments (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)).

Prey	Predator	RAA density %*					Temperature			Interaction
		25	50	75	100	200	15°C	20°C	25°C	
N1RAA	L2S	71.7 **a** (7.8)	52.0 **a** (4.8)	60.1 **a** (4.1)	62.8 **a** (5.0)	31.8 **b** (2.4)	44.6 **b** (5.0)	52.8 **a** (5.5)	32.0 **c** (3.4)	NS
	L3S	86.3 **a** (4.3)	70.0 **b** (4.8)	73.9 **ab** (3.9)	77.3 **ab** (5.5)	44.0 **c** (3.3)	57.1 **b** (6.2)	67.5 **a** (7.5)	41.8 **c** (4.1)	NS
	N3E	76.0 **a** (5.5)	66.8 **a** (3.3)	69.8 **a** (3.8)	70.9 **a** (3.5)	35.5 **b** (2.5)	42.0 **b** (4.6)	56.5 **a** (6.0)	49.6 **a** (4.7)	NS
	N4E	96.0 **a** (1.5)	82.5 **b** (2.0)	88.0 **ab** (2.4)	90.2 **ab** (2.7)	45.4 **c** (1.7)	57.7 **b** (5.6)	66.7 **a** (6.7)	63.0 **a** (6.3)	NS
	L3S+N3E	92.3 **a** (3.9)	92.5 **a** (1.9)	92.4 **a** (1.9)	93.5 **a** (1.1)	74.3 **b** (4.8)	74.3 **ab** (9.9)	82.8 **a** (11.8)	71.4 **b** (9.3)	NS
N3RAA	L2S	59.7 **a** (7.3)	43.3 **b** (5.5)	50.4 **ab** (3.8)	53.7 **ab** (4.0)	28.8 **c** (2.4)	38.0 **b** (4.4)	46.9 **a** (4.8)	26.6 **c** (3.3)	***P* = 0.004**
	L3S	78.7 **a** (6.5)	63.3 **b** (5.2)	67.3 **ab** (4.4)	72.8 **ab** (4.8)	35.8 **c** (3.0)	50.1 **b** (4.9)	61.8 **a** (6.3)	36.0 **c** (4.1)	NS
	N3E	70.7 **a** (5.5)	54.2 **a** (3.7)	56.2 **a** (5.6)	57.3 **a** (3.0)	28.6 **a** (1.7)	33.6 **b** (3.7)	47.2 **a** (4.2)	40.2 **b** (4.4)	NS
	N4E	90.3 **a** (2.5)	78.7 **b** (2.9)	85.0 **ab** (2.1)	79.3 **b** (3.4)	37.5 **c** (1.7)	51.3 **b** (4.8)	60.1 **a** (5.5)	56.7 **ab** (5.3)	NS
	L3S+N3E	89.0 **a** (3.5)	87.0 **a** (2.9)	89.4 **a** (1.8)	87.5 **a** (2.0)	61.9 **b** (4.2)	65.0 **a** (7.4)	75.1 **a** (10.1)	66.5 **a** (8.0)	NS

Values followed by different letters within the same row represent significant differences of the studied factor (temperature or RAA density) based on ANOVA tests at the 5% significance level.
NS indicates a non-significant interaction between the two studied factors.
(*) Values are presented as the proportions of RAA consumed.

N3RAA consumption in the N3E treatment was not significantly different at 15 and 25°C. This consumption was however significantly lower than at 20°C (Tab. 20). In the N4E treatment, N3RAA consumption at 25°C was not significantly different from the other two tested temperatures, while the consumption was significantly higher at 20°C than at 15°C (Tab. 20). When predators were combined (L3S+N3E), no significant difference was observed for N3RAA and the predation at 25°C was significantly lower than at 20°C in the case of N1RAA (Tab. 20).

RAA predation was significantly lower when the RAA density was 200 (Tab. 20). For the four other RAA densities, no significant difference was observed in half of the incubations, in the L2S (only at N1RAA), N3E and L3S+N3E treatments (Tab. 20). In the other half of the cases, predation was significantly lower at the RAA density of 50 compared to that of 25 (Tab. 20).

3.5. Difference in voracity among predators (alone or in combination)

In half of the experimental situations, a significant interaction was observed between RAA density and predator species and life-stage (Fig. 31). The analysis of the effect of the RAA density here did not bring new information compared to the previous analysis (see paragraph 3.4). Regarding the comparison of the predators' voracity, the performance of the two predators in combination (L3S+N3E) was significantly improved compared to the four single predator treatments (Fig. 31). The two predator species did not interact negatively in the absence of RAA prey in the two controls (3 and 4). In four cases (with the exception of two at 25°C for two RAA life stages), the older life-stages of both predator species (L3S and N4E) were significantly more voracious than younger individuals (L2S and N3E) (Fig. 31). For the two cases at 25°C, RAA consumption in the L3S+N3E and N4E treatments was not significantly different. This consumption was however significantly higher than for the other treatments. Then L2S voracity was significantly lower (Fig. 31).

When RAA density was not a limiting factor (i.e., at the density of 200, which was the only density clearly higher than the satiation levels of both predator species in the single treatments (Fig. 31)), the presence of the two predators in combination (L3S+N3E) showed an additive or complementary effect (Fig. 32).

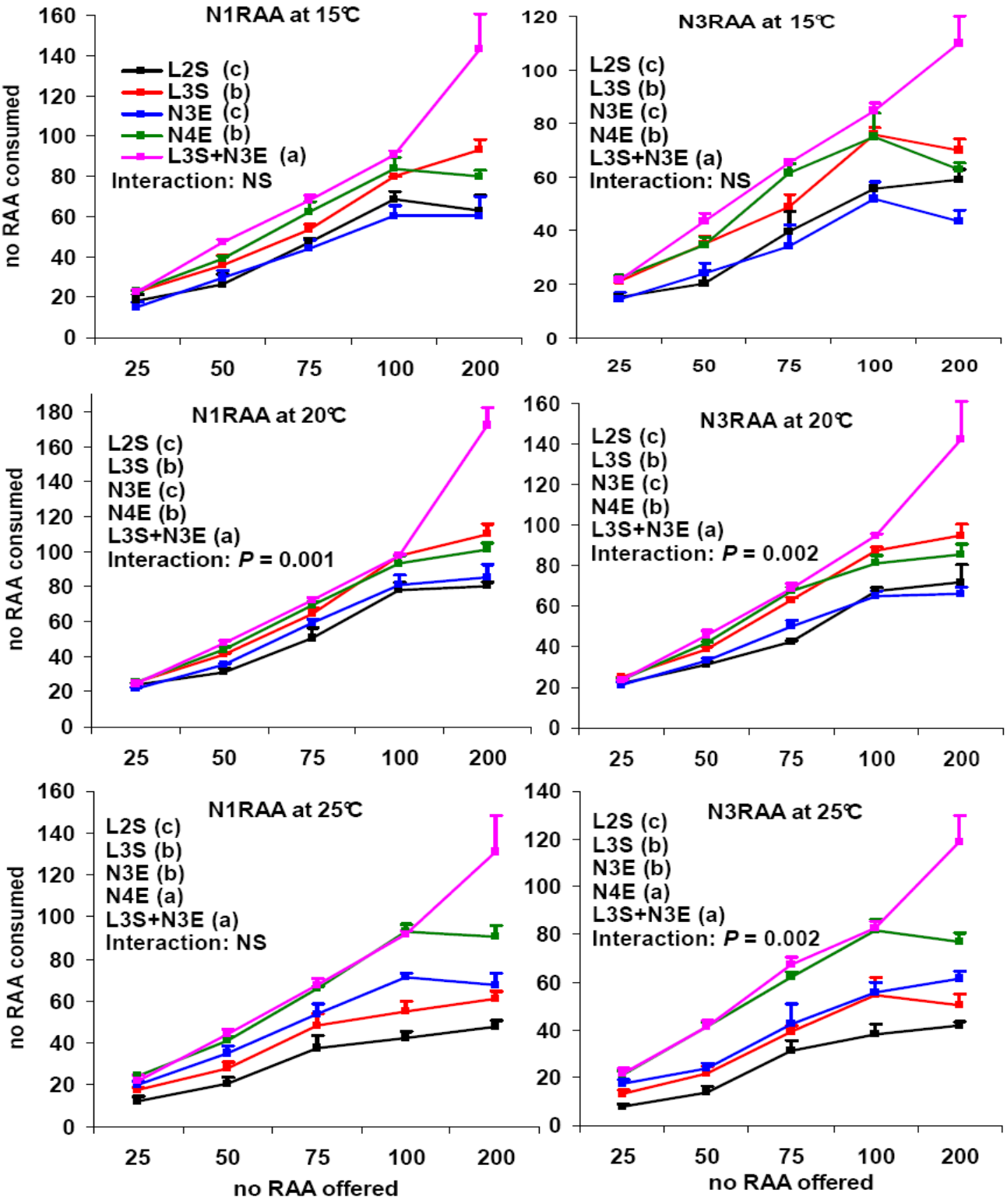


Fig. 31. Mean number (+ standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) and in relation to the five RAA densities (25, 50, 75, 100 and 200) in the five predator treatments (single: 2nd (L2S) and 3rd (L3S) instar larvae of *E. balteatus* and 3rd (N3E) and 4th (N4E) instar nymphs of *F. auricularia* and in combination (L3S+N3E)). Different letters represent the significant differences among predator treatments based on ANOVA tests at the 5% significance level. NS indicates a non-significant interaction between the two studied factors (Predator species and life-stage and RAA density).

The differences between the RAA consumptions in the L3S+N3E treatment and the sums of the values in the single treatments (L3S and N3E) were not significant for the two RAA life-stages and at the three studied temperatures (Fig. 32).

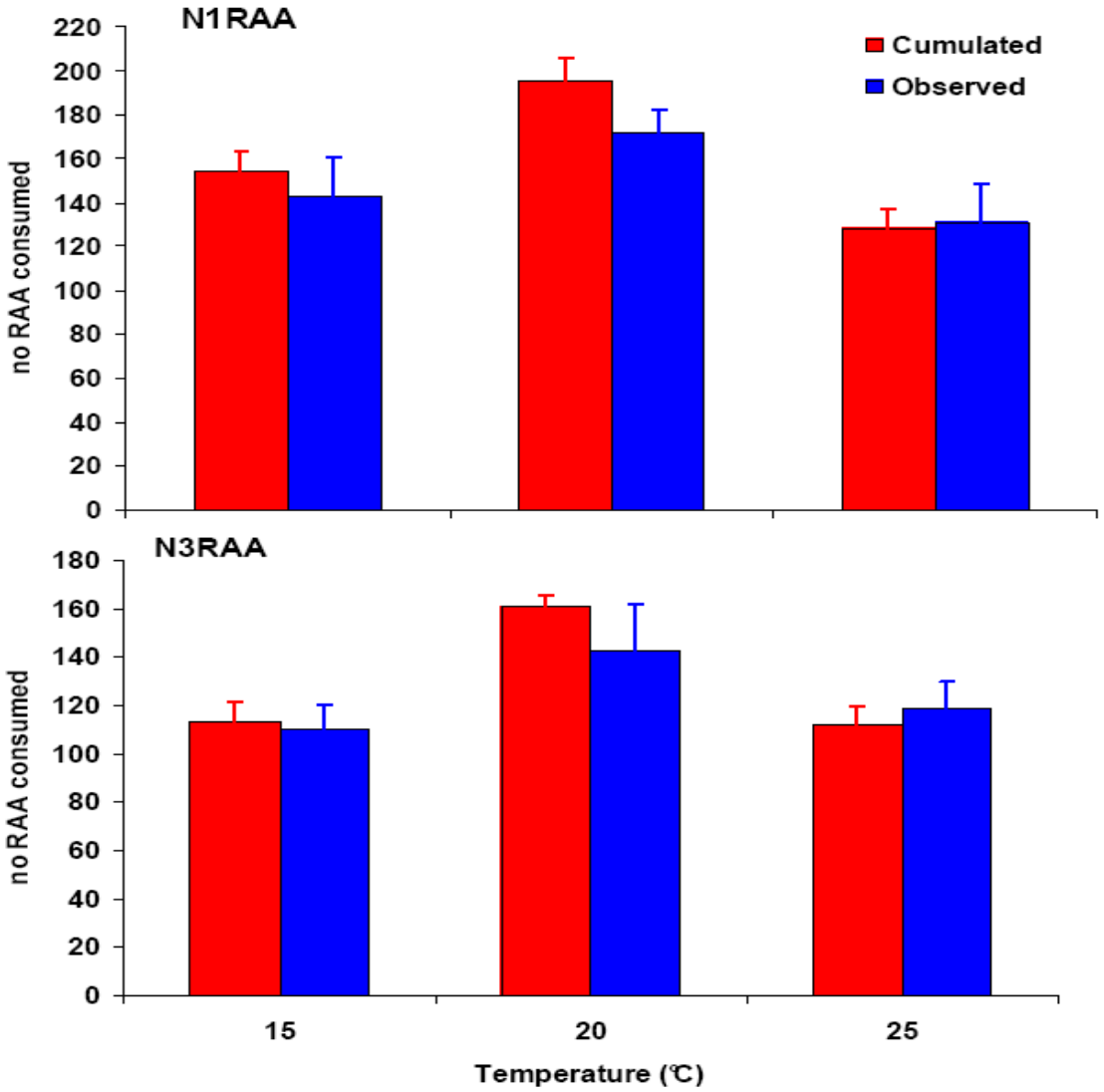


Fig. 32. Mean number (+ standard error) of 1st (N1RAA) and 3rd (N3RAA) instar nymphs of RAA consumed over 24 hours at the three temperatures (15, 20 and 25°C) at the 200 density in the mixed predator treatment (3rd instar larva of *E. balteatus* (L3S) + 3rd instar nymph of *F. auricularia* (N3E)) (observed values) and the single predator treatments (L3S and N3E) (cumulated values). No significant differences (based on an ANOVA test at the 5% significance level) were found between two cases (observed and cumulated) at the same temperature.

4. Discussion

In this study, we determined that predator species and life-stage (alone and in combination), RAA life-stage, temperature and RAA density are all factors which have a significant impact on the capacity of RAA predation.

Overall, the older life-stages of both predator species were more voracious than younger ones. A similar trend was observed in other studies which found that for *E. balteatus* (Ankersmit et al., 1986; Tinkeu and Hance, 1998; Hindayana, 2001), *F. auricularia* (Buxton and Madge, 1976) and other predator species such as coccinellids (e.g., Işikber, 2005) older or larger life-stages eat more aphids compared to younger or smaller ones. In general, insects with larger body sizes can delay satiation time and have faster digestive ability which leads to increased food requirements and nutritional demands (Mills, 1982; Omkar and Pervez, 2004). The effectiveness of predation by both these predator species is mainly due to well-developed physical structures for preying and eating. *E. balteatus* larvae (only L2S and L3S) have strongly sclerotized external mouthparts enabling them to capture and feed on their prey. Suction with these mouthparts is characterised by an active movement of the cephalopharyngeal skeleton and a peristaltic movement of the abdomen (Tinkeu and Hance, 1998). *F. auricularia* is also well fitted-out for aggression and capture prey with strong mouthparts of the chewing type and claw-like forceps located at the end of the abdomen (Albouy and Caussanel, 1990).

Despite differences in the ecology of both predatory species (prey specificity, size, mobility, etc) which can favour intraguild predation and then limit the efficacy of their combination (Lucas et al., 1997, 1998), overall, RAA consumption in the L3S+N3E treatment was significantly higher than for the single treatments. This indicated that the two predator species did not interact negatively (at least at a RAA density greater or equal to 25 or in the absence of RAA). Instead, their interaction is best explained by an additive effect. We could analyse this relationship statistically at the 200 density, where RAA density was not a limiting factor because the total amount of RAA consumption was equivalent to their individual effects in the L3S and N3E treatments. Both predator species have effective defense mechanisms. *F. auricularia* is known to defend itself by moving their abdomen equipped with forceps (Albouy and Caussanel, 1990). In addition, although eggs and first- as well as second-instar larvae of *E. balteatus* are highly susceptible to predation (Hindayana et al., 2001), L3S can kill larvae and nymphs of other aphidophagous predators such as mirids (Fréchette et al., 2006), coccinellids, green lacewings, gall midges (Hindayana et al., 2001) and Braconid parasitoids (Meyhöfer and Klug, 2002). Besides the well-developed mouthparts, L3S produce considerably more slime than the younger instars to repel other aphidophagous predators (Hindayana et al., 2001), and are more mobile. Slime is used by syrphid larvae as sticky salivary glue to capture prey and as a defensive secretion (Eisner, 1971).

The insignificant differences in RAA mortality in the presence and absence (control) of the predators suggests that both predators tend to act as cleaner agents rather than only killers i.e., they kill the prey and eat it. RAA mortality was significantly higher at 25°C than at 15°C only in the L2S and control treatments. These results can be partly explained by the low thermal threshold for the nymphal stages, which was found to be 4.0 - 4.5°C on their winter and spring host, apple (Graf et al., 1985b, 2006) and 5.1°C on their summer host, plantain (Blommers et al., 2004). Since the RAA were reared for many generations in the laboratory, inadvertent selection to thermal constant conditions (i.e., at 20°C) may have occurred.

The predators consumed significantly higher numbers of N1RAA than N3RAA. The N3RAA were 2.7 times heavier than N1RAA, thus interestingly and unexpectedly the predators tended to be more efficient in feeding on a larger aphid size with a consumption of 1.8- to 2.7-fold higher biomass. These results are in disagreement with several other reports which found that the number of aphids consumed depended significantly on the aphid body size, i.e., the smaller the aphid body size or the earlier the aphid nymph life-stage the smaller the handling time and the more prey was consumed. Ankersmit et al. (1986) observed that the maximum number of aphids preyed on by *E. balteatus* larvae on the first-instar nymphs of the grain aphid *Sitobion avenae* F. was nearly five times more than on the third-instar nymphs. In addition, *E. balteatus* larvae consumed four times as many aphids when feeding on the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover than on the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* Harris which is five times larger (Hindayana, 2001). Asante (1995) showed that *F. auricularia* adults consumed 3.6 times more woolly aphid *Eriosoma lanigerum* Hausmann when offered only nymphs of early instars (first-, second- and third-instars) compared with older ones (third- and fourth-instars). In any case, the number or weight of pest consumed in our study was different (larger or smaller) than that found by other studies for *E. balteatus* (e.g., Ankersmit et al., 1986; Hindayana, 2001) and *F. auricularia* (e.g., Lenfant et al., 1994; Asante, 1995; Weiss and McDonald, 1998), which could be due to differences in the pest species used and their nutritive values.

In general, both predator species (alone and in combination) ate more RAA at 20°C. Syrphid predators consumed significantly higher numbers of RAA at 15°C than at 25°C. In the earwig treatments, predation tended overall to be better at 25°C than at 15°C. This temperature effect was clearer in the case of N1RAA compared to N3RAA. However, the oldest life-stage of earwig (N4E) always demonstrated the best predation performance at the three studied temperatures compared to the other single predator treatments, especially at

25°C. Our results corroborate the findings of an earlier study on *E. balteatus* showing that the maximal predation rate of larvae was at 20°C (Ankersmit et al., 1986). In general, changes in predation capacity can be attributed to increased predator activity and to the greater foraging behaviour and reproductive rates at favourable developmental temperatures. Thus, higher energy demand translates to a higher predation rate (e.g., Mohaghegh et al., 2001; Işikber, 2005). In addition, this may, in part, be related to the thermal preferences and lower developmental thresholds of both predators, which are 4°C for *E. balteatus* (Dixon et al., 2005), and 6°C for *F. auricularia* (Helsen et al., 1998; Moerkens et al., 2009). *F. auricularia* has now adapted to a wider geographic range through temperate and tropical environments (Lamb and Wellington, 1975; Albouy and Caussanel, 1990) compared to *E. balteatus* which originates from and is adapted to a colder climate (Hondelmann and Poehling, 2007). However, rearing the predators for some time at 20°C before the voracity studies may, in part, explain the best predation performance for both predator species at 20°C.

The predators (mainly in single treatments with younger predators and in combination) generally consumed a significant and constant proportion of the RAA at the first four densities until reaching a satiation level. This indicates that in theory they would be effective, in augmentative approaches, to regulate RAA numbers in early spring when field RAA populations are beginning to build up (Wyss et al., 1999b; Brown and Mathews, 2007; Dib et al., 2010b,c). However, at a density of 200 aphids, the proportions were clearly and significantly lower than for the other densities in all predator treatments (alone and in combination).

5. Conclusions

In conclusion, this study undertook a preliminary analysis of biological control of RAA under simple laboratory conditions. The high voracity shown by both predator species (not only the older life-stages that proved to be the most voracious and appropriate to use, but also the younger ones which could be used to gain a longer efficiency time) make them promising aphidophagous agents for use in augmentation (alone or in combination) and conservation programmes against RAA. This control can be regarded as crucial in early spring, where temperatures are usually between 15 and 20°C in south-eastern France conditions, before leaf curling and rapid aphid reproduction. However, our tests were carried out in a simplified arena (Petri dishes) under laboratory conditions to evaluate the maximum RAA consumption by these predators. Tests on vertical seedling structures or on apple trees

are likely to provide results closer to the real efficacy in the orchard. In addition, it is necessary to examine factors that can cause the control of RAA under orchard conditions to fail. For example, in the Petri dishes the aphids have decreased mobility and their main escaping abilities, such as excreted droplets (Mandour et al., 2006), alarm pheromones (Almohamad et al., 2008) and dropping techniques (Lucas et al., 1997) are not effective. This affects the searching behaviour of the predators and leads to an improved capture success compared to under real conditions. Therefore, although the performance of both predator species is technically difficult to assess *in situ*, mainly due to their preferred feeding activity at night (Ankersmit et al., 1986; Sauphanor et al., 1993), this laboratory study, which was of crucial importance as a first step, should be completed and validated by supplementary semi-field and field studies.

Acknowledgements

We would like to thank Odile Mascle and Jean-Philippe Lacroze for technical assistance. We are also grateful to Jean-Pierre Jansen (Department of Biological control and Plant genetic resources, Gembloux, Belgium) and his team for providing syrphid eggs. Thanks as well to members of the EPI team for their assistance in collecting earwig adults.

B) Étude en conditions contrôlées sur des jeunes pommiers des potentialités régulatrices de *Dysaphis plantaginea* par deux prédateurs, seuls ou combinés, un généraliste (*Forficula auricularia*) et un spécialiste (*Episyrphus balteatus*) (*).

1. Introduction

D. plantaginea est l'un des principaux ravageurs des vergers de pommiers en Europe et en Amérique du Nord (Wyss et al., 1999a,b; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007). En effet, à lui seul, il cause plus de dommage sur cette culture que tous les autres pucerons réunis (Forrest et Dixon, 1975). Dans le contexte actuel de diminution de l'usage des produits phytosanitaires (Mollier et al., 2010), le recours aux organismes auxiliaires comme moyen de régulation de ce ravageur est une solution alternative à envisager. De nombreux ennemis naturels existent dans les colonies de *D. plantaginea* (Cruz De Boelpaepe et al., 1987; Blommers, 1999; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007, Dib et al., 2010b,c,d). Cette multiplicité de protagonistes entraîne une complexification du système proie-auxiliaire (Rosenheim et al., 1995) et augmente les possibilités d'interactions inter- et intra-spécifiques entre les auxiliaires. Polis et al. (1989) précisent que toutes les espèces exploitant une même ressource, sans tenir compte de leur mode de nutrition, de leur écologie, ou de leur position taxonomique constituent une guilde. Les pucerons sont la proie commune de nombreux prédateurs ce qui est propice à la prédation intraguilde car beaucoup de prédateurs sont présents en même temps pour une même ressource l'un peut devenir le prédateur de l'autre (Polis et al., 1989; Lucas, 2005).

Comme nous l'avons montré dans le premier chapitre, *E. balteatus*, *F. auricularia* et *A. bipunctata* sont les prédateurs les plus abondants et les plus actifs dans les colonies de *D. plantaginea* en vergers en AB du sud-est de la France (Dib et al., 2010c). Ils représentent donc des candidats potentiels intéressants pour la lutte biologique contre *D. plantaginea*. D'autres études montrent cependant que le cortège d'auxiliaires n'arrive pas à maintenir *D. plantaginea* sous un seuil économiquement acceptable en conditions de vergers (Blommers, 1999; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007; Dib et al., 2010b,c). La lutte biologique

(*) Ce travail a été réalisé par Mlle Marie Jamont lors de son stage de Master2 que j'ai co-encadré.

par lâcher inondatif de coccinelles *A. bipunctata* n'a jamais été menée à une échelle commerciale, ce prédateur se révélant peu actif aux basses températures auxquelles *D. plantaginea* commence son infestation et provoque déjà des dégâts (Wyss et al., 1999b; Kehrli et Wyss, 2001).

Le rôle de la forficule est souvent sous-estimé à cause de son activité nocturne (Sauphanor et al., 1993), alors qu'elle est reconnue comme un prédateur important de pucerons en verger de pommiers (Carroll et Hoyt, 1984a,b; Noppert et al., 1987; Asante, 1995; Moerkens et al., 2009). Néanmoins, son arrivée est souvent tardive (Helsen et al., 1998; Dib et al., 2010c,d), c'est pourquoi a émergé l'idée d'une lutte biologique par des lâchers précoces de *F. auricularia* (qui sera évoquée et tentée dans le cinquième chapitre). Ce prédateur étant généraliste, nous devons alors nous poser la question des interactions possibles avec les autres prédateurs plus précoces et naturellement présents aux dates où nous voulons réaliser le lâcher. Il est clair que les interactions à étudier concernent le syrphe, surtout *E. balteatus* car il est le seul présent en abondance très tôt en saison dans les colonies de *D. plantaginea* en Europe (p. ex., Miñarro et al., 2005) et notamment en France (Dib et al., 2010c,d). De ce fait, la coexistence dans l'espace et dans le temps du syrphe *E. balteatus* (spécialiste) et de la forficule *F. auricularia* (généraliste) est cohérente dans une stratégie de lâcher précoce de ce dernier.

Ce travail a été réalisé en conditions de laboratoire sur de jeunes pommiers infestés artificiellement par *D. plantaginea*. Nous avons voulu caractériser la potentialité régulatrice de ces deux prédateurs en absence et en présence l'un de l'autre. D'autre part, nous avons voulu savoir si la quantité de *D. plantaginea* disponible pouvait modifier les interactions entre ces deux prédateurs ? Une prédation intraguilde peut-elle alors survenir ? Enfin, nous avons cherché à évaluer l'effet de la forficule à différents moments (donc en présence de différents stades larvaire de syrphes), pouvant correspondre à différentes dates de lâchers, en présence ou en absence du syrphe, et en considérant que le syrphe est lui présent précocement dans la colonie de *D. plantaginea*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Le matériel végétal et les pucerons cendrés du pommier

Les plants de pommiers sont des porte-greffes M9 (venant du pépiniériste Lafont à Valréas) qui ont été sélectionnés pour leur sensibilité aux pucerons. Ils sont rabattus à 30 cm

et plantés le 20 février 2009 dans des pots individuels d'un litre avec du terreau. 260 M9 sont placés en phytotron avec une irrigation automatique, la photopériode est de 11L:13O (photopériode et lumière naturelle) (Fig. 33). Quarante M9, dont 20 rabattus à 16 cm et 20 à 30 cm, sont placés à la même date en phytotron pour accélérer leur développement, à une température de 24 °C et une photopériode de 16L:8O (Fig. 33). L'arrosage se fait manuellement tous les jours.

Fig. 33. Les jeunes pommiers (porte-greffes M9) venant d'être plantés et placés en serre (à gauche) et d'autres mis en culture en phytotron (à droite).

Au bout de 21 jours, les pommiers placés en phytotron ont développé suffisamment de feuilles pour servir à l'alimentation de *D. plantaginea*. Des pommiers sont alors placés à une température de 20°C en salle climatisée pour accueillir la souche de *D. plantaginea* et commencer l'élevage (Fig. 34). La multiplication de la souche se fait dans les mêmes conditions d'éclairage et de température qu'en phytotron. Lorsque les bourgeons axillaires des pommiers ont donné de nouvelles pousses, environ un mois plus tard soit vers le 15 avril, 40 pommiers les plus homogènes sont choisis pour l'expérience et taillés pour ne garder que deux rameaux poussants. La souche de *D. plantaginea* utilisée provient de l'INRA d'Angers (élevée en laboratoire sur des pommiers de variété golden greffés sur table) et a été expédiée par voie postale. Dès leur arrivée, ils sont multipliés sur les portes greffes M9 (Fig. 34), en enceinte climatisée à une température de 20 ± 1°C, une hygrométrie de 55 ±5 % et une photopériode de 16L:8O (5000 lux approximativement). Les pucerons utilisés pour l'infestation initiale ont tous le même âge, il s'agit de femelles d'un jour. Pour les obtenir, 5 femelles sont déposées par pommiers, 24h plus tard ces femelles sont retirées et les larves

qu'elles ont engendrées restent sur le pommier. Cette cohorte de 24h, au bout de 11 jours, donne les femelles avec lesquelles seront réalisées les expériences.

Fig. 34. Les jeunes pommiers utilisés pour la multiplication de la souche de *D. plantaginea* en enceinte climatisée (à gauche) et des femelles de puceron cendré et leurs larves qu'elles ont engendrées sur une pousse du pommier (à droite).

2.2. Les prédateurs

Après son éclosion, la larve de l'espèce *E. balteatus* passe par 3 stades larvaires (L1, L2 et L3). La durée de chaque stade varie en fonction de la température, de l'humidité et de la disponibilité en nourriture. À 20°C, il faut 2 à 3 jours pour chaque stade larvaire, à condition que la nourriture ne soit pas un facteur limitant. Ainsi, une dizaine de jours sont nécessaires pour passer du stade L1 au stade pupe. Le nombre de pucerons consommés par 24h dépend de l'âge de la larve et de la taille de la proie (Ankersmit, 1986; Hindayana, 2001; Iwai et al., 2007). Les oeufs d'*E. balteatus* proviennent d'un élevage de masse de l'unité de Zoologie du département de lutte biologique et ressources phytogénétiques de Gembloux (Belgique) (J.P. Jansen). Ils ont été livrés par un transporteur, et immédiatement placés à 20 °C. Le lendemain, les oeufs ont éclos et les larves de L1 sont disponibles pour l'expérience.

Les forficules ont 4 stades larvaires. Les deux premiers stades de développement ont lieu dans le terrier maternel près de la surface du sol puis dans la strate herbacée, et ce n'est qu'à partir du 3ème stade (L3) qu'ils colonisent régulièrement la strate arborée (Lamb et Wellington, 1975; Moerkens et al., 2009). C'est donc le L3 qui fera l'objet de nos expériences. Les larves de forficules utilisées sont issues d'un élevage de masse dont le protocole a été

décrit précédemment (cf. matériel, page 145). L'éclosion et le développement larvaire sont accélérés en chambre climatisée à 20°C afin d'obtenir les L3 demandés pour l'expérience. Le temps nécessaire pour passer de l'œuf au L3 est de 1 mois à 20°C.

2.3. Le dispositif expérimental et les modalités de l'étude

Cinq fondatrigènes du même âge sont déposées par pommier à l'aide d'un pinceau sur un rameau. Malgré nos soins, il a été difficile d'obtenir des colonies équivalentes en tout point. Nous avons donc décidé de constituer à partir des 60 pommiers initialement infestés, 5 blocs correspondant à des niveaux d'infestation homogènes en fonction du nombre de pucerons comptabilisés. Les 5 niveaux d'infestation sont définis par a (de 1 à 10 pucerons à t0); b (de 11 à 20); c (de 21 à 40); d (de 41 à 60) et e (de 61 à 80). Le niveau d'infestation représente donc un premier facteur qui sera croisé avec un second facteur (les prédateurs lâchés). La totalité de l'expérience a été répétée deux fois (**R1 et R2**) à un mois d'intervalle.

Les pommiers sont isolés individuellement dans un tube plastique (constitué de 2 bouteilles transparentes de 5 litres scotchées entre elles et dont le fond a été découpé et la bordure enduite de fluon) fermé en bas afin d'isoler le dispositif de la terre et ouvert en haut pour pouvoir faciliter les observations. Cette ouverture est recouverte d'un tissu (toile insect-proof) pour empêcher les évasions (Fig. 35). Dix jours après l'infestation initiale les prédateurs sont introduits selon différentes modalités (**t0**).

Fig. 35. L'encagement des plants de pommiers (l'hermétisme est assuré au niveau du bouchon autour du tronc).

Nous voulons étudier l'évolution d'une colonie de *D. plantaginea* en fonction de la présence et du nombre de prédateurs. Six modalités sont donc étudiées. Dans les modalités à un seul prédateur, celui-ci est introduit au début de l'expérience (à t0), soit une larve L1 de

syrphe seule (modalité **S**) soit une larve L3 de forficule seule (modalité **F**). Lorsqu'il y a deux prédateurs, la larve L1 de syrphe est toujours introduite dès le début de l'expérience (à t0). La L3 de forficule quant à elle est introduite à trois dates différentes, correspondant au moment où la larve de syrphe est à l'âge de L1, L2 et L3. Nous obtenons ainsi trois modalités: (i) la larve L3 de forficule est introduite en même temps que la larve de syrphe qui est au stade L1 à t0 (modalité **S1F**), (ii) elle est introduite lorsque la larve de syrphe est passée au stade L2 (modalité **S2F**), ou (iii) elle est introduite lorsque la larve de syrphe est passée au stade L3 (modalité **S3F**). Dans la sixième et dernière modalité, les pucerons se développent en absence de prédateurs ce qui correspond au témoin (**T**).

Les pommiers sont installés sous lumière artificielle dans une des pièces de l'insectarium deux jours avant l'infestation initiale (temps d'acclimatation) à 20°C avec une photopériode 11L:13O. Toute l'expérience s'est déroulée dans cette salle en conditions contrôlées (Fig. 35). Six relevés sont effectués (tous les deux jours, de t0 à t10) et chaque plant de pommier est observé afin d'évaluer l'évolution des colonies de pucerons en utilisant des classes: classe a (de 1 à 10); b (de 11 à 20); c (de 21 à 40); d (de 41 à 60); e (de 61 à 80); f (de 81 à 100) et g (supérieur à 100 pucerons). La position de la larve de syrphe à chaque relevé est notée et son stade larvaire déterminé.

2.4. Analyse statistique

Pour comparer graphiquement et statistiquement les effectifs de *D. plantaginea*, les classes ont été transformées en effectifs en prenant la valeur du milieu de chaque classe et la valeur estimée pour la dernière classe (g) a été fixée à 125 pucerons. Les abondances de *D. plantaginea* (le regroupement de R1 et R2 est faits lorsque c'était possible) dans chaque modalité (6 modalités: T, S, F, S1F, S2F et S3F ou 3 modalités créées à partir des 6 précédentes, soit 0, 1 ou 2 prédateurs) ont été statistiquement comparées à l'aide du logiciel XLSTAT (version 2009/05/01) soit date à date en regroupant les différents niveaux d'infestation initiale soit pour chaque niveau d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations. Des ANOVA à un facteur, suivies de comparaisons post-hoc (Tukey HSD), au seuil de 5% de significativité, ont été effectuées après avoir vérifié les conditions préalables de normalité et d'égalité des variances. Des transformations Log (x+1) ont parfois été réalisées pour remplir ces conditions. Quand ces conditions n'étaient pas remplies, des tests non paramétriques Kruskal-Wallis et Mann-Whitney ont été utilisés au seuil de significativité de 5%.

3. Résultats

3.1. Survie et déplacements des prédateurs

Comme les colonies de *D. plantaginea*, les prédateurs se développent différemment selon l'infestation initiale. Le développement des prédateurs affecte en retour l'évolution des colonies de *D. plantaginea*, ainsi que la temporalité des modalités (introduction des forficules selon le stade atteint par les syrphes).

Dans la modalité S2F, toutes les forficules sont introduites le quatrième jour (t4) dans la 1ère répétition (R1). Pour R2, le passage de la larve de syrphe au stade L2 et donc l'introduction de la larve de forficule a eu lieu à t2 aux niveaux d'infestation (c, d et e) et à t4 aux niveaux d'infestation (a et b).

Dans la modalité S3F, l'introduction a été faite à t6 au niveau d'infestation (e) et à t8 au niveau d'infestation (c et d) pour R1. Pour R2, les forficules sont introduites à t4 pour les niveaux d'infestations (b, c, d, e). Dans R1, la forficule n'a jamais été introduite au niveau d'infestation les plus faible (a et b) car la larve de syrphe n'est jamais passée au stade L3. De la même manière, il n'a pas été introduit au niveau d'infestation (a) dans R2 puisque la larve de syrphe est morte précocement.

Au cours de l'expérience deux larves de syrphes sont mortes (retrouvées) et deux autres ont disparues (non retrouvées), dans chaque répétition.

La mortalité des larves intervient systématiquement aux plus faibles niveaux d'infestation (a et b). Au niveau d'infestation a, la larve est retrouvée morte dans la modalité syrphe seul (S), à t4 dans R1 et 2. Elle est retrouvée morte dans R2 de la modalité S3F au niveau d'infestation (a) à t4 (avant l'introduction de la forficule), et dans R1 de la modalité S2F, niveau d'infestation (b), à t2 (avant introduction de la forficule).

Les disparitions des larves de syrphes s'observent aussi aux plus faibles niveaux d'infestation (a et b) dans les deux répétitions.

Trois larves disparaissent dans la modalité S1F. Les larves de syrphe ne sont plus retrouvées dès la deuxième observation (t2) au niveau d'infestation (a et b) dans R1 et au niveau d'infestation (b) dans la R2. La quatrième disparition est observée dans R2 au niveau d'infestation (a) dans la modalité S2F, deux jours après son introduction.

Lors de nos observations nous avons pu constater qu'à partir du quatrième jour, la larve de syrphe se déplaçait d'un rameau à l'autre. Ainsi, nous avons pu estimer qu'entre t4 et t8, il y a eu 29% des larves qui ont au moins une fois changé de rameau entre deux dates

successives. Les forficules quant à eux sont presque toujours retrouvées dans la même feuille enroulée, à partir de la deuxième ou troisième observation après leur introduction.

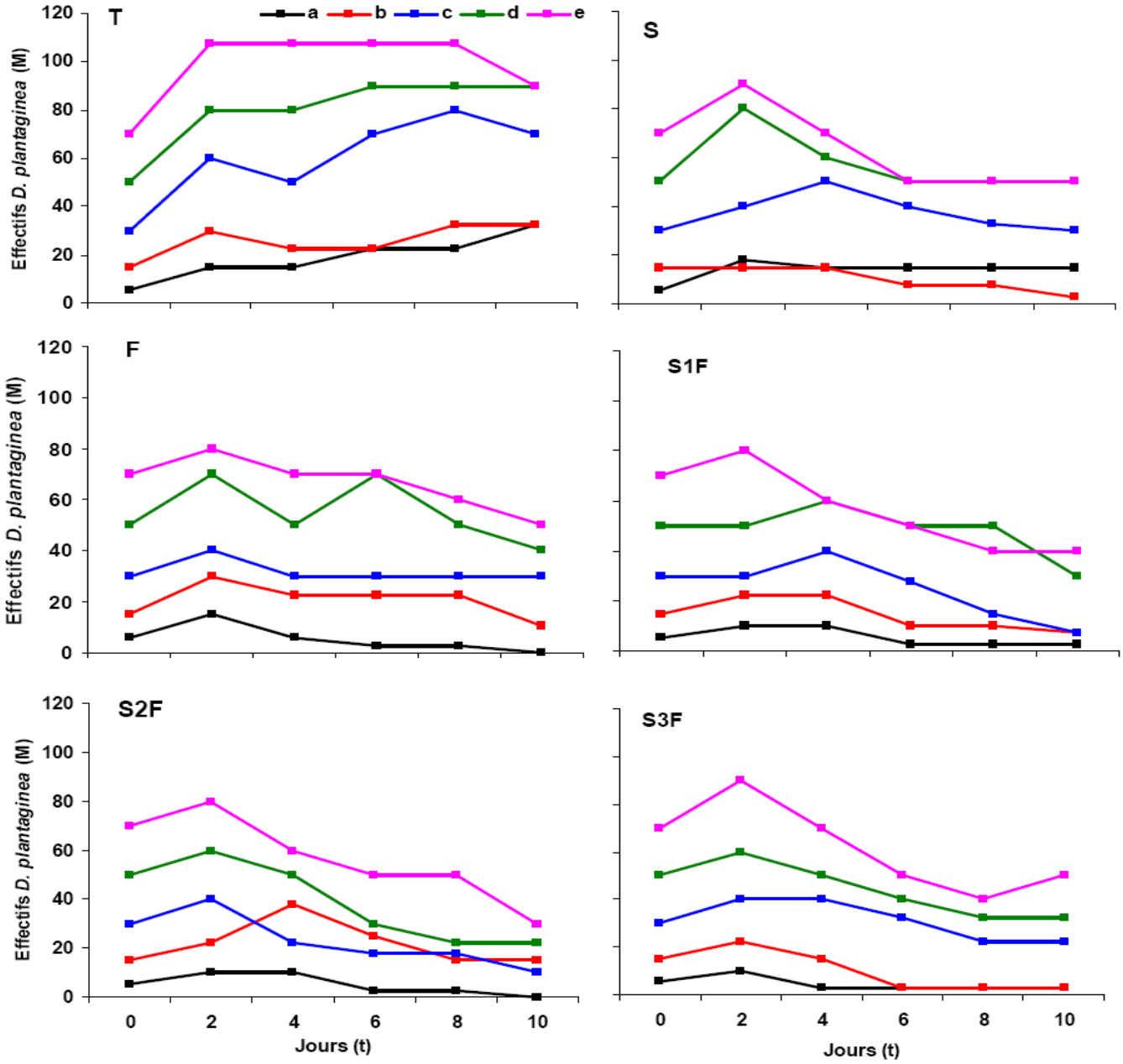


Fig. 36. Évolution temporelle des abondances moyennes de pucerons dans chaque modalité en fonction de la classe d'infestation initiale (a, b, c, d et e). En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F).

3.2. Évolution temporelle des colonies en fonction de la classe d'infestation initiale

En l'absence de prédateurs (T), le nombre de pucerons augmente généralement quelquesoit le niveau d'infestation de départ surtout jusqu'à t8 (Fig. 38). Par contre, dans les modalités avec prédateurs, la colonie connaît une diminution remarquable au bout de 4 à 6 jours surtout lorsque l'infestation initiale est la plus faible (a) menant alors la colonie presque à l'extinction.

3.3. Les abondances de *D. plantaginea* en l'absence ou en présence de prédateurs

Le nombre de *D. plantaginea* en absence de prédateur augmente rapidement pour ensuite se stabiliser (Fig. 37 et 38). En moins d'une semaine, l'effectif de pucerons dans cette modalité a presque doublé. Pour l'ensemble des modalités avec introduction de prédateurs, le nombre moyen de *D. plantaginea* diminue au cours du temps surtout à partir de t6 où les différences commencent à être significatives comparativement au témoin (Fig. 37 et 38 et Tab. 21). Cette diminution semble plus marquée en présence de deux prédateurs que d'un seul, mais cette différence est non significative (Fig. 37 et 38).

Tab. 21. Résultats des ANOVA ou des tests de Kruskal-Wallis testant l'effet du facteur étudié (la prédation exprimée soit en 6 modalités décrites ci-dessous ou synthétisée en nombre de prédateurs) sur les abondances de *D. plantaginea* à chaque date d'observation.

Temps (t)	0, 1 et 2 prédateurs		6 modalités	
	$F_{(2)}$	*P*	$F_{(5)}$	*P*
0	0.000	1.000	0.000	1.000
2	0.896	0.414	0.376	0.863
4	0.904	0.411	0.456	0.807
6	**7.094**	**0.002**	**2.780**	**0.026**
8	**13.085**	**< 0.0001**	**4.998**	**0.001**
10	**16.523**	**< 0.0001**	**6.453**	**< 0.0001**

L'analyse des résultats en fonction de la classe d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations indique également que les abondances moyennes de *D. plantaginea* en absence de prédateur sont significativement les plus élevées surtout aux trois infestations initiales moyenne à fortes (c, d et e) (Fig. 39 et 40 et Tab. 22). Comme précédemment, lorsqu'il n'y a qu'un prédateur, la diminution de l'abondance de *D. plantaginea* semble moins importante que quand il y en a deux, même si nous n'avons pas pu déceler de différence significative (Fig. 39 et 40), sauf pour le niveau d'infestation initiale (d) (Fig. 40).

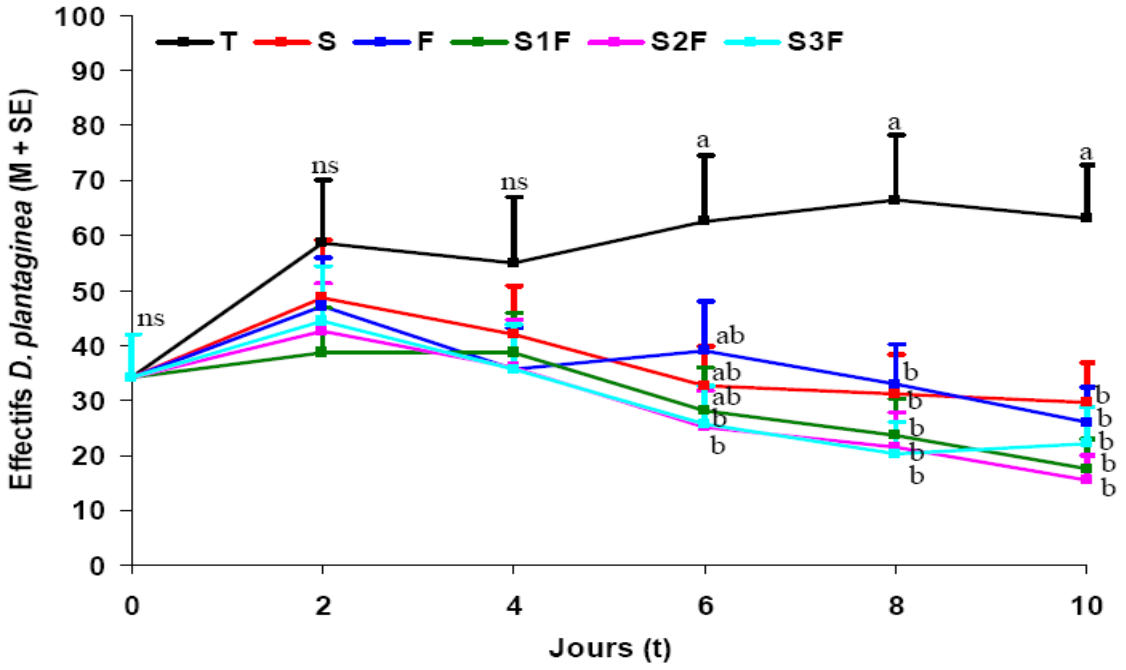


Fig. 37. Évolution temporelle des abondances de pucerons (moyenne + erreur standard) dans chaque modalité en regroupant les différents niveaux d'infestation initiale. En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F). Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5% (chaque date a été séparément testée).

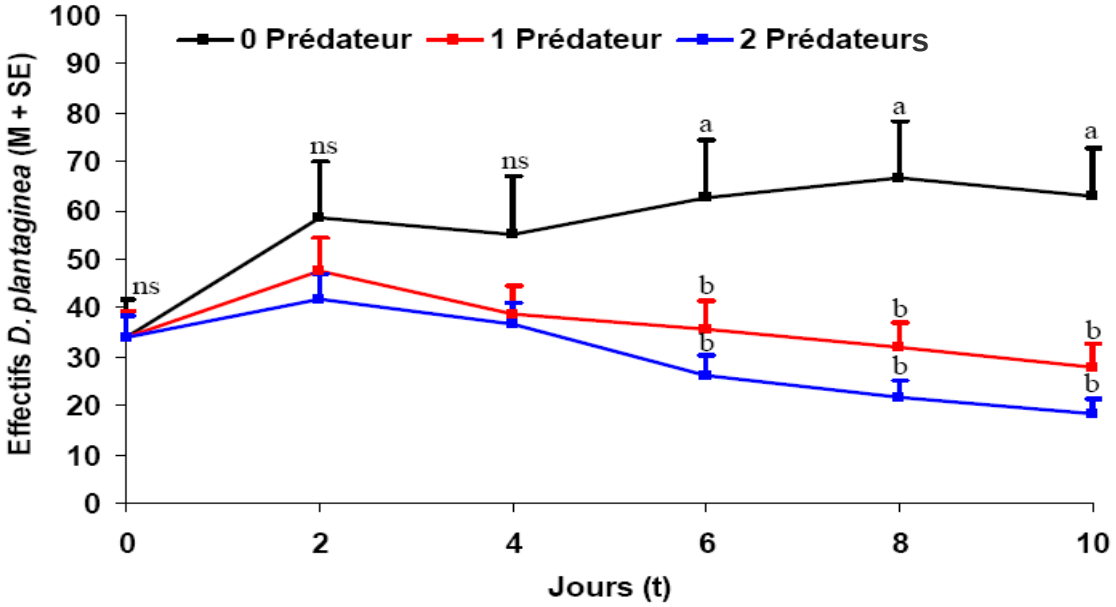


Fig. 38. Évolution temporelle des abondances de pucerons (moyenne + erreur standard) en regroupant les différents niveaux d'infestation initiale. En absence de prédateurs (0 Prédateur), en présence d'une larve de *E. balteatus* ou de *F. auricularia* (1 Prédateur) et en présence d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles (2 Prédateurs). Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5% (chaque date a été séparément testée).

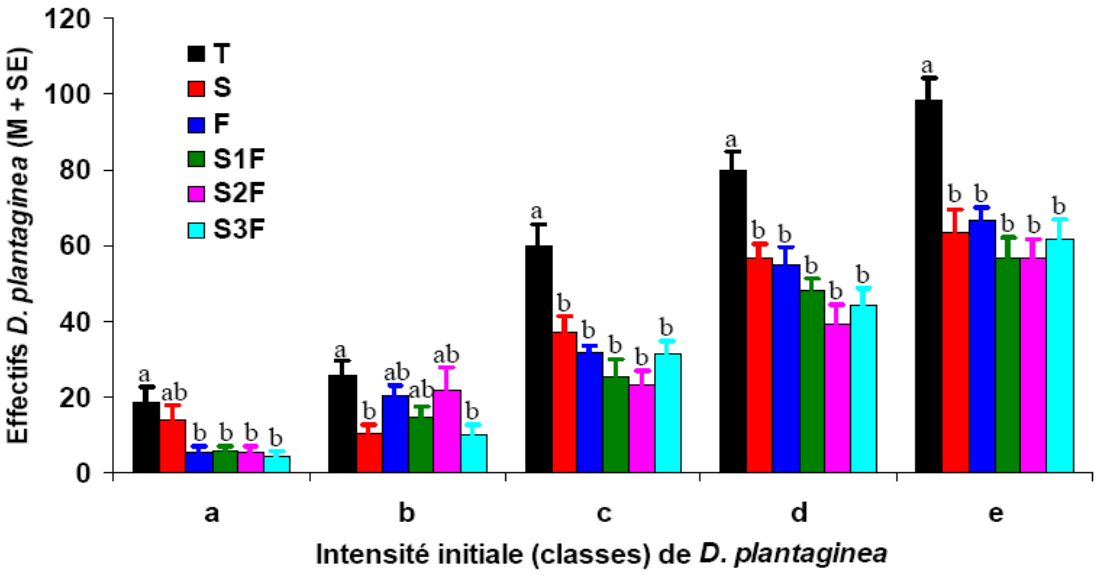


Fig. 39. Les abondances de *D. plantaginea* (moyenne + erreur standard) en fonction de la classe d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations. En absence de prédateurs (T), en présence d'une larve de *E. balteatus* (S), d'une larve de *F. auricularia* (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L2 (S2F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès que le syrphe est passé au stade L3 (S3F). Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5% (chaque classe d'infestation initiale a été séparément testée).

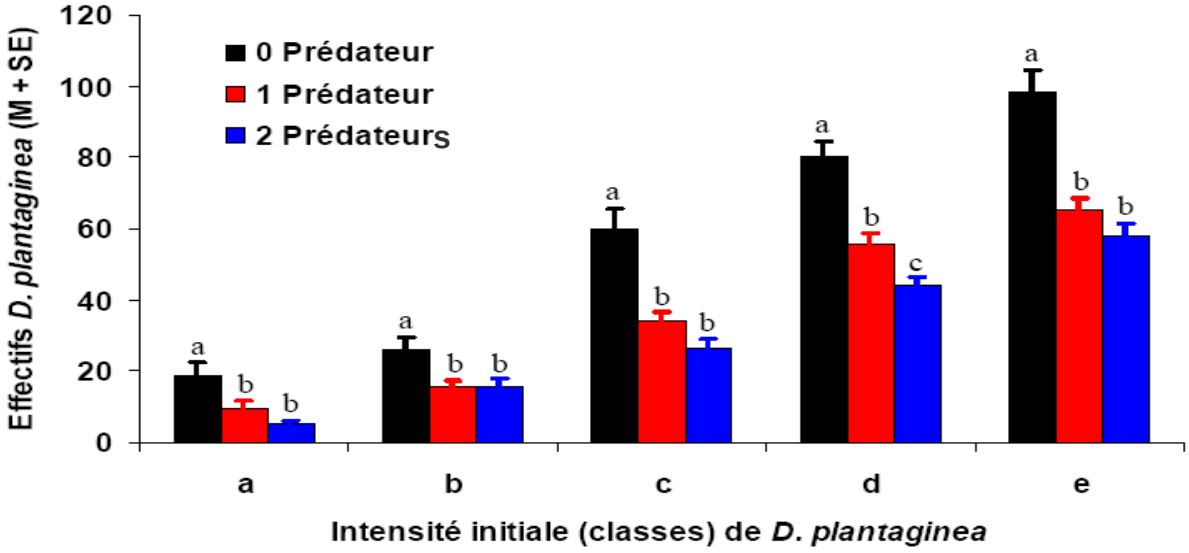
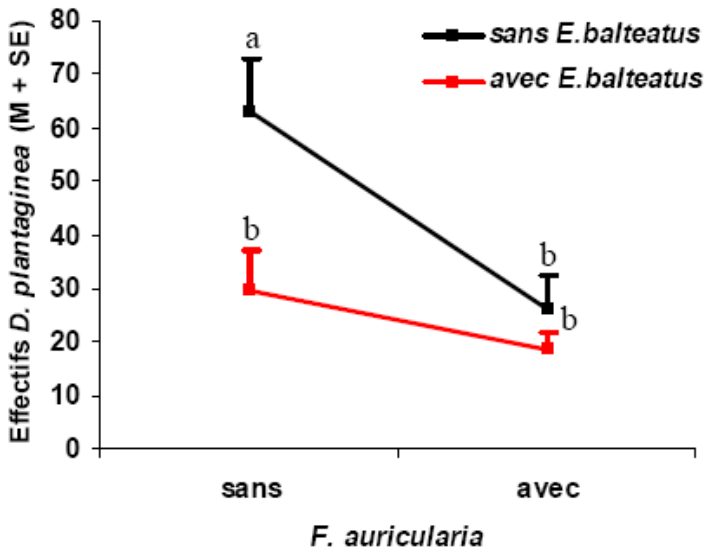


Fig. 40. Les abondances de *D. plantaginea* (moyenne + erreur standard) en fonction de la classe d'infestation initiale en regroupant toutes les dates d'observations. En absence de prédateurs (0 Prédateur), en présence d'une larve de *E. balteatus* ou de *F. auricularia* (1 Prédateur) et en présence d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles (2 Prédateurs). Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5% (chaque classe d'infestation initiale a été séparément testée).

Tab. 22. Résultats des ANOVA ou des tests de Kruskal-Wallis testant l'effet du facteur étudié (la prédation exprimée soit en 6 modalités décrites ci-dessous ou synthétisée en nombre de prédateurs) sur les abondances de *D. plantaginea* pour chaque classe d'infestation initiale.

Classe d'infestation initiale	0, 1 et 2 prédateurs		6 modalités	
	$F_{(2)}$	P	$F_{(5)}$	P
a	**7.780**	**0.001**	**5.668**	**0.0002**
b	**3.161**	**0.019**	**3.219**	**0.012**
c	**23.533**	**< 0.0001**	**9.963**	**< 0.0001**
d	**16.996**	**< 0.0001**	**10.895**	**< 0.0001**
c	**13.940**	**< 0.0001**	**5.734**	**0.0002**



La Fig. 41 permet aussi de visualiser l'effet de présence des prédateurs à la fin de l'expérience (t10). L'effectif de *D. plantaginea* est significativement plus élevé en absence des prédateurs et le plus faible en présence de prédateurs, mais ne diffère pas significativement entre un et deux prédateurs (F = 10.892; df = 3; P = < 0.0001).

Fig. 41. Effet combiné ou non d'une larve de *F. auricularia* et d'une larve d'*E. balteatus* (moyenne de tous les niveaux d'infestations au point final t10 dans la modalité sans prédateur (T), avec le syrphe (S), avec la forficule (F), d'une larve de *E. balteatus* et de *F. auricularia* ensembles dès le début de l'expérimentation (S1F). Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de signification de 5%.

4. Discussion

4.1. Survie, développement et déplacement des prédateurs

Lorsque la nourriture est insuffisante (niveaux a ou b), la larve de syrphe meurt dans la moitié des cas ou alors elle met plus de temps à passer d'un stade larvaire à un autre, son développement et sa survie dépendent donc de la quantité de proies disponibles. L'endroit où

est pondu l'oeuf est donc déterminant pour la survie de l'espèce. En effet, il a été démontré que les femelles de syrphe ne pondent pas en absence de pucerons ou de miellat, et que le nombre d'oeufs pondus dépend du nombre de proies disponibles (Chandler, 1968a,b; Kan, 1988; Entwistle et Dixon, 1989; Bargen et al., 1998; Sadeghi et Gilbert, 2000a; Scholz et Poehling, 2000; Vanhaelen et al., 2001).

Contrairement aux syrphes, les forficules survivent à la raréfaction des proies et aucune larve n'est morte même aux plus faibles densités de pucerons. Lors de nos observations, les forficules se trouvaient soit en bas de la bouteille (sur le fond), soit toujours dans la même feuille enroulée en réponse à l'attaque des pucerons, même après que ces derniers aient été consommés ou aient quitté cette feuille. De fait, les forficules secrètent une phéromone d'agrégation (Sauphanor, 1992; Walker et al., 1993), jouant également un rôle de phéromone de trace pour des individus isolés ou pour des espèces solitaires. Ceci explique que la forficule ait été retrouvée presque toujours au même endroit. Une fois que la feuille est porteuse de cette phéromone, la forficule est attirée et revient s'y cacher pendant la journée. Les larves de syrphe sont retrouvées tantôt sur la pousse de droite, tantôt sur la pousse de gauche. Lorsqu'elles se déplacent vers l'autre pousse, il peut rester des pucerons sur celle qu'elles viennent de quitter. Ainsi, leur déplacement ne semble pas uniquement conditionné par la densité de pucerons restante. Dans la majorité des cas, elles sont retrouvées à proximité des pucerons. Les deux prédateurs n'ont jamais été observés sur la même feuille.

4.2. Évolution temporelle des colonies en fonction de la classe d'infestation initiale

Dans la majorité des cas, les prédateurs, qu'ils soient seuls ou associés, ont été capables de réduire le nombre de *D. plantaginea*. Les prédateurs ont un effet d'autant plus marqué sur la colonie que l'infestation initiale est faible. En effet, nous avons observé une quasi disparition de la colonie au bout de 4 à 6 jours pour le niveaux d'infestation initiale le plus faible (a). Dans le cadre d'une lutte biologique par lâcher, il apparaît donc utile d'agir tôt avant que les colonies aient eu le temps de se multiplier d'où l'intérêt d'un lâcher précoce.

4.3. Évolution des abondances de *D. plantaginea* en absence ou en présence de prédateurs

En absence de prédateur, la colonie de pucerons peut pratiquement doubler ses effectifs en moins d'une semaine. En absence d'observations directes, il est toujours difficile

de prouver l'existence de phénomène d'interaction intra-guilde. Ainsi dans notre cas, les larves de syrphes ont pu mourir ou disparaître à cause d'une alimentation trop faible. Même si nous faisons l'hypothèse que les larves disparues ont été consommées par les forficules, nous ne pouvons affirmer que les larves n'étaient pas mortes avant (nous avons observé de la mortalité en absence de la forficule). Dans la suite de ce chapitre, nous parlerons donc d'interaction intra-guilde entre les syrphes et les forficules (ceci n'excluant pas une véritable prédation intra-guilde mais incluant d'autres types d'interactions indirectes via une compétition alimentaire par exemple). Lorsque les pucerons sont en faible densité, une interaction intraguilde peut survenir. Dans les deux répétitions de l'expérience, il y a eu une disparition de la larve de syrphe L1 en présence de la forficule, pour les faibles classes d'infestation. La diminution de la proie commune favorise alors la prédation intraguilde (Lucas, 2005), phénomène recensé par exemple entre des Coccinellidae et *E.balteatus* (Alhmedi, 2007, 2008). Cette interaction, dans trois quarts des cas, apparaît lorsque la larve de syrphe est au stade L1. Il n'y a qu'un cas, où le syrphe disparaît à un autre stade larvaire (L2) en présence de la forficule. Ceci peut être expliqué par le fait que l'interaction intraguilde apparaît principalement lorsqu'un prédateur généraliste est en présence d'une prédateur-proie de petite taille. L'incidence de la mortalité est inversement corrélée à la taille de la proie, et cette prédation peut changer en fonction du stade de développement des protagonistes (Lucas et al., 1998; Rudolf et Armstrong, 2008). Selon son stade larvaire, le syrphe sera plus ou moins exposé à devenir une proie: au départ, il l'est beaucoup pour ensuite l'être de moins en moins (Lucas, 2005). Or la durée de développement d'un stade larvaire est fonction de la quantité de nourriture disponible (Rojo et al., 1996). Le faible effectif de pucerons augmente la durée pendant laquelle le syrphe est une proie potentielle en réponse à sa petite taille et à la ressource alimentaire alternative qu'il représente. Inversement, lorsque l'effectif des pucerons est élevé, il n'y a pas d'interaction intraguilde observée et dans ce cas, la forficule préfère consommer les pucerons.

Les deux espèces de prédateurs ont des mécanismes de défense efficaces. *F. auricularia* est connue pour se défendre en déplaçant son abdomen équipé d'une pince (Albouy et Caussanel, 1990). De même, bien que les œufs, L1 et L2 de *E.balteatus* soient très sensibles à la prédation (Hindayana et al., 2001), la larve L3 peut tuer les larves d'autres prédateurs tels que les mirides (Fréchette et al., 2006), coccinelles, chrysopes, cécidomyies (Hindayana et al., 2001) et hyménoptères parasitoïdes (Meyhöfer et Klug, 2002). Outre les pièces buccales bien développées, les larves de stade L3 sont plus mobiles et produisent un « slime » pour repousser d'autres prédateurs (Hindayana et al., 2001), et ce beaucoup plus que

les larves plus jeunes. Le « slime » est utilisé par les larves de syrphes comme un gel salivaire visqueux engluant les proies et sert donc de sécrétion défensive (Eisner, 1971).

Il est souvent avancé que cette prédation intraguilde est induite ou augmentée par les conditions de laboratoire. Il est possible que dans des conditions réelles, elle soit moins importante (Kindlmann et Houdkova, 2006). En effet, en laboratoire, les individus sont dans un espace réduit et clos ce qui augmente leur probabilité de rencontre, d'autant plus que la forficule est très mobile. De plus, la ressource (d'origine animale) proposée lors de cette expérience est unique. Les deux prédateurs n'ont jamais été retrouvés dans la même feuille, ce qui peut laisser supposer qu'il y existe un comportement d'évitement. Dans un verger, les deux prédateurs ont moins de chance de se rencontrer et, dans le cas de faibles effectifs de pucerons, la forficule peut alors se tourner vers d'autres proies.

Ainsi, si le syrphe est entièrement dépendant de la présence des pucerons, la forficule ne l'est pas. Un prédateur généraliste présente l'avantage de ne pas être dépendant d'une proie spécifique et en absence de celle-ci, il peut en consommer une autre et survivre. Dans notre cas les forficules ont pu soit manger des feuilles de pommier soit ont exprimé une plus grande capacité à jeûner. Un prédateur spécialisé présente lui l'avantage de ne pas être distrait par une proie alternative (Symondson et al., 2002), sa prédation sera ciblée, c'est pourquoi ce type de prédateur était jusqu'ici préférentiellement choisi dans le contrôle des ravageurs en lutte biologique. En contrepartie, la présence de cette proie est nécessaire à son arrivée et à son développement, et la disparition de sa proie implique sa mort ou sa migration. La présence d'un prédateur généraliste est donc plus facile à pérenniser.

Globalement, nous pouvons affirmer qu'en présence de prédateurs, la colonie de pucerons connaît un développement moindre et que l'association des deux prédateurs semble être plus efficace, même si cette différence est faible, que l'action d'un seul individu. Cependant, l'absence d'additivité de ces effets indique l'existence possible d'interactions pouvant être liées à une compétition pour la ressource.

Cette étude permet de démontrer que ces 2 prédateurs ont une potentialité régulatrice certaine et que la quantité de pucerons disponibles modifie les interactions qui peuvent survenir entre eux.

5. Conclusions

Nous avons observé le développement des colonies en absence et en présence d'un ou des deux prédateurs et selon différents niveaux d'infestation initiaux. Il est apparu que les prédateurs ont un effet beaucoup plus marqué sur la colonie, quand l'infestation initiale est faible. De plus, nous avons constaté qu'une faible densité de *D. plantaginea* peut conduire à des phénomènes d'interaction intraguilde. L'association des deux prédateurs semble être significativement plus efficace pour réguler *D. plantaginea* mais la différence est cependant très faible. L'absence d'additivité de ces effets indique que des interactions entre ces prédateurs (interactions qui pourraient être liées à une compétition pour la ressource) ont eu lieu. Les résultats obtenus dans cette expérimentation menée en laboratoire laisse augurer des possibilités de lâcher en conditions réelles (chapitre 5) pour tester cette technique dans des perspectives d'utilisation en lutte biologique.

Chapitre 4

Reproduction, structure et dynamique de populations printanières de *F. auricularia*

La forficule commune, *F. auricularia* est trouvée en abondance dans les colonies de *D. plantaginea* (chapitre 1 et 2) et a une voracité remarquable conte ce puceron (chapitre 3). Mais, pour limiter sa mortalité due à certaines pratiques agronomiques et améliorer son niveau de prédation et son utilisation pratique dans les programmes de lutte biologique par conservation contre *D. plantaginea*, l'étude de sa phénologie en conditions naturelles de verger est une étape importante. Le but de cette étude descriptive est de fournir des données détaillées d'une part sur la reproduction en conditions naturelles de la forficule auriculaire, et d'autre part sur la structure et la dynamique de ses populations printanières dans les vergers biologiques du pommier dans le sud-est de la France. Nous avons mené, dans un premier temps, une étude sur la reproduction de 50 couples pour acquérir des connaissances sur la mortalité, la durée de développement et les périodes d'occurrence de chaque stade pré-imaginal de *F. auricularia*. Dans un second temps, des observations hebdomadaires des populations de forficule ont été menées tout au long du printemps en 2008 et 2009 à l'aide d'abris artificiels (rouleaux de carton ondulé) et naturels (rameaux infestées par *D. plantaginea*) dans quatre vergers commerciaux en AB situés au Sud d'Avignon et un verger expérimental INRA d'Avignon (sans pesticides). De plus, des prélèvements de forficules ont été effectués en utilisant des bandes de carton ondulé et des colonies de *D. plantaginea* pour déterminer l'occurrence de *F. auricularia* au niveau de l'arbre et des colonies de *D. plantaginea*.

Life table, spring population dynamics and occurrence of the European earwig, *Forficula auricularia* L. 1758 (Dermaptera: Forficulidae) in organic apple orchards in south-eastern France.

Annales de la Société Entomologique de France (*submitted manuscript*)

Hazem Dib [a,b,*], Benoît Sauphanor [b], Yvan Capowiez [b]

[a] *Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Damascus, Damascus, Syria*
[b] *INRA, Unité PSH, Equipe Ecologie de la Production Intégrée, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France*
* Corresponding author: *E-mail address:* hazem.dib@avignon.inra.fr

Abstract. Study of the phenology of natural enemies is an important step to improve their practical use in the biological control programs in a given region. The paper aimed at providing on one hand detailed data on the reproduction under natural conditions of the European earwig (**EE**), *Forficula auricularia* (L. 1758) (Dermaptera: Forficulidae) and on the other hand its spring field population structure and dynamic in organic apple orchards in south-eastern France. Weekly survey of earwig population was conducted throughout spring in 2008 and 2009 using artificial (rolls of corrugated cardboard) and natural (shoots infested by the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Passerini 1860) (Hemiptera: Aphididae)) shelters. Among the four species sampled, EE was clearly the predominant earwig with more than 87% of the abundance. The study of reproduction distinguished two nymph cohorts. The 1st brood, following the first egg laying in late November, had significantly higher pre-imaginal survival (1.74-fold) than the 2nd brood starting in early April. The egg phase was the most vulnerable to mortality with a higher percentage in 1st brood compared to 2nd brood. The nymphal survival increased from N2 onwards with values higher than 96%. No N1 and N2 were observed in the natural shelters in orchards and very few in the artificial shelters. N3 presence was generally observed in both shelters types from end of April to mid of June. N4 was the most abundant life-stage sampled and the only present in the majority of sampling dates, especially from early May onwards. From June onwards, the abundance of new adults of a given year gradually increased especially in the artificial shelters. The earwig abundance in the row beside the hedgerow was significantly higher than in the other rows. This descriptive study is a basis that may enable to develop phenologic models aiming at limiting earwig mortality due to horticultural management practices and increasing the predation level by earwig in the conservative or augmentative approaches.

Keywords: Earwig, Phenology, Subsocial insect, Generalist predator, Rosy apple aphid.

1. Introduction

The European earwig (**EE**), *Forficula auricularia* (L. 1758) (Dermaptera: Forficulidae) is a generalist predator already described as a regulator agent of apple orchard pests worldwide (Carroll and Hoyt, 1984a; Solomon et al., 2000; Nicholas et al., 2005; Suckling et al., 2006). EE is especially considered as a potential predator of apple aphids (Carroll and Hoyt, 1984a; Nicholas et al., 2005; Moerkens et al., 2009) which comprise the greatest part of its food (Mueller et al., 1988). Several studies have indicated its efficiency against the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann 1802) (Mueller et al., 1988; Nicholas et al., 2005) and the green apple aphid, *Aphis pomi* (De Geer 1773) (Carroll and Hoyt, 1984a). Miñarro et al. (2005) and Brown and Mathews (2007) remarked the frequent presence of EE in the colonies of the rosy apple aphid (**RAA**), *Dysaphis plantaginea* (Passerini 1860). RAA is considered as one of the most serious worldwide pest of apple orchards (Miñarro et al., 2005; Brown and Mathews, 2007). The rolled leaves caused by RAA infestation (Forrest and Dixon, 1975) can offer natural shelters to EE during day since they are nocturnal. EE possesses a volatile aggregation pheromone (Sauphanor, 1992; Walker et al., 1993) and it readily hides during the day in shelters, preferably in those releasing this pheromone (Sauphanor et al., 1993; Burnip et al., 2002). Although winged, EE is a sedentary insect and has only rarely been documented to fly (Lamb and Wellington, 1975). Artificial shelters are used (Lamb, 1975) not only to manipulate the level of pest predation by earwig in augmentative or conservative approaches but also to study the development of its field population (Sauphanor et al., 1993; Burnip et al., 2002; Suckling et al., 2006).

The general life cycle of EE is well understood by virtue of many studies (e.g., Worthington, 1926; Behura, 1956; Lamb and Wellington, 1975; Helsen et al., 1998). However, life history, population structure and dynamic studies of generalist entomophagous insects such EE in local conditions is of particular importance to manage their populations in orchards. Indeed these could cause an economic loss and environmental risks especially on local or native arthropod communities (e.g., Simberloff and Stiling, 1996; Thomas and Willis, 1998) as found in USA apple orchards for the invasion by the Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (Brown and Miller, 1998). Such studies may help determining the attributes of population development, identifying the vulnerable life-stages and revealing the causes of mortality (e.g., Birch, 1948). In addition, they may give reliable information on the optimal timing of some management practices that negatively impact earwig populations such as soil tillage (Sharley et al., 2008) and pesticide application (Sauphanor et al., 1993).

One of the most interesting biological aspects of this sub-social insect is the maternal care for the eggs laid in a burrow and for the young nymphs by preventing them against pathogens and predators and provisioning them with food that enhances the nymphal development and survival. After this familial phase, the nymphs disperse from the nest and enter a free-foraging phase (Vancassel and Foraste, 1980; Kölliker, 2007; Kölliker and Vancassel, 2007). The number of egg clutches and the duration of maternal care have been demonstrated to be variable, differentiating two sibling types of this monovoltine species (e.g., Wirth et al., 1998; Guillet et al., 2000). Type (A) which has one nymphal cohort a year with long maternal care duration (until the 2nd nymphal moulting and the appearance of 3rd nymphal (N3) instar) and so late nymphal free-foraging phase. The eggs are laid at the beginning of winter before female overwintering. This type was found to live in cold and high altitude areas. In contrast, type (B) females produce two successive broods per year (rarely three (Worthington, 1926)) and shows shorter care durations for its offspring (until the 1st nymphal moulting and N2 appearance) and so earlier nymphal dispersal of the 1st cohort happens. The 1st egg clutch is laid here at the end of winter after female diapause while the 2nd clutch occurs in spring. This type tends to occur in more temperate and oceanic climates (Lamb and Wellington, 1975; Vancassel, 1984; Vancassel and Quris, 1994; Wirth et al., 1998; Guillet et al., 2000).

Information on the biology and ecology of EE, mainly of type (A), in apple orchards have been given in many countries condition, e.g., in Belgium (Moerkens et al., 2009), Netherlands (Helsen et al., 1998), United Kingdom (Phillips, 1981) and New Zealand (Burnip et al., 2002). In France, many studies indicated that EE tends to be of type (A) in central regions (Wirth et al., 1998) and of type (B) in western (Vancassel, 1984), eastern and southern regions (Sauphanor et al., 1990) including our study site conditions (Avignon). However, very little information is available regarding the occurrence, life table and field population development of EE in apple orchards in south-eastern France conditions. Thus, our objective was to provide detailed data on the life cycle, such as female fecundity and survival, development time and date appearance of each earwig life-stage. This study was based on the survey of 50 earwig couples. In addition, we conducted a two-year study based on weekly survey of the spring population structure and dynamics of the examined species in one insecticide-free and four organic apple orchards using artificial (rolls of corrugated cardboard) and natural (shoots infested by RAA) shelters.

2. Materials and methods

2.1. Study of life table

The rearing of EE for studying its life table in the conditions of south-eastern France was established from fifty couples trapped using corrugated cardboard strips removed in early autumn in two organic apple orchards located near Avignon [43°56'55"N 4°48'30"E]. They were reared outdoor under a shelter in natural conditions of temperature, photoperiod and humidity.

Each couple was isolated in an individual plastic cage (5 cm diameter and 2 cm high) with 1.5 cm ventilation hole covered with insect-proof net in each lid centre. Wet sand was put in each cage to provide the overwintering refuges and egglaying sites. The sand was re-humidified once a week. Insects were fed every week with ground pollen which is known to be a satisfactory alternative food source for oviposition (Sauphanor et al., 1992, 1993). As the male is naturally expelled by the female to prevent cannibalistic feeding on the eggs (Moerkens et al., 2009), males were removed from the cages as soon as females laid an egg clutch (1st brood).

After the 1st moulting, N2 found in each cage were transferred using soft pincer to larger plastic cage (8 cm diameter and 8 cm high) with 3 cm ventilation hole covered with insect-proof net in each lid centre while the females were maintained in the small cages to lay the 2nd egg clutch (2nd brood). After the 1st moulting of the 2nd brood, N2 were likewise transferred to new larger plastic cage. The inner sides of the larger plastic cages were coated with liquid Teflon (Fluon) to prevent the insects from escaping. The nymphs were fed ‘ad libitum’ on artificial medium following the method described by Sauphanor et al. (1992). As EE is nocturnally active and hides during the day (Sauphanor et al., 1993), small corrugated cardboard rolled into cylinders were added in the rearing boxes to provide suitable shelters. The EE goes through four nymphal instars before reaching adulthood (Fig. 42) (Lamb and Wellington, 1975).

From early November 2008 to late July 2009, cages were checked every two days intervals for determining the number, developmental time, survival and occurrence dates of each instars of both broods until adulthood. The sex ratio was then computed.

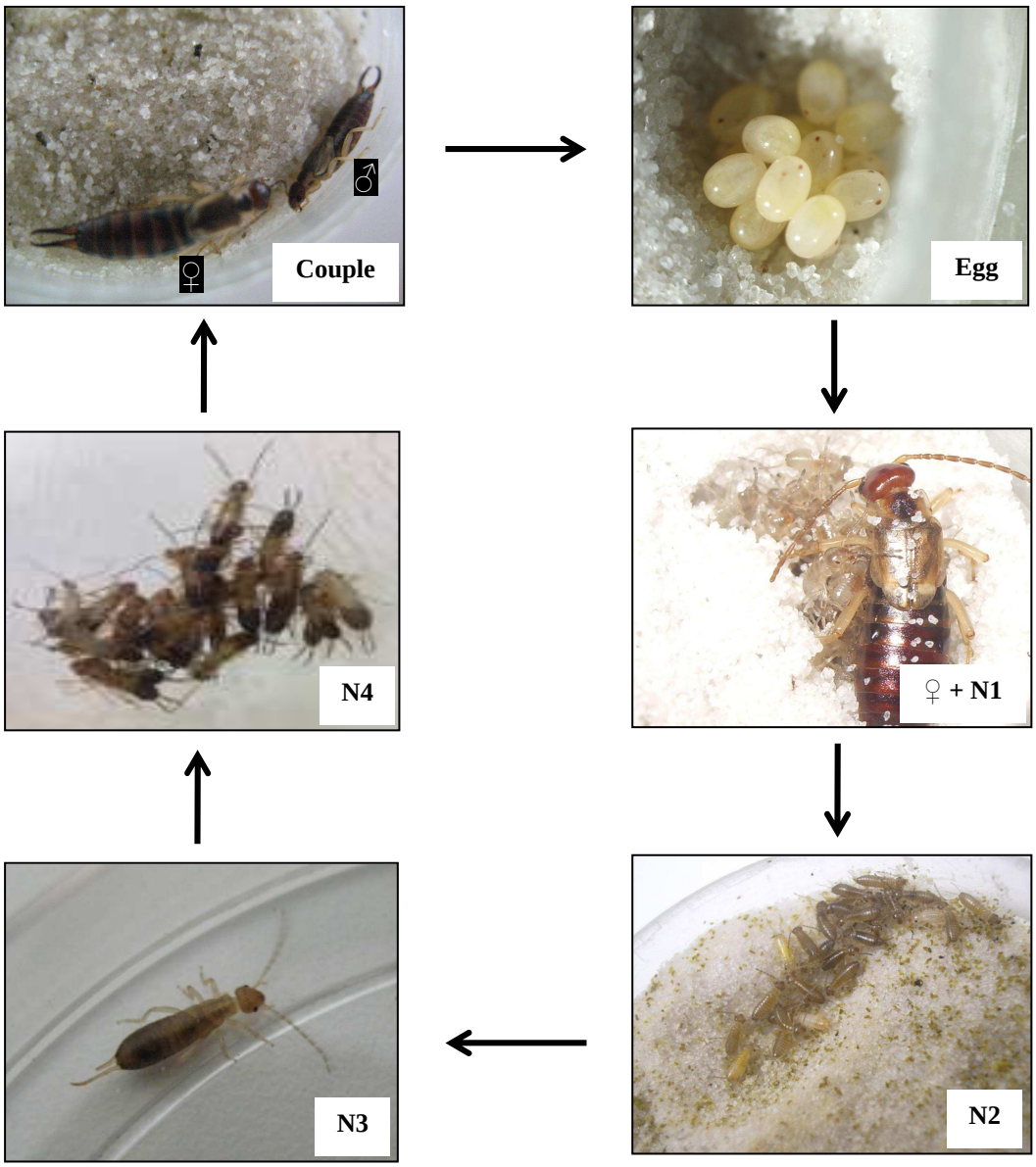


Fig. 42. Life cycle of the European earwig, *F. auricularia*.

2.2. Study apple orchards

Earwig population in apple trees was assessed throughout the 2008 and 2009 spring seasons in five orchards of 3.63 ha in total: one INRA experimental free-insecticide orchard located close to Avignon and four commercial organic orchards (n°1, 2, 3, and 4) located 10 to 20 km south of Avignon (Tab. 5). They were planted with four cultivars susceptible to RAA infestation: Golden Delicious (n°1 and 2), Akane (n°3), Royal Gala (INRA and n°4) and Granny Smith (INRA). Trees were about 9- (INRA, n°1 and 2) and 15-year-old (n°3 and 4). Monthly mowing between tree rows and tillage between trees within the rows were performed to control spontaneous weed in all orchards. The INRA experimental orchard was under

minimal pesticide management program. The only pesticides applied were in 2009 to control the powdery mildew fungal disease (*Podosphaera leucotricha* (Ellis & Everh.) E.S. Salmon (1900)) using penconazole (18 May) and bupirimate (19 June) fungicides and no insecticides were used in either season. The organic orchards were managed following organic production guidelines and no synthetic pesticides or fertilizers were used. A fungicide program using copper and sulphur preparations was used to control apple scab (*Venturia inequalis* (Cooke) G. Winter (1875)) and/or powdery mildew diseases. Insecticides were applied to control codling moth and aphids. The codling moth control relied on granulosis virus treatments (all organic orchards) and mating disruption technique (n°1 and 3). Two (1 and 10 March 2008) and five sprays (between 13 and 26 March 2009 at 3-day intervals) of mineral oils were applied to control aphids on n°3 orchard. Two paraffin oil sprays were applied in late March and early April to control aphids on n°4 orchard. In contrast, the n°1 and 2 orchards received two treatments of kaolin (in early March) and one of rotenone (in early April) to control aphids.

2.3. Spring population dynamics of earwig

The earwigs were sampled using both artificial and natural refuges. Artificial shelters consisted of corrugated cardboard (40 cm long × 5 cm wide) rolled to form cylinders (5 cm diameter) and inserted in PVC tubes (5 cm diameter, 5 cm high) for weather protection. Shelters were attached with metal wire horizontally to tree trunks at 40 to 50 cm above the soil (Fig. 43).

Fig. 43. Artificial shelter (left) and cardboard band (right) used in earwig sampling.

20 Shelters per orchard were attached in 4 adjacent (n°4 orchard) or non-adjacent (other orchards) rows. Five shelters were installed per row (one every five trees) as follow; three in the middle of orchard and one close to the hedgerow. The latter consisted of mono- (cypress) and multi-species plants in INRA and organic orchards, respectively (Fig. 44). Five shelters were also installed in five non-adjacent locations in the hedgerow at approximately equal distances from each other as for shelters in apple rows.

Fig. 44. The cypress hedgerow in INRA orchard (left) and the multi-species hedgerow in n°3 orchard (right).

Every weekly count, we powerfully blew the shelters and all earwigs were received in a plastic box (25 x 25 x 10 cm^3) whose inner sides were coated with liquid Teflon (Fluon) to prevent the insects from escaping. Earwig sampling started one week after the shelter installation. We sampled earwig populations weekly from 5 May and 9 March to 3 and 9 July, respectively, in 2008 and 2009 depending on orchard and spring development of RAA on apple trees in each orchard. Nymphal life-stages were differentiated by size, antennal segments and presence of the rise of the posterior wings and adult sex by the cerci form; strongly curved in males and approximately straight in females (Albouy and Caussanel, 1990). Once counted, earwigs were released at the base of the sampled tree and the shelter was replaced at the same location.

For earwig sampling in natural shelters, 50 terminal one-year old shoots per orchard were randomly selected early in spring among those infested with RAA and marked using coloured ribbons. The presence of earwig nymphs and adults was weekly assessed on these shoots by visual controls, depending on the orchard, during the spring development period of RAA on apple trees from 7 and 8 April to 3 July and 19 June, respectively, in 2008 and 2009.

2.4. Earwig species

To identify the earwig species in the studied orchards in the conditions of south-eastern France, we sampled the earwig insects by two methods. Firstly, ten bands of corrugated cardboard (50 cm long × 10 cm wide) per orchard, as artificial traps, were attached with iron wire to trunks of ten random non-adjacent trees (one band per tree) at 20 to 30 cm height from soil (Fig. 43). Tree trunks with artificial shelters for dynamic study were excluded from this sampling. Two sampling series per year were performed (in May and June). At the end of each sampling series, the bands were removed and transferred to the laboratory for further identification of the earwigs found. Secondly, ten RAA colonies per orchard, as natural traps, containing different life-stages of earwig were weekly sampled during the development period of RAA. Previously marked shoots for dynamic study were of course excluded from the sampling. In the two sampling methods and in case of the presence of nymphal specimens, they were reared in the laboratory until the adult emergence. Each earwig adult was then individually stored in a numbered tube containing a small amount of 70% ethyl alcohol for further identification. Adults were then identified to species level in the laboratory under a dissecting microscope using identification key of Albouy and Caussanel (1990).

2.5. Statistical analysis

Data on the number and developmental time of each earwig life-stage resulted from the study of life table of the 50 couples were computed and the differences between the two broods were analysed using a Student’s t-test with a significance level of 5%. Mother mortality, survival of each earwig life-stage and sex ratio were compared between the two broods using contingency tables and Chi-square analysis with a significance level of 5%.

In the field study, the earwig abundance was pooled per artificial (n = 20) or natural (n = 50) shelter in each orchard across each season. The earwig number sampled in the artificial shelters installed in three sectors (centre of orchard (n = 15), beside hedge (n = 5) and hedge (n = 5)) were also computed in each orchard across each season. Then the effect of orchard and year on these abundances was analyzed. Data were $\log_{10}(x+1)$-transformed to reduce heteroscedasticity. Homogeneity of variance and normality were then checked using Bartlett's and Shapiro-Wilk tests, respectively. We performed a 2-factor ANOVA followed by post-hoc comparisons (Tukey HSD) with a significance level of 5% when these requirements were met, otherwise a Kruskal-Wallis followed by post-hoc comparison tests.

The correlation between the mean earwig abundances sampled in the artificial and natural shelters in each orchard across each season was computed and compared separately for significance using a Pearson correlation test with a significance level of 5%.

All data were analyzed using XLSTAT Version 2009/05/01.

3. Results

3.1. Earwig species

A total of 258 and 1061 earwigs were collected from 740 RAA colonies (0.35 earwigs per colony on average) and 200 cardboard bands (5.31 earwigs per band on average) during the two study years on the five orchards. Two earwig species belonging to Forficulidae family were recorded from the sampling colonies and bands (Tab. 23): EE (87.2% and 88.9% of all earwig recorded, respectively, in colonies and bands during the two years of study) and *F. pubescens* (Gené 1839) (12.8% and 10.7%). The sex ratio (females %) was 66.2 and 62.1% for EE and 54.5 and 56.6% for *F. pubescens* in the earwig populations collected from colonies and bands, respectively.

Tab. 23. *Forficula* species (male and female) recorded from the sampling RAA colonies (Col.) and cardboard bands throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards in south-eastern France.

Orchard	Sex	2008				2009				Total	
		F. auricularia		*F. pubescens*		*F. auricularia*		*F. pubescens*			
		Col.	Band	Col.	Band	Col.	Band	Col.	Band	Col.	Band
INRA	Male	9	143	1	2	14	43	-	4	24	192
	Female	15	244	2	2	15	34	-	2	32	282
n°1	Male	2	19	-	-	9	34	1	-	12	53
	Female	9	50	1	3	9	44	-	1	19	98
n°2	Male	2	5	1	-	4	17	1	3	8	25
	Female	10	13	1	-	11	23	-	2	22	38
n°3	Male	9	62	-	-	14	19	1	-	24	81
	Female	34	103	1	-	18	33	1	-	54	136
n°4	Male	8	6	2	30	5	9	8	10	23	55
	Female	14	13	10	40	14	29	2	14	40	96
Total	Male	30	235	4	32	46	122	11	17	91	406
	Female	82	423	15	45	67	163	3	19	167	650
Total		112	658	19	77	113	285	14	36	258	1056

In addition, two other earwig species were recorded during 2008 from sampling bands: four individuals (one (male) and three (one male and two females) individuals in the INRA and n°3 orchards, respectively) of *Euborellia moesta* (Gené 1839) (Carcinophoridae) and one individual (female) *Labidura riparia* (Pallas 1773) (Labiduridae) in the n°3 orchard.

3.2. Study of life table

The parameters of the life table of the two broods of the studied earwig couples are listed in (Tab. 24).

Tab. 24. Life table parameters, indicated by mean ± standard error and percentage, of the two broods from the 50 studied couples of *F. auricularia* from egg laying to adulthood, including first (N1), second (N2), third (N3), fourth (N4) and total (N) nymphal life-stages, in the south-eastern France conditions.

Life-stage	Parameter	1st brood	2nd brood
Egg	Number	55.64 ± 1.47 **a** (50)	34.81 ± 2.93 **b** (31)
	Mother mortality (%)	22.00 **b** (50)	41.94 **a** (31)
	Developmental time (days)	53.49 ± 2.09 **a** (39)	15.61 ± 0.59 **b** (18)
	Survival (%)	58.95 **a** (50)	41.06 **b** (31)
N1	Number	43.16 ± 2.12 **a** (39)	24.61 ± 2.50 **b** (18)
	Mother mortality (%)	2.56 **a** (39)	5.56 **a** (18)
	Developmental time (days)	25.74 ± 0.67 **a** (38)	19.12 ± 0.12 **b** (17)
	Survival (%)	90.00 **a** (38)	74.50 **b** (17)
N2	Number	38.84 ± 2.29 **a** (38)	19.41 ± 1.74 **b** (17)
	Developmental time (days)	17.00 ± 0.64 **a** (38)	9.94 ± 0.62 **b** (17)
	Survival (%)	97.49 **a** (38)	96.06 **a** (17)
N3	Number	37.87 ± 2.31 **a** (38)	18.65 ± 1.60 **b** (17)
	Developmental time (days)	17.08 ± 0.55 **a** (38)	10.88 ± 0.42 **b** (17)
	Survival (%)	99.31 **a** (38)	99.69 **a** (17)
N4	Number	37.61 ± 2.33 **a** (38)	18.59 ± 1.62 **b** (17)
	Developmental time (days)	22.18 ± 0.53 **a** (38)	16.82 ± 0.38 **b** (17)
	Survival (%)	99.37 **a** (38)	100.00 **a** (17)
N	Number	39.37 ± 2.24 **a** (38)	19.53 ± 1.74 **b** (17)
	Developmental time (days)	82.00 ± 0.92 **a** (38)	56.77 ± 0.85 **b** (17)
	Survival (%)	86.59 **a** (38)	71.33 **b** (17)
Adult	Number	37.37 ± 2.35 **a** (38)	18.59 ± 1.62 **b** (17)
	Male number	19.50 ± 1.48 **a** (38)	8.00 ± 1.53 **b** (17)
	Female number	17.68 ± 1.12 **a** (38)	10.59 ± 1.38 **b** (17)
	Sex ratio (% females)	47.32 **a** (38)	56.96 **a** (17)
Total	Developmental time (days)	135.37 ± 2.33 **a** (38)	72.18 ± 1.20 **b** (17)
	Survival (%)	51.04 **a** (50)	29.29 **b** (31)

Values followed by different letters within the same row represent the significant differences based on Student's t-test (number and developmental time) and Chi-square test (mother mortality, survival and sex ratio) at the 5% significance level.
Number of test couples (with their offspring) is indicated in parentheses.

The two broods (from egg laying until adult appearance) occurred between 24 November 2008 and 24 June 2009 for the 1st brood and between 3 April and 13 July 2009 for the 2nd one (Fig. 45). The egglaying of the 1st brood occurred between 24 November 2008 and 13 February 2009 (Fig. 45). Only 31 earwig females succeeded to survive and to oviposit the 2nd brood (Tab. 24).

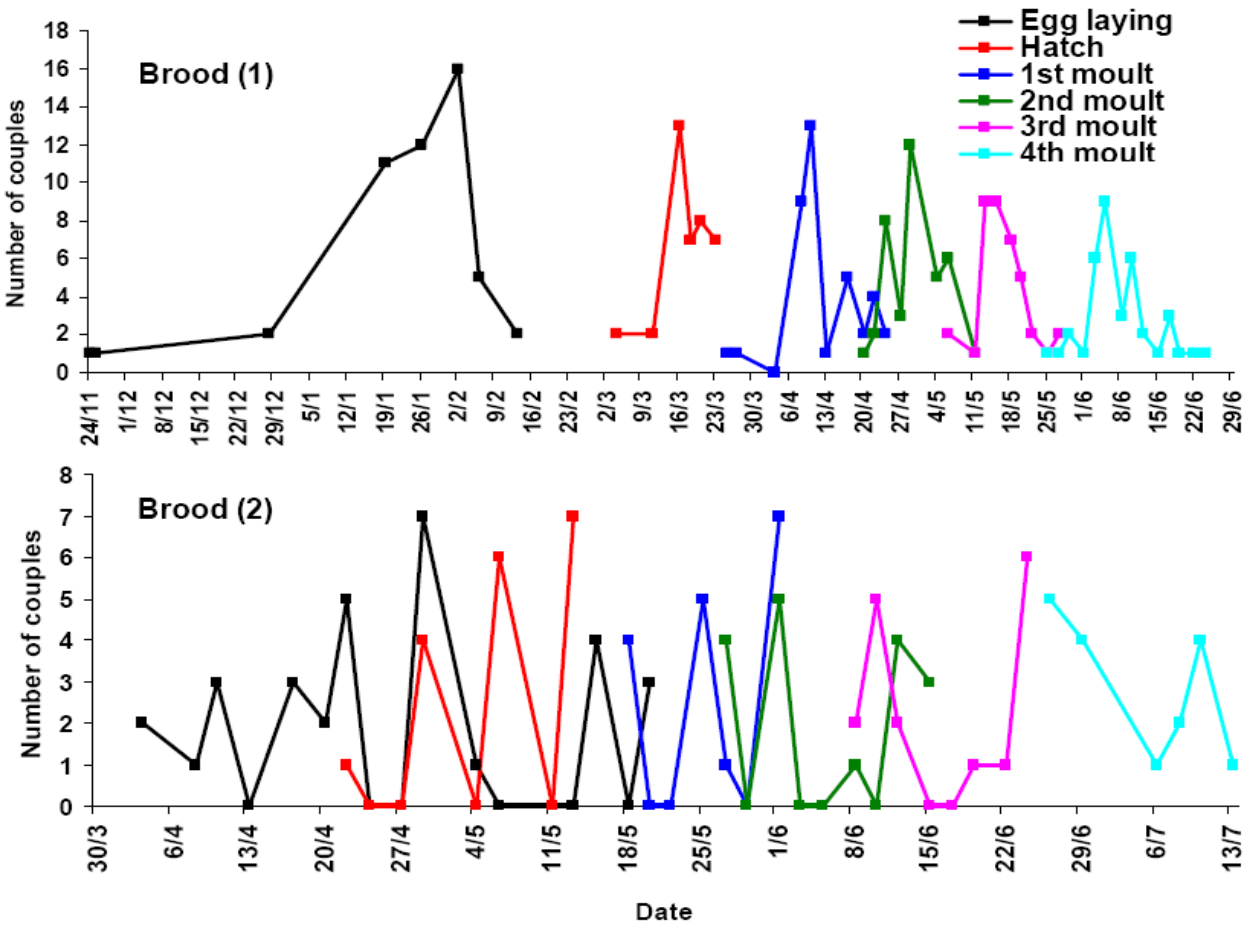


Fig. 45. Dates of occurrence of each life-stage of the two broods of the 50 studied couples of *F. auricularia* from egg laying to adulthood, including first (N1), second (N2), third (N3), fourth (N4) and total (N) nymphal life-stages, in the south-eastern France conditions.

The oviposition period of the 2nd brood was shorter than that of the 1st one which egglaying occurred steadily between 3 April and 20 May 2009 and peaked slightly on 29 April (in 22.6% of the 31 cages) (Fig. 45). After egglaying, 11 and 13 mothers died respectively from the 50 and 31 mothers who oviposited the 1st and the 2nd brood and thus the mother mortality was significantly higher (X^2 = 8.295; *df* = 1; *P* = 0.004) in the 2nd brood (Tab. 24). After egg hatching and before the 1st moulting, one mother and their N1 of each brood period died and thus the observations were done on only 38 (1st brood) and 17 (2nd brood) cages (Tab. 24). After the 1st moulting of the second brood, all 17 earwig mothers died during the period between 20 and 29 May 2009. Earwig females laid a mean (± standard error) of 55.64 ± 1.47 eggs in the 1st brood and significantly less (*t* = 7.030; *df* = 79; *P* < 0.0001), i.e., 34.81 ± 2.93 eggs in the 2nd one (Tab. 24). Expectedly, the development of earwig life-stages lasted significantly more time (*t* = 17.586; *df* = 53; *P* < 0.0001) in the 1st brood compared to the 2nd one especially for egg hatch (*t* = 12.160; *df* = 55; *P* < 0.0001) that was 3.43-fold longer while for total nymphal life-stage (*t* = 16.930; *df* = 53; *P* < 0.0001) was only 1.44-fold longer

(Tab. 24). The 1st brood from egg to adulthood showed significantly higher survival (X^2 = 9.188; *df* = 1; *P* = 0.002) by 1.74-fold compared to 2nd brood (Tab. 24). The mortality was unevenly distributed over the different life-stages which the egg hatch was the phase accounting for the higher mortality observed prior to adult life-stage (Tab. 24). However, the success of egg hatch (X^2 = 5.780; *df* = 1; *P* = 0.016) and 1st moulting (X^2 = 6.788; *df* = 1; *P* = 0.009) were significantly higher in the 1st brood compared to 2nd one (Tab. 24). The mortality decreased after the 1st moulting, i.e., in N2, N3 and N4, with rate of survival higher than 96%. The differences of survival were not significant between the two broods (Tab. 24). Both sexes were almost equally distributed in the two broods (49.5% females of all individuals of the two broods pooled) (Tab. 24).

3.3. Spring population dynamics of earwigs

Two species (EE and *F. pubescens*) were noted during the field observation in both shelter types. But only the EE populations which represented more than 95 and 98% (numbers pooled across five orchards and two years) of earwig populations found, respectively, in artificial and natural shelters were considered in this study.

Total arthropods sampled in the artificial shelters throughout the two years in the five orchards studied are shown in Tab. 24. The study of earwig population in the artificial shelters in 2008 did not allow determining the exact appearance date of each life-stage because field observations started when various life-stages were already present together (Fig. 46). In contrast, the date of appearance in the five orchards was well defined in 2009 when the population sampling started earlier from 9 March (Fig. 46). EE in total number increased with time during the observation period in the five orchards and during the two years of study except to n°3 orchard in 2009 (Fig. 46). The abundance of the two younger nymphs of earwig was low (0.4% of all earwig life-stages pooled across orchards and years for N1 and 2.3% for N2) from the observation beginning to early June. Of the total of earwig at all life-stages observed, the N3, N4, female and male varied respectively between 11.3 and 23.1, 38.7 and 72.5, 5.8 and 23.4 and between 0.9 and 16.7% in 2008 and between 8.0 and 23.4, 30.5 and 53.1, 13.6 and 33.0 and between 9.9 and 28.8% in 2009. While the presence of N3, N4 and female of earwig was noted on all sampling dates in 2008, the appearance of these life-stages was sequential in 2009 (Fig. 46). The N3 presence was generally steady during the observation period in 2008 but in 2009 it occurred generally from 21 April to 15 June with

Tab. 25. Total arthropod groups sampled in 20 artificial shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France.

Order	Taxon or common name	INRA		n°1		n°2		n°3		n°4	
		2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Dermaptera	*F. auricularia*	679	3274	984	1097	1455	1592	6488	5579	354	1157
	F. pubescens	15	25	31	7	87	56	20	14	340	553
Araneae	Salticidae	4 (5)	5 (2)	12 (10)	67 (27)	11 (8)	29 (2)	5 (6)	28 (5)	-	4 (2)
	Gnaphosidae	8 (5)	19 (5)	5 (7)	11 (6)	6 (1)	28 (6)	2 (6)	9 (3)	(10)	8 (6)
	Clubionidae	-	1 (2)	3	3	4	4 (2)	1 (4)	6	1	- (1)
	Thomisidae	-	1 (1)	1	7 (4)	2	- (1)	- (2)	2 (3)	1 (4)	5 (3)
	Zodariidae	-	2 (1)	- (1)	20 (1)	- (1)	2	-	10 (1)	1	17
	Dysderidae	- (1)	1 (1)	-	- (1)	-	1 (1)	1	15	-	1
	Others	2 (2)	5	4	2	10	5	3	1	6	2
Isopoda	Woodlouses	193	169	564	576	5	167	74	288	11	266
Phalangida	Opiliones	-	3	-	-	-	1	-	-	-	-
Blattaria	Cockroaches	-	-	-	8	-	1	-	7	-	3
Hymenoptera	Braconidae	6	2	-	4	-	1	2	1	-	5
	Formicidae	3	7	4	47	4	10	3	42	11	46
Coleoptera	Coccinellidae	1	3	1	6	-	2	-	1	-	1
	Curculionidae	-	41	-	8	-	6	-	4	-	7
	Staphylinidae	-	-	-	34	2	9	-	-	-	22
	Cantharidae	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-
	Others	2	-	5	5	3	6	-	1	5	3
Diptera	Syrphidae	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Neuroptera	Chrysopidae	1	2	-	2	2	-	-	-	-	-
Hemiptera	Miridae	-	1	3	81	14	71	1	15	-	7
	Cicadellidae	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Acari	Trombidiidae	-	28	-	1	-	71	-	12	-	5
Pseudoscorpionida	Pseudoscorpions	-	-	-	8	-	-	-	-	-	1
Diplopoda (class)	Millipedes	-	1	-	3	-	4	-	2	-	-
No. sampling dates		6	18	7	18	7	18	6	18	5	18

In addition: spiders sampled in 20 cardboard bands (pooled per orchard and year) are indicated in parentheses.

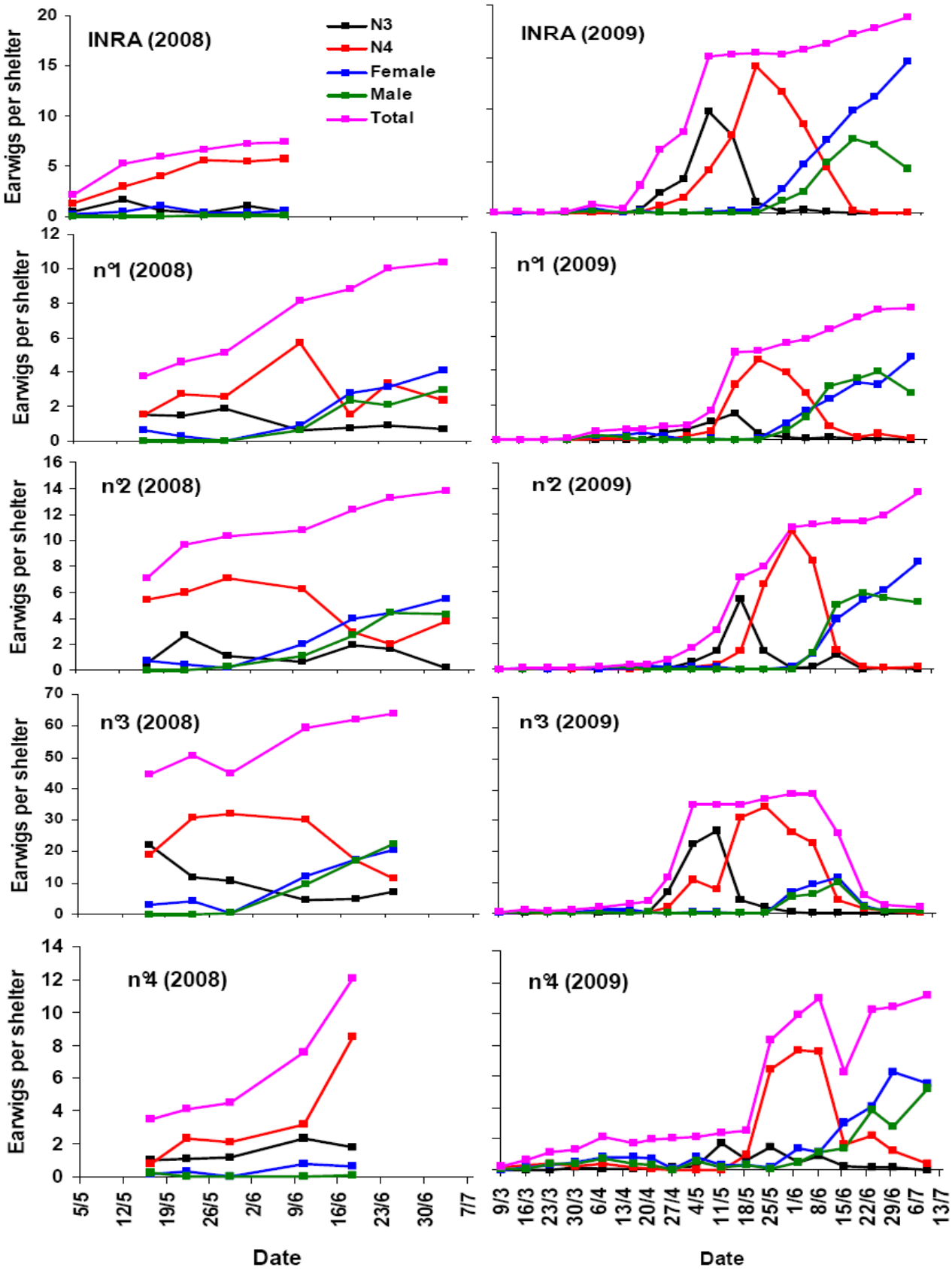


Fig. 46. Temporal évolution of mean numbers of *F. auricularia* population at third (N3), fourth (N4) nymphal, adult (female and male) and all (total) life-stages sampled in the artificial (corrugated cardboard) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France.

a maximum peak on 11 (INRA and n°3) and 18 May (n°1, 2 and 4) (Fig. 46). In 2009, N4 was present at all observation period (as found in 2008 in all orchards) in n°3 and 4 orchards (except to 9 and 23 March in n°3 and 27 April, 4 and 11 May in n°4) but not in other orchards (Fig. 46). N4 peaked on 29 May (n°2 and 3), 10 June (INRA and n°1) and 18 June (n°4) in 2008 and on 25 May (INRA, n°1 and 3) and 2 June (n°2 and 4) in 2009 (Fig. 46). The female presence was almost noted at all sampling dates in 2008 and from 16 (INRA and n°1) and 30 March (n°2, 3 and 4) onwards in 2009 (Fig. 46). However, the abundance of adults (male and female) was low before June (especially for males) and started gradually to increase from the early June onwards during the two years of study (Fig. 46).

The total number of earwig populations sampled in the artificial shelter installed in the row beside the hedgerow was significantly higher than those in the two other sectors (in the centre of orchard and in the hedgerow) in all orchards and during the two years of study, with the exception of the INRA orchard in 2009 where the differences were not significant between the two sectors: beside the hedgerow and the middle of orchard (Fig. 47). In addition, the earwig densities recorded in the centre of orchard were significantly higher than those in the hedgerow in all orchards and during the two years of study (Fig. 47).

The earwig nymphs appeared late in the trees relatively to the RAA infestation colonies from 7 (n°3), 13 (INRA), 16 (n°1 and 2) and 23 May (n°4) in 2008 and from 29 April (INRA and n°1) and 6 May (n°2, 3 and 4) in 2009 onwards (Fig. 48). The earwig abundance increased generally with time to a maximum peak followed by a steady decline following the decline until the complete extinction of the RAA population (Fig. 48). N1 and N2 were never observed in the RAA colonies. The N3 represented 3.7 to 24.3% of all earwig life-stages recorded in the RAA colonies during the two years of study. Its presence was generally restricted to the two last weeks of May (INRA, n°1, 2 and 3) and the 1st week of June (n°4) in 2008 and the two (n°2, 3 and 4) and three first weeks of May (INRA and n°1) in 2009 (Fig. 48). N4 was the most abundant earwig life-stage observed in the RAA colonies during the observation period with 60.7 to 82.8% (of the total of earwig at all life-stages observed) in 2008 and 43.7 to 69.2% in 2009. N4 was almost present at all sampling dates from 25 April (n°3), 13 (INRA), 16 (n°1 and 2) and 23 May (n°4) in 2008 and from 29 April (INRA), 6 (n°2 and 3) and 12 May (n°1 and 4) in 2009. N4 reached its maximum peak on 2 (INRA) and 9 June (organic orchards) in 2008 and on 27 May (INRA, n°3 and 4) and 3 June (n°1 and 2) in 2009 (Fig. 48). Earwig males were not observed in INRA (two years) and n°2 (2009) while they were rarely recorded with an average of 4.0% in the other orchards mainly in mid-June. Earwig female was the 2nd most life-stage recorded after N4 with 9.4 to 26.8% in 2008 and

15.0 to 34.0% in 2009 during the RAA season on apple trees. Female presence was mainly from the mid-May onwards with a slight peak around 9 June (± 1 week) (Fig. 48). In addition, few earwig females were observed from mid-April to early May in 2008 (INRA) and 2009 (INRA, n°1 and 2) (Fig. 48).

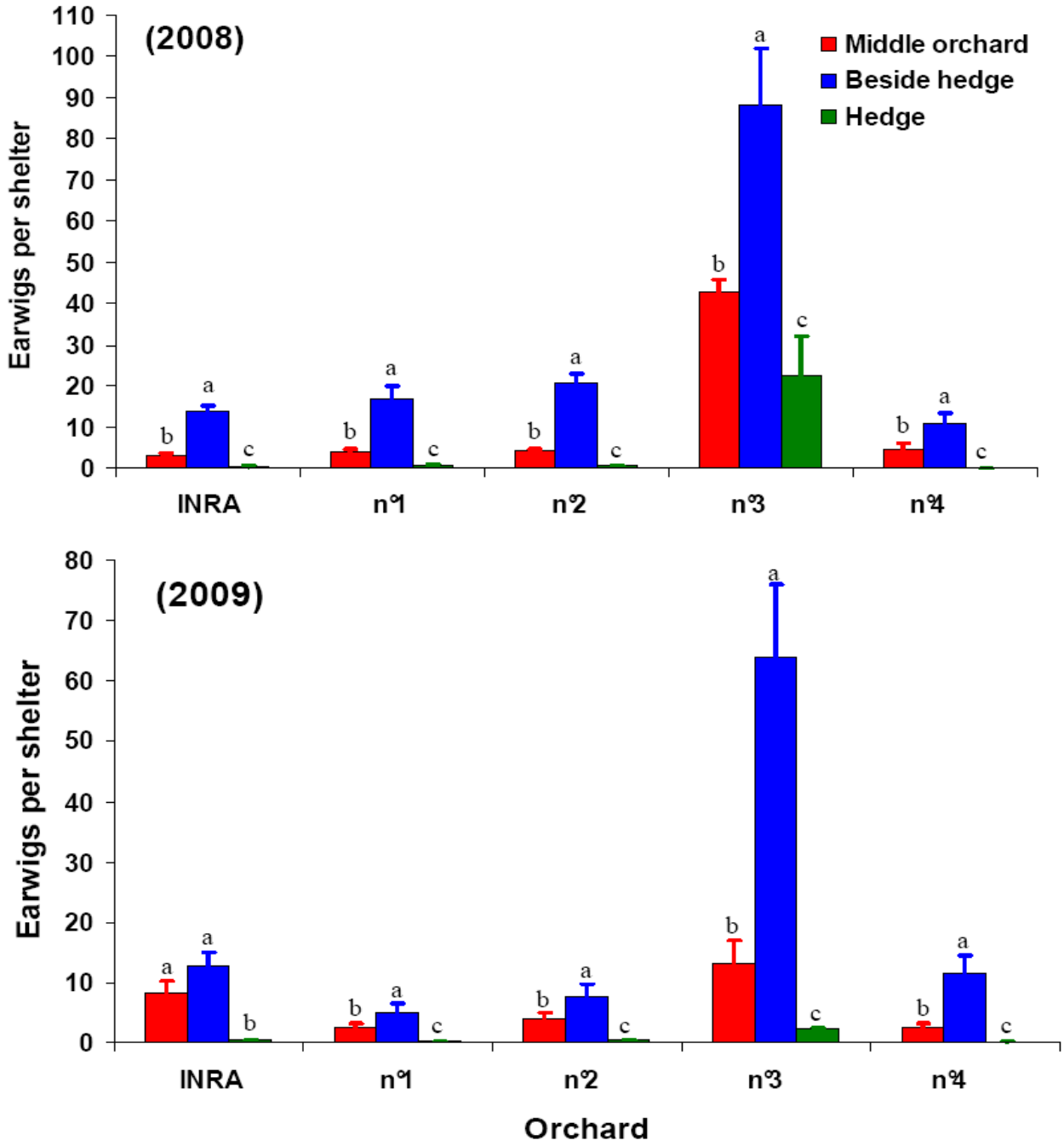


Fig. 47. *F. auricularia* number (Mean ± standard error per shelter) sampled in the artificial (corrugated cardboard) shelters installed in three sectors of each orchard (middle orchard, beside hedge and hedge) throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France. Different letters indicate significant differences based on ANOVA or Kruskal-Wallis tests at the 5% significance level (each orchard tested separately).

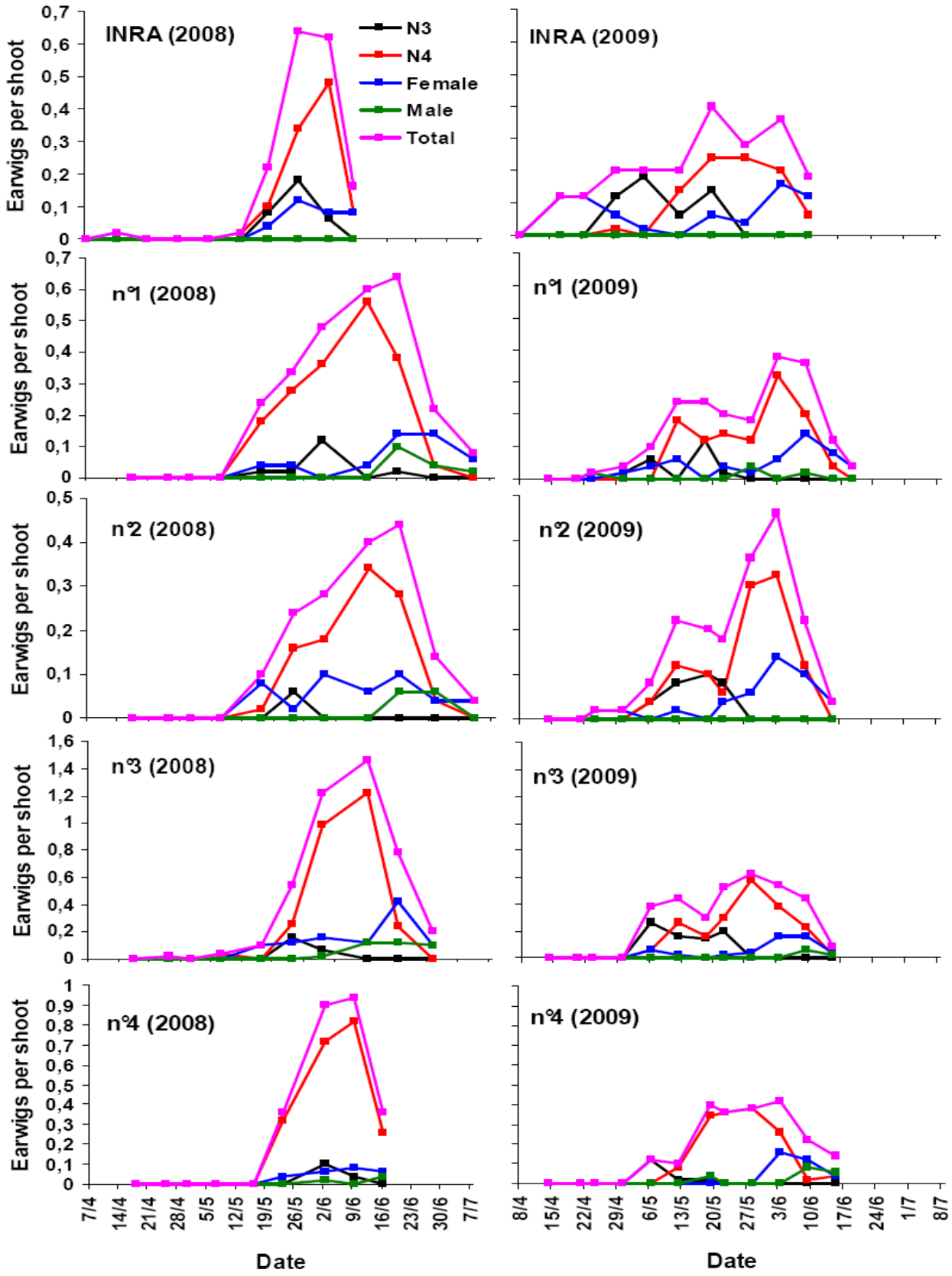


Fig. 48. Temporal évolution of mean numbers of *F. auricularia* population at third (N3), fourth (N4) nymphal, adult (female and male) and all (total) life-stages sampled in the natural (shoot infested by the rosy apple aphid) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France.

A significant difference in the total earwig densities sampled in the natural shelters was observed between the two study years (F = 9.747; df = 1; P = 0.002) and not in artificial ones (F = 0.193; df = 1; P = 0.661). No interaction between orchard and year was detected in both shelter types. In contrast, the differences were highly significant among orchards (natural (F = 16.480; df = 4; P < 0.0001) and artificial (F = 40.876; df = 4; P < 0.0001)) (Tab. 26). The total earwig abundance observed in the orchard n°3 was significantly higher than in the other orchards in both shelter types especially in the artificial ones (Tab. 26).

In general, there was a positive correlation between the earwig populations found in the artificial and natural shelters, with the exception of the n°1 and 2 orchards for which the correlation was slightly negative (Tab. 26). These correlations were not significant excepted for the INRA and n°3 orchards in 2009 (Tab. 26).

Tab. 26. *F. auricularia* number (Mean ± standard error per shelter) sampled in the artificial (corrugated cardboard) and natural (shoot infested by the rose apple aphid) shelters throughout the 2008 and 2009 spring seasons in the five apple orchards studied in south-eastern France and the correlation coefficients (Pearson) between the population dynamics of earwig sampled by both shelter types.

Orchard	Year	Shelter		Correlation	
		Artificial	Natural	Pearson matrix (P-value)	No. common dates
INRA	2008	5.78 ± 0.81 **b**	0.17 ± 0.03 **d**	0.642 (0.170)	6
	2009	9.34 ± 2.06 **b**	0.21 ± 0.04 **d**	0.761 (0.011)	10
n°1	2008	7.25 ± 1.03 **b**	0.25 ± 0.03 **c**	-0.114 (0.808)	7
	2009	3.20 ± 0.79 **b**	0.16 ± 0.03 **d**	0.541 (0.106)	10
n°2	2008	11.01 ± 0.87 **b**	0.15 ± 0.02 **d**	-0.015 (0.974)	7
	2009	5.41 ± 1.47 **b**	0.16 ± 0.02 **d**	0.543 (0.105)	10
n°3	2008	54.23 ± 3.54 **a**	0.46 ± 0.03 **a**	0.051 (0.923)	6
	2009	25.92 ± 4.54 **a**	0.30 ± 0.03 **ab**	0.799 (0.006)	10
n°4	2008	6.33 ± 1.59 **b**	0.28 ± 0.02 **bc**	0.176 (0.777)	5
	2009	4.79 ± 1.16 **b**	0.18 ± 0.02 **bc**	0.480 (0.161)	10

Values followed by different letters within the same column represent the significant differences based on ANOVA test at the 5% significance level.

4. Discussion

Overall, two species (EE and *F. pubescens*) were mainly observed during the field survey in the studied apple orchards. *E. moesta* and *L. riparia* are ground dwelling species and were not expected to be captured with the sampling methods used in this study. The rate of *F pubescens* captured in the artificial or natural shelters was low compared to a previous study conducted in pear orchards of the same area (Debras et al., 2007). EE was clearly the predominant earwig species confirming its worldwide distribution (e.g., Solomon et al., 2000; Nicholas et al., 2005; Suckling et al., 2006). The study of life history of 50 earwig couples in

the south-eastern France conditions confirmed that EE is of type (B) in this region and thus has two separate nymph cohorts as cited by Sauphanor et al. (1990) under the same experimental conditions. The pre-adult development of 1st brood lasted significantly more days to reach adulthood than that of 2nd brood. This is principally due to the major and positive effect of temperature on the development of EE (Behura, 1956; Helsen et al., 1998) indeed adulthood is reached after about 880 day degrees above 6°C (Helsen et al., 1998). The egg and N1 were the most vulnerable earwig life-stages in our rearing conditions and their mortality percentage was significantly lower in 1st brood compared to 2nd brood due to the significantly higher mortality of females from the 2nd brood before egg hatch. However, this mortality of mothers was remarkably higher during egg time resulting in lower percentage of egg hatching in both broods which was the predominant factor accounting for the mortality throughout the pre-adult development. These results show the importance of maternal care (protection, food provisioning, etc.) during the period of family life. If the mother abandons her clutch or dies, egg or young nymphs may have considerably lower survival (Kölliker, 2007; Kölliker and Vancassel, 2007). In our study, one third of females succeeded in leading its 2nd brood until egg hatching (rather until 1st moulting) while Vancassel and Quris (1994) indicated that only one fourth of females led its 2nd egg clutch until hatching. After this familial phase, the survival percentage of nymphs, from N2 towards, in both broods was very high with values higher than 96%. The nymphs, from N2 in the earwig of type (B), disperse and can independently forage (e.g., Vancassel and Foraste, 1980; Kölliker, 2007). Anyway, the high survival of nymphs found after the familial phase may support the methodology used to study the life history especially the artificial medium used as food described by Sauphanor et al. (1992) and may give it a further advantage in commercial mass rearing of earwig. However, the low nymph mortality recorded here remains undoubtedly unrealistic for the field conditions where the earwig populations can be limited by several regulating mechanisms such as orchard management, starvation, disease, parasitism, predation or cannibalism (Moerkens et al., 2009).

The accurate comparison of the dates of appearance, period of presence and peak of each earwig life-stage for the 50 couples and for both shelter types did not unexpectedly revealed a strong variation within a given orchard and year rather among orchards throughout the two years of study. These differences (a few days), when present, may be mainly due to environmental variation and to the great variation in the expected numbers of earwig couples studied and thus their offspring among orchards making their seasonal abundance complex with the coexistence of mixed aged life-stages, especially in the case of EE of type B with two

egg broods. Even if EE is an univoltine species, the higher the numbers of available earwig couples, the larger the asynchronous oviposition or development and thus the more possibility the mixed populations of earwig with different life-stages and ages.

Evidently, the earwig presence in RAA colonies (natural shelters) was linked to RAA presence and thus at the end of RAA season on apple trees, only a few earwig individuals were found in these shelters. The frequentation of these shelters is related not only to the role of an aggregation pheromone (Sauphanor, 1992; Walker et al., 1993) but also to the availability of food around shelter. Lamb (1975) demonstrated that earwigs did not return to the same shelter when the local food sources were exhausted.

Very few N1 and N2 were observed in the artificial shelters attached to tree trunks near soil surface and they were never sampled in the natural shelters in tree canopies. The weak dispersion of these two life-stages is attributed to the fact that in the earwig of type (B), N1 are dependent on the maternal care in the subterranean nests and N2, when brood care ends, migrate and live on the ground surface (Lamb and Wellington, 1975; Helsen et al., 1998; Moerkens et al., 2009). These authors cited that the dispersion of earwig nymphs of type (B) into the trees (arboreal phase) starts from N3 in agreement with our findings. Indeed the N3 presence was generally observed in both shelters types from last week of April to mid June. N4 was the only life-stage present almost in the majority of sampling dates during our observation period in the artificial shelters and from early May onwards in the natural ones. In addition, it was the most abundant earwig life-stage sampled in agreement with the study in Belgian orchards by Moerkens et al. (2009). The early presence of a few N4 (especially trapped in March in the artificial shelters) may be explained by the hypothesis of the nymphs surviving winter (Moerkens et al., *in prep.*). This was also previously mentioned by Worthington (1926) concerning 2nd brood nymphs. These nymphs can result from a possible 3rd brood in warm regions. They were unable to mature before winter and moulted into adults the following summer. Anyway, these nymphs are expected to be very small as they do not overwinter in the soil but in the trees (Worthington, 1926) and they are so more exposed to harsh conditions. However, we did not record 3rd brood in the life table study of 50 EE couples as all females died after the 1st moulting of the nymphs of 2nd brood before early June. As most males die early in the spring after being driven from the nests and the females have the mission of broods care during daytime (e.g., Lamb and Wellington, 1975), they were rarely noted in both shelter types before early June. From early June onwards, the new earwig adults moulted from N4 of a given year gradually increased in the artificial shelter in particular.

Although the suitability of the artificial shelters used in this study as a method of monitoring and studying of earwig population dynamic is controversial (e.g., Burnip et al., 2002; Logan et al., 2007) and there are attempts to find new sampling method, such as using darkened diet tubes capable of sampling for the presence of frass (Suckling et al., 2006), the cardboard shelters remain to date the only sampling method adapted to this kind of study concerning earwig predators. They offer the advantages of low cost of readily obtained materials, and additionally, the ability to shelter large numbers of earwigs for potential redistribution around the orchard (Suckling et al., 2006). The importance of these shelters for earwigs was revealed in our study by a temporal increase in the total numbers found in all orchards and years except orchard n°3 where we remarked a sudden decline of earwig population in artificial shelters from 8 June 2009 onwards. This could be explained by soil tillage done in early June which is known to be detrimental for earwigs (Sharley et al., 2008). Although the soil tillage was applied in all orchards, its negative effect was clearer in this orchard because the notably higher number of earwigs found even the reason for this was unclear.

The earwig numbers caught in the artificial shelters of the hedgerow were significantly lower than those caught in the orchard. This is due to the greater complexity of the hedgerow, which offers numerous alternative hiding places. This competitive interaction between the artificial shelters and the availability of surrounding natural shelters was shown by several authors (e.g., Lamb, 1975; Burnip et al., 2002; Debras et al., 2007). Interestingly, the earwig populations sampled in the row beside of the hedgerow was significantly higher than those in the centre of the orchard. This can be explained by the important role of the hedgerow in keeping earwigs and their movement towards the orchards searching for the prey. Each row parallel to the hedgerow would act as a barrier hindering the earwig dispersion and thus its presence in the following rows further. Many studies in pear orchards have demonstrated the importance of hedgerow role as a source of earwigs (e.g., Debras et al., 2007) and natural enemies in general (e.g., Rieux et al., 1999).

5. Conclusions

In conclusion, this descriptive study of the life history and spring population dynamics of *F. auricularia* showed its important natural presence in the apple orchards in south-eastern France. This is a first step for the development of phenologic models important to limit earwig mortality due to horticultural management in an inappropriate time of earwig life cycle.

These data may be also integrated by other information on its capacity to establish, its ability to disperse, its potency to regulate and its direct and indirect effects on non-target organisms in a final objective to significantly manipulate the predation level by earwig in the biological control programs. Artificial shelters such as the corrugated cardboards and environmental modifications such as the hedgerows are fundamental elements that may significantly contribute to conserve and enhance earwig populations.

Chapitre 5

Étude de faisabilité de lâchers d'auxiliaires en conditions de verger classique (*F. auricularia*) et en conditions de verger couvert de filets Alt'Carpo (*E. balteatus*)

Dans ce dernier chapitre, nous avons essayé de mettre à profit les résultats obtenus dans les quatre premiers chapitres pour renforcer le rôle insuffisant des auxiliaires naturellement présents (chapitre 1). Nous avons mené deux tentatives de lâchers d'auxiliaires et réalisé des suivis de la dynamique temporelle des communautés d'arthropodes sur des rameaux infestés pour évaluer l'efficacité de ces lâchers. Dans la première étude réalisée sur deux vergers expérimentaux (sans pesticides) situés à l'INRA d'Avignon, nous avons étudié, à l'aide de systèmes d'exclusion, la possibilité de procéder à des lâchers précoces de larves de *F. auricularia* contre *D. plantaginea*. Cette étude est en lien direct avec les perspectives du chapitre 3 qui suggère que l'association des deux prédateurs, la forficule (lâchée précocement) et le syrphe (présent précocement), en conditions contrôlées semble être plus efficace, même si cette différence est faible, pour la régulation des colonies de *D. plantaginea* que l'action d'un seul. Si le risque existe qu'une faible densité de *D. plantaginea* puisse conduire à des phénomènes d'interaction intraguilde, ce risque reste à démontrer en conditions réelles notamment à cause de la forte mobilité de la forficule. Dans la seconde étude, nous avons cherché à tirer parti des conditions créées par les filets pour procéder à des lâchers précoces d'adultes d'*E. balteatus*. Les filets Alt'Carpo, qui permettent de réduire fortement l'usage des produits de synthèse et donc d'augmenter en théorie le nombre d'auxiliaires (s'ils sont présents avant la fermeture des filets et/ou s'ils parviennent à passer entre les mailles de celui-ci), créent des conditions intermédiaires entre un système de culture ouvert (verger classique) et un système fermé (serres). Ces conditions peuvent favoriser la réussite de lâchers augmentatifs en permettant de réaliser des lâchers comparables à ceux pratiqués couramment sous serres en limitant les risques de trop forte dispersion des organismes lâchés. Cette étude a été réalisée sur un verger expérimental (sans pesticides) de l'INRA d'Avignon équipé de filets Alt'Carpo mono-rang en comparant trois intensités de lâcher et deux témoins (un témoin couvert sans lâcher et un témoin non couvert).

A) Étude de l'effet d'un lâcher précoce d'un prédateur généraliste, *Forficularia auricularia*, sur les populations de *Dysaphis plantaginea* en vergers de pommiers (*).

1. Introduction

Le contexte et la volonté actuelle de diminuer le nombre de matières actives autorisées et de diviser par 2 la consommation de pesticides en France à l'horizon 2018 (Mollier et al., 2010), permet de considérer la lutte contre les ravageurs par les auxiliaires présents ou introduits dans l'agrosystème comme une alternative possible à l'usage des pesticides. Dans le cas de *D. plantaginea*, comme démontré par certains travaux (Blommers, 1999; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007), les auxiliaires naturellement présents ne permettent pas d'atteindre une efficacité suffisante. Cependant, ces études ont potentiellement sous-estimé le rôle des forficules puisque ces animaux ont une activité nocturne (Sauphanor et al., 1993). De plus, il est souvent avancé que des auxiliaires généralistes seraient de meilleurs régulateurs potentiels (Symondson et al., 2002). Il reste cependant vrai que, dans les conditions climatiques les plus courantes, les populations de *F. auricularia* se développent tardivement dans les vergers (Helsen et al., 1998) par rapport au début de l'infestation de *D. plantaginea*. Par conséquent, le principal objectif poursuivi dans cette étude était d'étudier les effets de lâcher précoces de larves de forficules, *F. auricularia*, sur le développement et l'abondance de colonies de *D. plantaginea* sur deux vergers expérimentaux de pommiers avec trois modalités: (i) lâcher augmentatif de forficules, (ii) exclusion des forficules et (iii) témoin. Cette étude a également comme base les résultats prometteurs obtenus dans le chapitre 3 et effectués dans des conditions contrôlées (concernant l'efficacité des forficules seules ou en association avec les syrphes) et a comme le but de déterminer l'efficacité de ce prédateur cette fois-ci dans des conditions de terrain.

2. Matériel et méthodes

2.1. Vergers étudiés

(*) Ce travail a été réalisé par Mlle Marie Jamont lors de son stage de Master2 que j'ai co-encadré.

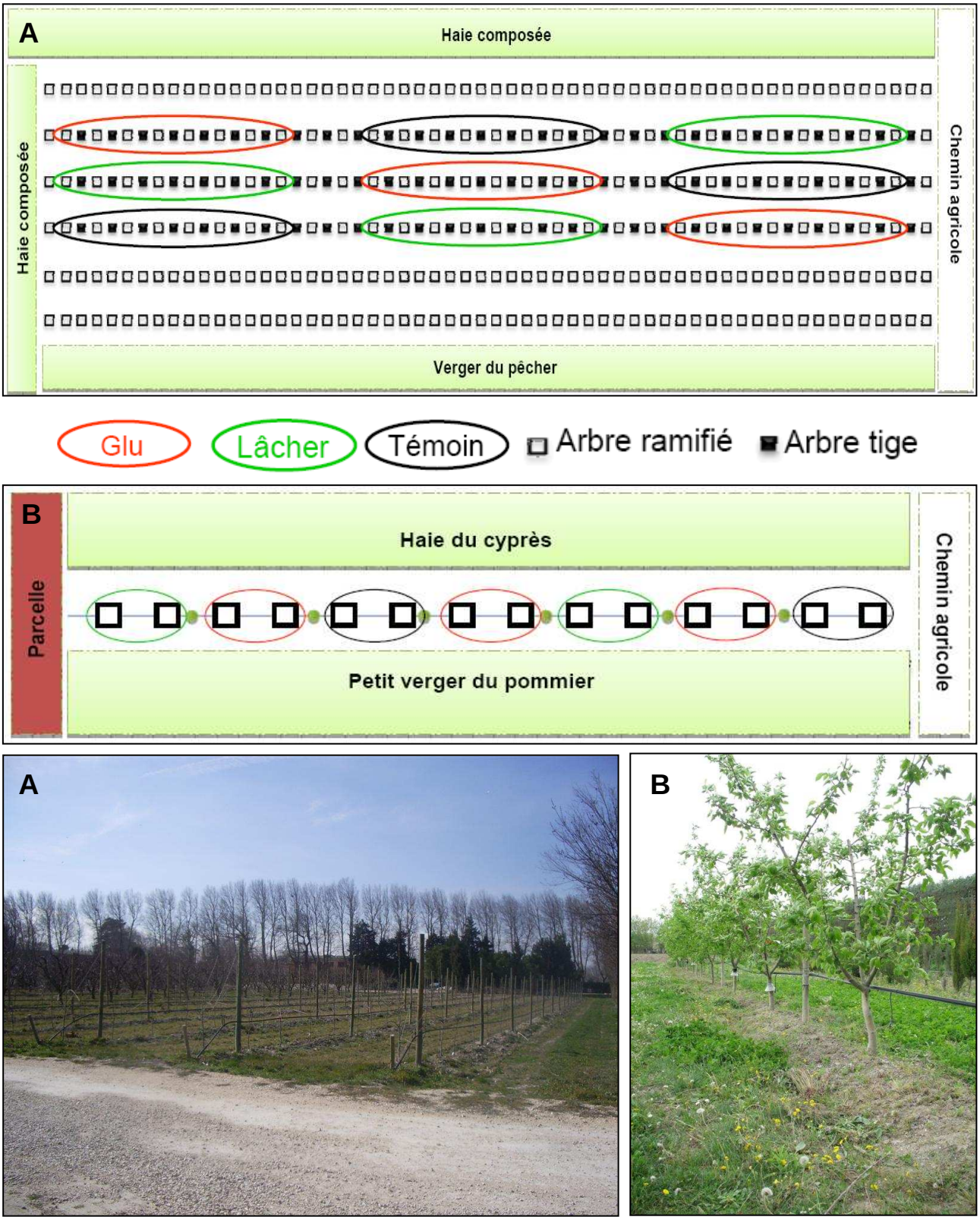


Fig. 49. Les vergers étudiés: (A) variété Ariane et (B) variété Golden.

Cette étude a été menée pendant le printemps 2009 dans deux vergers expérimentaux de pommiers orientés dans un axe Ouest-Est et situés sur le domaine de l'INRA du centre d'Avignon (Fig. 49). Le premier verger a été planté en 2007 avec la variété Ariane en 6 rangs comprenant chacun 58 arbres, arbre ramifié intercalé avec arbre tige. Le deuxième verger est seulement consisté d'une rangée de 14 arbres de 6-7 ans de la variété Golden. Aucun pesticide n'a été appliqué sur ces vergers avant et pendant la période de l'expérimentation. Aucune intervention agronomique n'a été réalisée dans les vergers pendant la durée des observations mis à part le fauchage de l'enherbement spontané sur le rang le 14 mai.

2.2. Plan de l'expérimentation

Cette étude est réalisée avec trois modalités:

(i) Une modalité d'exclusion des forficules par un dispositif d'exclusion (Fig. 50) qui est composé de deux parties, la première partie est un entonnoir renversé dont la face intérieure est fluonée, rendant impossible l'accès à la frondaison par les arthropodes rampants, la deuxième partie est un anneau de glue positionné à la jonction entre l'entonnoir et le tronc de l'arbre.

Fig. 50. Le dispositif d'exclusion.

(ii) Une modalité de lâcher augmentatif où nous avons essayé de maintenir les forficules lâchés dans les canopées des arbres par un dispositif de confinement. C'est le même dispositif que celui décrit précédemment sauf que l'entonnoir est cette fois dans l'autre sens.

(iii) Une modalité témoin représentant la situation naturelle où aucun dispositif n'est présent.

Sur le verger Ariane, trois parcelles élémentaires par rang sont réalisées correspondantes aux trois modalités étudiées. Chaque parcelle est composée de 15 arbres contigus, mais seuls les 8 arbres ramifiés sont sélectionnés pour le suivi. Ces trois parcelles sont répétées trois fois sur les 2ème, 3ème et 4ème rangs (Fig. 49).

Le verger Golden est découpé en sept parcelles élémentaires de deux arbres contigus, trois parcelles avec un dispositif d'exclusion, deux parcelles où sont effectués les lâchers de

forficules et deux parcelles témoins. La rangée est finalement découpée en deux blocs séparés par une parcelle élémentaire avec le dispositif d'exclusion (Fig. 49).

2.3. Suivi des dynamiques de populations d'arthropodes

Au début de l'expérimentation, tous les rameaux infestés ont été marqués et numérotés par des rubans colorés. Un total de 183 (Ariane) et 100 (Golden) rameaux ont donc été sélectionnés dans toutes les modalités étudiées soit 57 et 38 rameaux pour la modalité exclusion, 64 et 34 pour la modalité lâcher et 62 et 28 témoin respectivement dans les vergers Ariane et Golden. Quinze (Golden) et dix (Ariane) relevés à 3-4 jours intervalles ont été effectués du 15 (Golden) et 29 (Ariane) avril (début de l'infestation) au 2 juin (vol du retour). Ont été notées la classe d'infestation (6 classes), la présence des fourmis (4 classes) (cf. matériel, page 77) et la présence et l'abondance d'auxiliaires sous forme de 6 groupes fonctionnels: syrphes, coccinelles, forficules, araignées, parasitoïdes et enfin autres auxiliaires.

2.4. Lâcher des forficules

Les larves de forficules sont issues d'un élevage dont le protocole a été décrit précédemment (cf. matériel, page 145). Comme la dispersion des larves de forficules issues de la 1ère ponte dans les arbres commence à partir du 3ème stade larvaire (L3) en général après la première semaine de mai dans les conditions du Sud-Est de la France (chapitre 4), le lâcher précoce augmentatif de L3 a été réalisé aux dates du 15 (Golden) et du 29 avril (Ariane) pour coïncider avec le début de l'infestation. Ce lâcher a été effectué à raison de 20 L3 par arbre en utilisant un abri artificiel positionné au sein de la canopée (cf. matériel, page 184). Au total, 480 et 80 L3 ont été lâchés, répartis dans 24 et 4 abris dans les vergers Ariane et Golden respectivement.

2.5. Suivi des dynamiques de populations de forficules dans les abris artificiels

En plus des abris artificiels posés dans la canopée des arbres et ayant servi au lâcher, 72 (Ariane) et 14 (Golden) abris (soit un abri par arbre) sont positionnés à la base du tronc ou sous le dispositif d'exclusion lorsqu'il est présent, dans toutes les modalités étudiées. Le suivi des populations de forficules dans les abris a commencé 5 jours après leur installation. Neuf

(Ariane) et 13 (Golden) dates de relevés à 3-4 jours intervalles ont été donc réalisées du 20 avril (Golden) et 4 mai (Ariane) au 2 juin.

2.6. Analyses statistiques

Pour comparer graphiquement et statistiquement les effectifs de pucerons et de fourmis, les classes ont été transformées en effectifs en prenant la valeur du milieu de chaque classe ou une valeur estimée pour la dernière classe correspond à un effectif de 200 pucerons pour la classe F de *D. plantaginea* et à un effectif de 75 fourmis pour la classe IV de fourmi. Sur chaque verger, les abondances (totale et séparément à chaque date) de différents arthropodes recensés dans chaque modalité ont été statistiquement comparées à l'aide du logiciel XLSTAT, version 2009/05/01. Des analyses d'ANOVA à un facteur (modalités du lâcher), suivies de comparaisons post-hoc (Tukey HSD), au seuil de 5%, ont été effectuées après avoir vérifié les conditions préalables de normalité et d'égalité des variances. Des transformations Log (x+1) ont parfois été réalisées pour remplir ces conditions. Quand ces conditions n'ont pas été remplies concernant les comparaisons des dynamiques à chaque date, des tests non paramétriques Mann-Whitney ou Kruskal-Wallis ont été utilisés au seuil de significativité de 5%.

3. Résultats

3.1. Dans les colonies du puceron cendré du pommier

Les différences d'abondances totales de *D. plantaginea* entre les trois modalités ne sont pas significatives sur le verger Ariane (Tab. 27 et 28). Nous avons noté la même absence de différence pour l'analyse détaillée des effectifs à chaque date sauf pour trois dates où la modalité témoin a été marquée par des effectifs de *D. plantaginea* significativement plus faibles (Fig. 51). Sur le verger Golden, les arbres de la modalité « lâcher » ont présenté des abondances (totale (Tab. 27 et 28) et à quatre dates (Fig. 51)) significativement et paradoxalement plus élevées que les arbres de la modalité « exclusion ».

Tab. 27. Résultats des ANOVA testant l'effet du facteur étudié (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les abondances d'arthropodes observées dans les rameaux infestés et les abris artificiels.

Variable	Ariane			Golden		
	F	*df*	*P*	*F*	*df*	*P*
Puceron cendré	0.701	2	0.497	**7.774**	**2**	**0.001**
Fourmi	**41.172**	**2**	**< 0.0001**	**19.373**	**2**	**< 0.0001**
Auxiliaire	0.160	2	0.852	1.067	2	0.348
Auxiliaire actif	1.270	2	0.283	1.308	2	0.275
Syrphe	1.412	2	0.246	1.610	2	0.205
Coccinelle	0.749	2	0.474	0.394	2	0.676
Forficule	**5.225**	**2**	**0.006**	**15.824**	**2**	**< 0.0001**
Araignée	0.485	2	0.616	3.914	2	0.073
Parasitoïde	2.672	2	0.072	2.642	2	0.076
Autre auxiliaire	1.556	2	0.214	0.283	2	0.754
Forficule (abri)	**16.492**	**3**	**< 0.0001**	2.493	3	0.103

En général, les abondances d'auxiliaires et des différents groupes fonctionnels observées dans les deux vergers n'ont pas été significativement différentes entre les trois modalités sauf pour les populations de forficules (Tab. 27 et 28 et Fig. 51). L'abondance totale des forficules sur les arbres de la modalité « exclusion » était significativement plus faible que pour les arbres des deux autres modalités (Tab. 27 et 28), clairement à partir de mi-mai (Fig. 51). Enfin, la présence des fourmis dans la modalité « exclusion » a été également significativement plus faible sur les 2 vergers étudiés (Tab. 27 et 28 et Fig. 51).

Tab. 28. Comparaison des abondances d'arthropodes (moyenne par rameau ± erreur standard) dans les rameaux infestés dans les trois modalités étudiées (lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden.

	Ariane			**Golden**		
	Lâcher	Exclusion	Témoin	Lâcher	Exclusion	Témoin
No. *D. plantaginea*	48.20 (3.00)	48.13 (3.77)	45.27 (3.06)	37.44 (3.68) **a**	22.30 (3.77) **b**	31.69 (3.43) **ab**
No. fourmis	8.05 (1.18) **a**	0.05 (0.05) **b**	6.05 (1.03) **a**	2.44 (0.37) **a**	0.97 (0.26) **b**	1.79 (0.26) **a**
No. auxiliaires	2.92 (0.31)	3.26 (0.38)	2.97 (0.30)	1.22 (0.20)	0.98 (0.16)	1.30 (0.21)
No. auxiliaires actifs	1.49 (0.11)	1.78 (0.17)	1.80 (0.13)	0.45 (0.10)	0.37 (0.05)	0.52 (0.07)
No. syrphes	0.87 (0.08)	1.01 (0.09)	1.09 (0.09)	0.68 (0.08)	0.48 (0.07)	0.67 (0.10)
No. coccinelles	1.65 (0.28)	2.04 (0.35)	1.59 (0.27)	0.39 (0.16)	0.31 (0.10)	0.23 (0.08)
No. forficules	0.20 (0.03) **a**	0.02 (0.01) **b**	0.15 (0.03) **a**	0.08 (0.03) **a**	0.002 (0.002) **b**	0.11 (0.02) **a**
No. araignées	0.11 (0.02)	0.08 (0.02)	0.10 (0.02)	0.03 (0.01)	0.09 (0.02)	0.05 (0.01)
No. parasitoïdes	0.03 (0.01)	0.05 (0.02)	0.01 (0.01)	0.05 (0.02)	0.13 (0.05)	0.24 (0.10)
No. autres auxiliaires	0.06 (0.01)	0.06 (0.01)	0.03 (0.01)	0.002 (0.002)	0.004 (0.002)	0.01 (0.003)
No. rameaux marqués	64	57	62	34	38	28
No. relevés	10	10	10	15	15	15

Les valeurs suivies par des lettres différentes dans la même ligne indiquent des différences significatives au niveau de significativité de 5%.

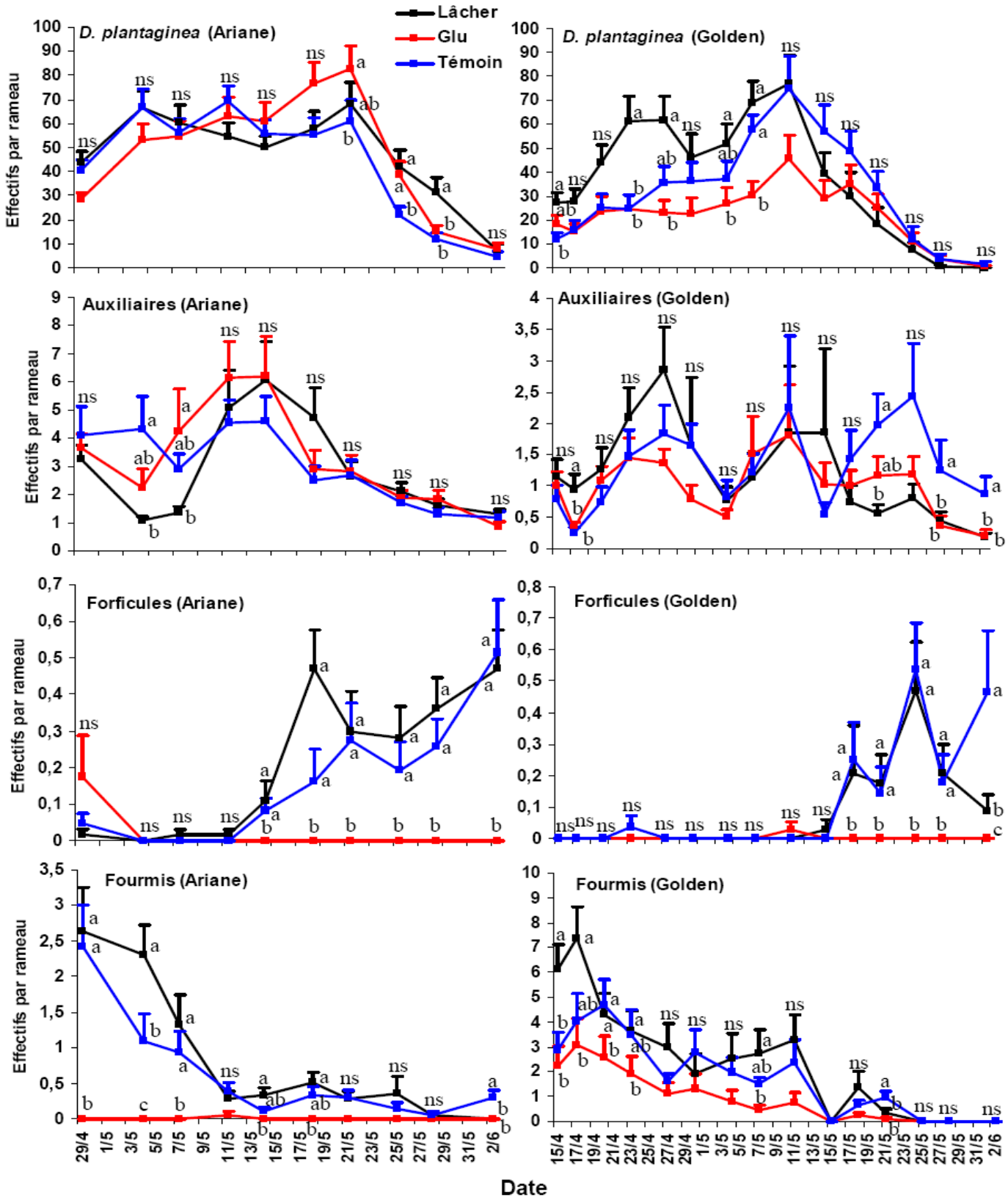


Fig. 51. Évolution temporelle des abondances de *D. plantaginea*, d'auxiliaires, de forficules et de fourmis (moyenne + erreur standard par rameau) observés dans les rameaux infestés dans les trois modalités étudiées (lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au niveau de significativité de 5% (chaque date a été testée séparément).

3.2. Dans les abris artificiels

Sur le verger Ariane, les abris utilisés pour les lâchers et installés dans la canopée des arbres ont abrité des populations des forficules significativement plus élevées par rapport aux abris positionnés à la base de tronc dans les trois modalités (Tab. 27 et Fig. 52 et 53). Sur le verger Golden, les différences n'étaient pas significatives sauf pour six dates de relevés dont les quatre premières où les abris installés dans la modalité « lâcher » ont généralement eu des populations plus élevées (Tab. 27 et Fig. 52 et 53).

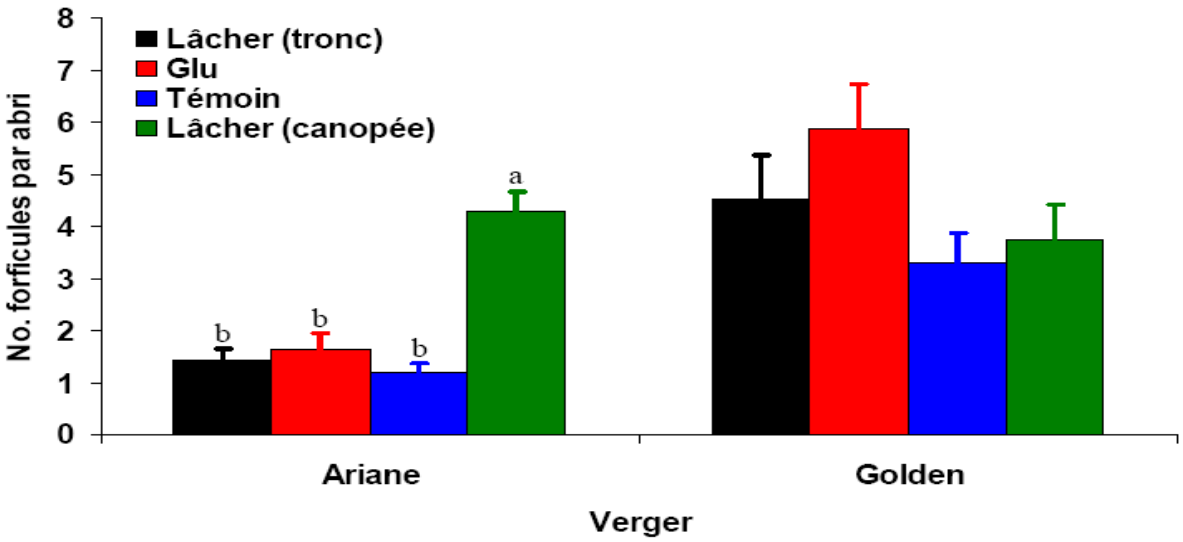


Fig. 52. Comparaison des abondances de forficules (moyenne par abri + erreur standard) observées dans les abris artificiels positionnés dans la canopée (modalité lâcher) et à la base des troncs (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au niveau de significativité de 5%.

4. Discussion

Contrairement aux attentes, le lâcher des forficules n'a pas eu un effet sur les populations de *D. plantaginea* voire ces populations étaient plus importantes sur les arbres où ont été lâchés les forficules sur le verger Golden.

Malgré ce résultat, on note que les dispositifs d'exclusion ont empêché les forficules d'arriver dans les canopées car les abondances des forficules dans les abris artificiels positionnés à la base des troncs (sous le dispositif d'exclusion lorsqu'il est présent) étaient

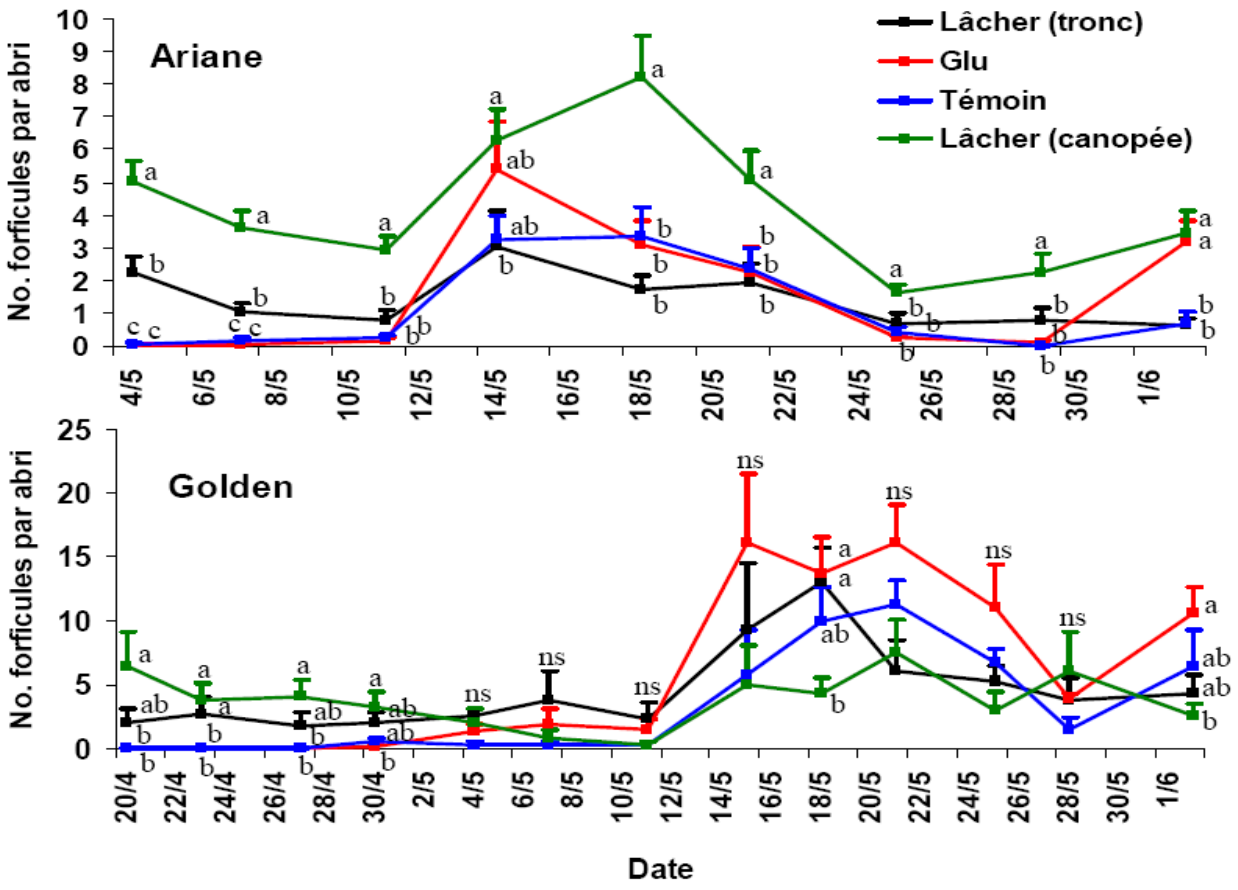


Fig. 53. Évolution temporelle des abondances de forficules (moyenne par abri + erreur standard) observées dans les abris artificiels positionnés dans les canopées (modalité lâcher) et à la base des troncs (modalités: lâcher, exclusion et témoin) sur les deux vergers Ariane et Golden. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au niveau de significativité de 5% (chaque date a été testée séparément).

similaires et que la présence des forficules dans les colonies de *D. plantaginea* étaient significativement plus faible dans la modalité « exclusion ». En outre, en empêchant les fourmis de monter dans les arbres de la modalité « exclusion », et d'une manière inattendue, la présence de fourmis dans les colonies de *D. plantaginea* de la modalité « lâcher » n'étaient pas significativement différente du témoin malgré l'utilisation des mêmes systèmes d'exclusion.

Pour essayer d'expliquer ces résultats, nous pouvons proposer plusieurs éléments de réponse en faisant deux hypothèses alternatives:

(1) Si nous considérons que les forficules sont les responsables majeurs de la prédation effectuée dans les colonies de *D. plantaginea*:

(i) La présence des dispositifs d'exclusion dans la modalité « lâcher » a empêché les forficules naturellement présentes dans le verger de grimper dans les arbres pour renforcer les effectifs lâchés et avantager le contrôle de *D. plantaginea*.

(ii) En plus, ces dispositifs d'exclusion ont peut-être eu l'effet inverse c'est-à-dire que les forficules lâchées dans l'arbre sont tombés au sol, pour s'échapper en se laissant tomber cherchant des refuges en période diurne ou à cause des conditions climatiques défavorables comme les températures basses ou le vent fort, sans pouvoir remonter dans les mêmes arbres en retour.

(iii) La présence d'autres points de contacts entre la canopée et le sol, comme quelques rameaux en croissant, des longues herbes, etc., a pu y offrir un pont vers la canopée pour les insectes grimpantes en particulier les fourmis dans la modalité « lâcher ».

(iv) Le régime alimentaire de ce prédateur généraliste, *F. auricularia* peut amener les forficules à se disperser pour la prospection d'autres sources de nourriture.

(v) La méthode de suivi des populations de forficules en utilisant les abris artificiels ne reflète pas les populations réelles de forficules présentes dans le arbre et le verger.

(2) Si maintenant, nous faisons l'hypothèse, plus logique, que les forficules ne sont pas les seules responsables de la prédation dans les colonies de *D. plantaginea*:

(i) Le potentiel de prédation des autres groupes fonctionnels d'auxiliaires volants ou déjà présents dans le verger (même si leur abondance n'a pas été significativement différentes entre les modalités étudiées) étaient favorisés et avantagés en présence des systèmes d'exclusion (surtout dans la modalité « exclusion » sur le verger Golden) et cela leur a permis d'exercer une régulation sans la pression effectuée usuellement par les fourmis ou d'autres prédateurs grimpants, comme les araignées, carabidés, staphylinidés, forficules, etc., c'est à dire en évitant les compétition d'exploitation de la même proie ou la prédation intraguilde.

(ii) Même si le rôle des fourmis vis à vis des pucerons est bien connu (Völkl, 1992; Stadler et Dixon, 1999), quelques études ont montré que quelques espèces de fourmis peuvent agir comme des prédateurs plutôt que des mutualistes (Skinner et Whittaker, 1981; Sunderland, 1988).

Piñol et al. (2009a) ont conduit en Espagne une expérimentation de cinq ans sur l'exclusion des fourmis de la canopée de citronniers comme méthode de lutte contre les pucerons. Ces auteurs ont expliqué l'augmentation inattendue des abondances des pucerons par l'élimination indésirable de *F. auricularia* mettant en évidence son rôle majeur dans la lutte biologique contre les pucerons par rapport aux autres auxiliaires. D'autres études, dans lesquelles les forficules ont été exclues d'arbres fruitiers par différents systèmes d'exclusion,

indiquent qu'ils peuvent supprimer le ravageur cible par 50% ou plus même quand ils sont présents même à des densités aussi faibles (5 forficules par arbre) (Mueller et al., 1988; Solomon et al., 2000; Nicholas et al., 2005). Carroll et Hoyt (1984a) ont montré que le lâcher de cinq ou six forficules dans un verger des pommiers âgés de trois ans et infestés par environ 500 pucerons, *A. pomi*, induisait pendant 3 semaines une diminution de puceron à 50 individus en moyenne par arbre alors que dans les pommiers sans forficule l'infestation atteignait 3000 individus par arbre.

5. Conclusions

Nous sommes conscients que nos résultats ne sont pas concluants en ce qui concerne l'action prédatrice de *F. auricularia* contre *D. plantaginea* et ne confirment pas les résultats observés en conditions de laboratoire dans le chapitre 3. Cela souligne, une nouvelle fois, la difficulté à réussir des lâchers d'auxiliaires dans des vergers ouverts. Enfin, nous suggérons que la réalisation de lâchers de forficules spécialement et d'auxiliaires plus généralement dans les conditions de vergers ouverts exige d'améliorer ou de créer les conditions qui peuvent favoriser la réussite de ces lâchers. Les filets Alt'Carpo, en créant des conditions semi-fermées et donc en limitant les risques de trop forte dispersion des organismes lâchés (dans le cas des auxiliaires trop mobiles et donc trop difficiles à maintenir sur des arbres), peuvent être une méthode intéressante dans ce domaine.

B) Optimisation d'une méthode de lutte contre le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*) par lâchers augmentatifs de syrphes (*Episyrphus balteatus*) en verger de pommiers équipé de filets Alt'Carpo (*).

1. Introduction

La possibilité d'utiliser la lutte biologique augmentative pour lutter contre les ravageurs nuisibles est reconnue depuis de nombreuses années (Doutt et Hagen, 1949; Stinner, 1977; King et al., 1985; Parella et al., 1992). Les lâchers d'auxiliaires ont pour but d'augmenter les populations d'ennemis naturels quand leurs populations naturelles sont trop faibles, ne parviennent pas à coloniser les parcelles ou les colonisent trop tard dans la saison pour assurer un contrôle efficace des populations de ravageurs cibles (Obrycki et al., 1997). Bien que la lutte biologique augmentative ait été testée à titre expérimental dans plusieurs systèmes (Stinner, 1977; King et al., 1985; Parella et al., 1992), l'utilisation de lâchers augmentatifs d'auxiliaires sur une base commerciale est surtout limitée à quelques systèmes de culture tels que les culture protégées sous serres (van Lenteren, 1988; van Lenteren et al., 1997; Pineda et Marcos-García, 2008; Lopes et al., 2009). Plusieurs études ont envisagé de procéder à des lâchers dans les conditions de vergers ouverts, par exemple, des vergers d'agrumes (Grafton-Cardwell et Ouyang, 1995), des poiriers (Sigsgaard et al., 2006) et des pommiers (Grasswitz et Burts, 1996; Cossentine et Jensen, 2000; Wyss et al., 1999b; Kehrli et Wyss, 2001). Ces tentatives n'ont malheureusement pas été concluantes à cause de différents facteurs ou mécanismes écologiques principalement, la dispersion des auxiliaires lâchés, l'incompatibilité entre le ravageur et l'auxiliaire (Grasswitz et Burts, 1996), l'environnement ou les conditions météorologiques défavorables pour les auxiliaires lâchés, les phénomènes de cannibalisme ou de prédation intraguilde (Wyss et al., 1999b; Kehrli et Wyss, 2001), etc. Cela suggère que la réalisation des lâchers dans les conditions de vergers ouverts exige d'améliorer ou de créer les conditions qui peuvent favoriser la réussite de ces lâchers. Parmi ces méthodes, les filets Alt'Carpo, entourant soit les rangées soit la parcelle entière, tendent à se développer dans le sud-est de la France. En limitant physiquement la présence du carpocapse,

(*) Ce travail a été réalisé en 2010 par Mlle Refka Ben Issa lors de son stage de Master 2 que j'ai co-encadré.

ces filets permettent de réduire fortement l'usage des produits phytosanitaires visant ce ravageur, ce qui devrait permettre une augmentation du nombre d'auxiliaires localement présents et donc une meilleure régulation naturelle. De plus, la présence de filets crée des conditions intermédiaires entre un système ouvert (verger classique) et un système fermé (serres). Ces conditions peuvent permettre de réaliser des lâchers augmentatifs comparables à ceux pratiqués couramment sous serres en limitant les risques de trop forte dispersion des organismes lâchés.

Dans la présente étude, nous avons étudié la faisabilité et l'efficacité de l'utilisation combinée de lâchers précoces de syrphes (lutte biologique) et de filets Alt'Carpo (lutte physique) vis-à-vis du puceron cendré du pommier, le second ravageur le plus dangereux, après le carpocapse, du fait de son potentiel de multiplication élevé et de sa grande nuisibilité (Lathrop, 1928; Forrest et Dixon, 1975; De Berardinis et al., 1994; Blommers et al., 2004). Cette étude découle des résultats du premier chapitre (rôle positif mais insuffisant du cortège d'auxiliaires dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* (Dib et al., 2010c)) et du deuxième chapitre (rôle négatif des filets sur les populations de *D. plantaginea* et positif favorisant sa lutte biologique par son cortège d'auxiliaires (Dib et al., 2010d)). Comme auxiliaire, nous avons choisi le syrphe ceinturé, *E. balteatus* qui est un candidat intéressant pour la lutte biologique contre *D. plantaginea*. En effet, il a une bonne performance prédatrice vis-à-vis de *D. plantaginea* comme démontré dans le troisième chapitre et son apparition est suffisamment précoce dans les colonies de *D. plantaginea* en Europe (p. ex., Miñarro et al., 2005) et notamment dans nos conditions de vergers en AB du sud-est de la France (Dib et al., 2010c,d). Ces éléments nous poussent à penser que *E. balteatus* peut efficacement contribuer à limiter le nombre de *D. plantaginea* pendant la phase initiale de sa croissance démographique dans les vergers biologiques.

Cette étude a été réalisée sur un verger expérimental de l'INRA d'Avignon équipé de filets Alt'Carpo mono-rang. Cinq modalités ont été étudiées: trois correspondant à des intensités de lâcher différentes et deux à des témoins sans lâcher (couvert et non couvert de filets). Nous avons essayé d'identifier les effets directs et indirects des filets en étudiant les différences entre les modalités pour ce qui est du développement des colonies de *D. plantaginea*, des abondances des autres auxiliaires et des fourmis. L'estimation de la survie d'*E. balteatus* n'a malheureusement pu qu'être indirecte par le décompte du nombres d'œufs et de larves observés au niveau des colonies de *D. plantaginea*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Verger expérimental

Cette étude a été menée pendant le printemps 2010 dans un verger expérimental de l'INRA du centre d'Avignon. Le verger est orienté dans un axe est-ouest (Fig. 54) et a été planté en 2001 avec deux variétés: Royal Gala (moitié nord) et Granny Smith (moitié sud). Le verger comprend 240 arbres répartis sur 10 rangées (5 pour chaque variété), sur une surface totale de 0,23 ha. La distance de plantation est de 1.5 x 4 m. L'inter-rang est enherbé et l'irrigation est locale (micro-jet). Ce verger a reçu une protection phytosanitaire très faible (en théorie pas d'insecticide ni de fongicide) pendant la période de l'expérimentation.

Le verger, sur 8 rangées, est protégé par un système Alt'Carpo mono-rang (Fig. 54): chaque rang est recouvert d'un filet (de maille 4 x 4 mm) fermé sur sa partie inférieure et aux extrémités. Les filets ont été mis en place et fermés le 22 avril 2010.

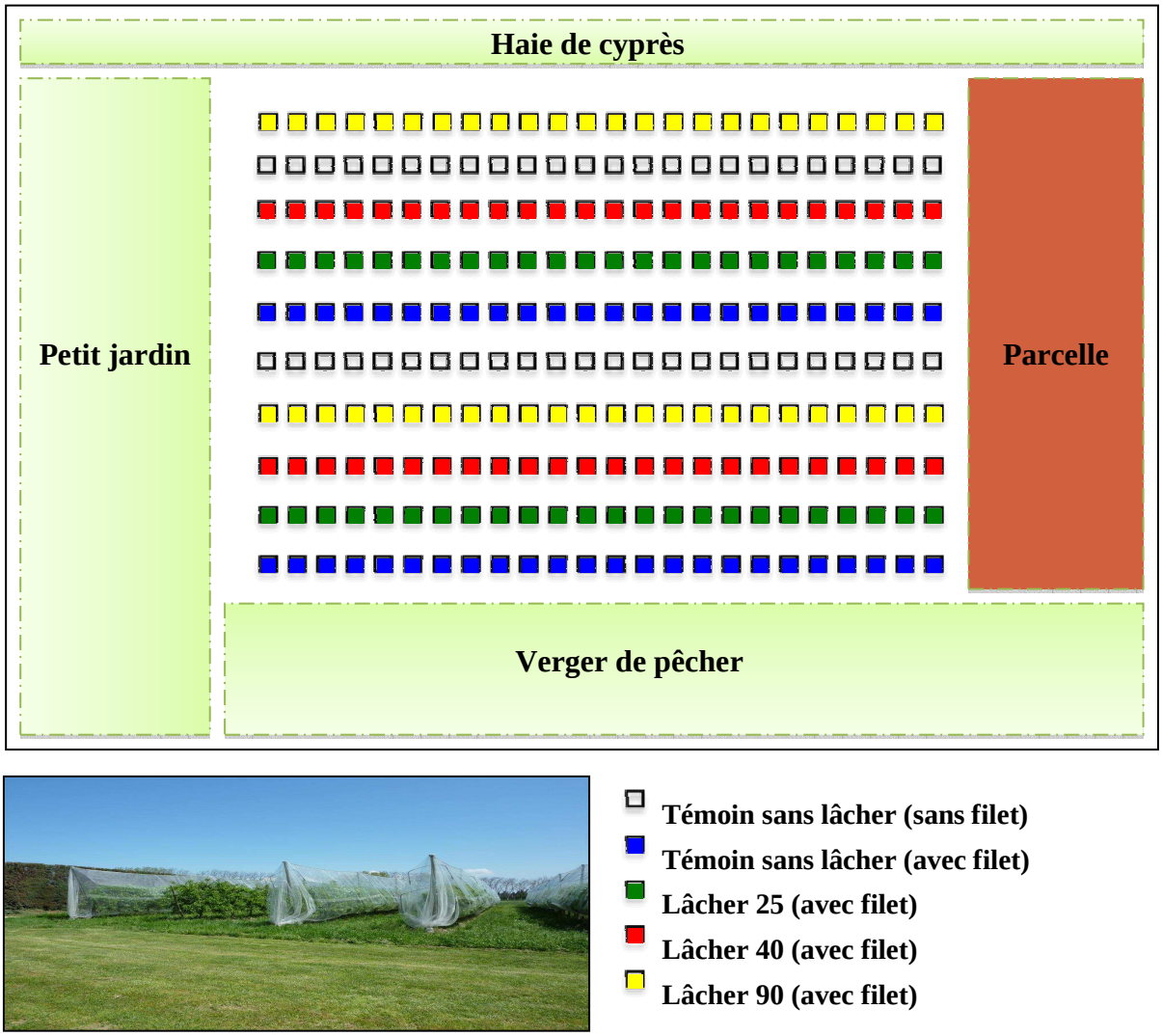


Fig. 54. Le verger expérimental INRA d'Avignon.

2.2. Syrphes

Les syrphes (*E. balteatus*) ont été gracieusement fournis par Koppert et livrés sous forme de pupes non sexées (Fig. 55). Pour des raisons de précautions, les pupes étaient entreposées à 11°C et à l'obscurité jusqu'à leur utilisation (maximum 7 jours). Au moment de leur utilisation et pour favoriser l'émergence des adultes, les boites ont été placées en chambre climatisée à une température ambiante de 20°C et 60-70% d'humidité relative avec une alimentation composée de miel dilué.

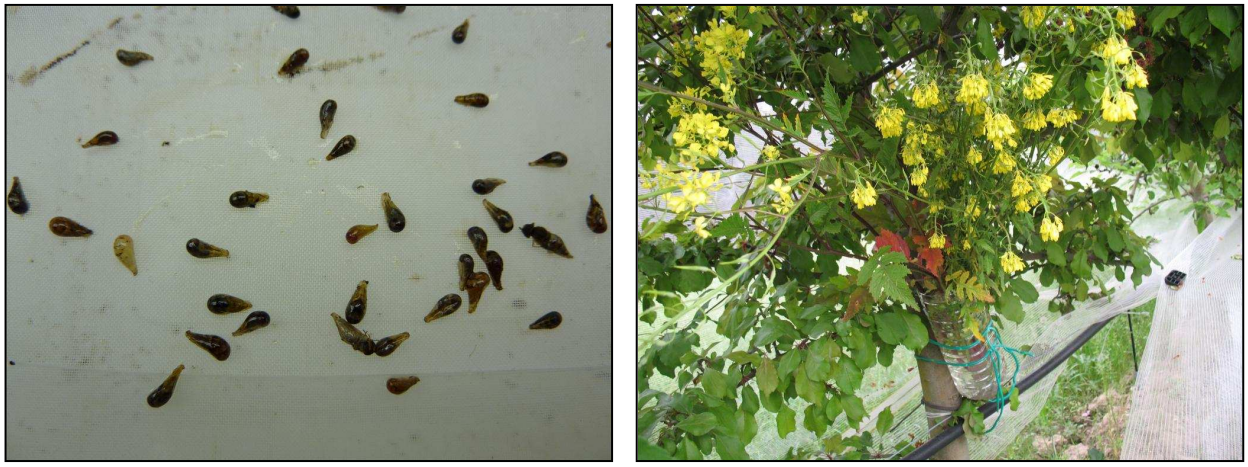


Fig. 55. Photographies des pupes d'*E. balteatus* (à gauche) et d'un vase contenant les branches florales de colza et fixé au tronc d'un pommier (à droite).

Nous avons décidé de lâcher les syrphes au stade adulte après éclosion au laboratoire, ceci afin de réduire le temps avant l'apparition des œufs dans les colonies de *D. plantaginea* et donc les larves qui sont le stade actif prédateur de syrphes. Les femelles d'*E. balteatus* commencent à pondre 10 jours après l'éclosion, tous les 2 jours. Et durant les jours suivants, le nombre d'œufs pondus augmente régulièrement jusqu'au 18ème jour (Sadeghi et Gilbert, 2000c; Hindayana, 2001). Les femelles d'*E. balteatus* se caractérisent par une haute fécondité et peuvent pondre jusqu'à 1000 œufs et plus pour assurer leur descendance. Ces derniers commencent à éclore 4 à 7 jours après la ponte en fonction de la température (Hindayana, 2001). Le développement larvaire de *E. balteatus* dure 8 à 10 jours à 20°C (Ankersmit et al., 1986; Iwai et al., 2007) et comprend 3 stades larvaires prédateurs (Ankersmit et al., 1986; Tinkeu et Hance, 1998; Hindayana, 2001). Ce diptère a deux à trois générations annuelles. La durée totale de l'ontogenèse est comprise entre 30 et 45 jours. Les larves s'alimentent surtout la nuit. La prédation, maximale à 20°C, augmente avec l'âge de la larve qui est particulièrement vorace au second et au troisième stade (Ankersmit et al., 1986; Hindayana,

2001). Le nombre de pucerons consommés (jusqu'à 1200 au total par individu au cours du stade larvaire) varie avec la température et l'humidité (Gilbert, 1986). Nous avons choisi de lâcher des adultes car ils sont très sélectifs quant à leur site d'oviposition, les femelles pondent toujours de nombreux œufs à proximité de colonies de pucerons en pleine expansion (Chandler, 1968a,b; Bargen et al., 1998; Sadeghi et Gilbert, 2000a; Scholz et Poehling, 2000; Vanhaelen et al., 2001) ceci afin que les larves jeunes sortantes trouvent directement une ressource alimentaire abondante (Scholz et Poehling, 2000).

Cependant, à cause des conditions climatiques atypiques du printemps 2010 (relativement froid et humide) (Fig. 56) et donc d'un retard de l'apparition des pucerons cendrés dans le verger, le lâcher des adultes a été effectué bien après la fin de la floraison des pommiers, la question de leur alimentation s'est donc posée. Les adules de syrphes sont floricoles et se nourrissent de pollen et de nectar qui sont tous les deux nécessaires à la maturation des gonades des femelles et des mâles adultes (Lyon, 1965; Bugg, 1992). Ainsi, il est courant de voir des syrphes se nourrir de miellat d'Hémiptères (Budenberg et Powell, 1992). Pour régler ce problème, plusieurs vases contenant de l'eau ont été fixés aux troncs de certains pommiers (2 par rangée où les lâchers ont été effectués). Nous y avons placé des branches florales, changées régulièrement, de colza, *Brassica napus* L. (Brassicales: Brassicaceae) sur les conseils de Jean-Pierre Sarthou (ENSA-Toulouse) (Fig. 55).

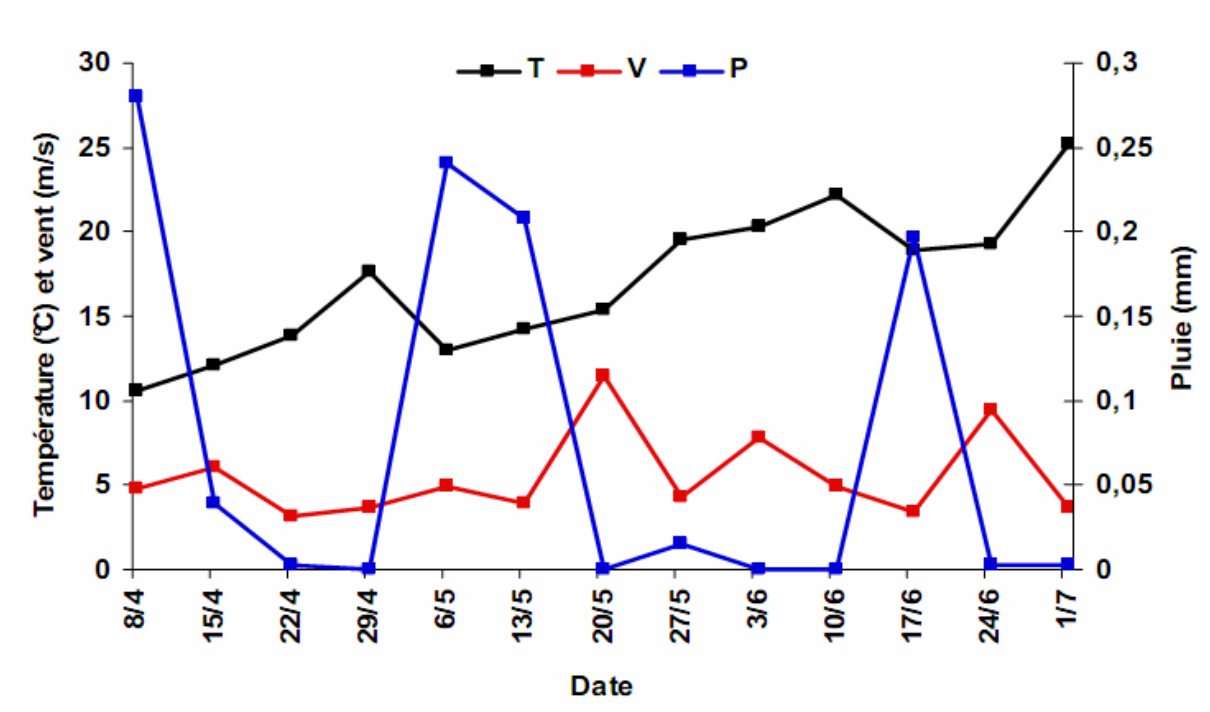


Fig. 56. Relevés météorologiques (moyenne par semaine) de la station météo de l'INRA d'Avignon de début avril à la fin juin de l'année 2010. T: température instantanée. V: vitesse maximale du vent. P: hauteur des précipitions atmosphériques.

2.3. Plan de l'expérimentation

La difficulté de la mise au point de ce type de méthode de lutte avec des auxiliaires spécifiques dans un milieu fermé est de lâcher les auxiliaires à une date qui soit adaptée à la fois à leur survie et à une régulation efficace. Dans notre cas, cette difficulté a été aggravée par le fait que (i) le printemps fut climatiquement atypique (plus froid et humide que les années précédentes, 2008 et 2009) et (ii) un traitement aphicide systémique (Suprême, substance active: acétamipride) a été appliqué par erreur sur notre parcelle vers la mi-mars. La conséquence fut qu'à la date prévue de livraison des syrphes, il n'y avait pas de puceron cendré dans notre verger et très peu dans les vergers en AB de la région. Nous avons donc dû (i) réaliser des infestations manuelles du verger (à partir des rares colonies présentes dans les vergers en AB) et (ii) retarder le plus possible la date du lâcher (ce qui a entraîné une mortalité des syrphes conservés en chambre climatisée). L'effet positif de ces désagréments fut qu'initialement les taux d'infestation des différentes rangées du verger furent relativement homogènes grâce au succès des infestations manuelles (ce qui tend à prouver que les effets du traitement systémique avaient bien disparus).

Le lâcher des syrphes a été réalisé le 27 Avril en libérant les adultes sortis dans les boîtes de l'élevage sous les filets en deux points par rangée. Sous filets et pour chaque variété, le lâcher a été fait avec trois modalités différentes, soit 25, 40 et 90 adultes par rangée (Fig. 54). Pour chaque variété, deux rangées témoins sans lâcher (un couvert de filets et l'autre non couvert) ont été considérées (Fig. 54). Avant de réaliser le lâcher, nous avons effectué le premier comptage des colonies de *D. plantaginea*.

2.4. Suivis effectués

Au début de l'expérimentation, une vingtaine de rameaux infestés par *D. plantaginea* ont été marqués par rangée par des rubans colorés, soit une quarantaine de rameaux par modalité. Dix relevés à 5-7 jours d'intervalle ont été réalisés du 26 avril au 21 juin pour suivre les populations des communautés d'arthropodes sur les rameaux marqués. La présence de *D. plantaginea* a été notée en utilisant 6 classes et la présence de fourmis avec 4 classes (cf. matériel, page 77). La présence et l'abondance des différents stades d'auxiliaires ont été notées en utilisant 8 groupes fonctionnels: syrphes, coccinelles, forficules, cantharides, chrysopes, hétéroptères, araignées et hyménoptères parasitoïdes. La présence des pucerons ailés a été également notée.

De plus, nous avons réalisé des mesures du taux d'infestation globale des rangées. Pour chaque modalité, le taux d'infestation a été déterminé 3 fois au cours de la saison en notant le nombre des rameaux infestés (avec présence de puceron) par face d'arbre en considérant un arbre sur 2 par rangée.

2.5. Analyses statistiques

Pour comparer graphiquement et statistiquement les effectifs de pucerons et de fourmis, les classes ont été transformées en effectifs en prenant la valeur du milieu de chaque classe où une valeur estimée pour la dernière classe correspond à un effectif de 200 pucerons pour la classe F de *D. plantaginea* et à un effectif de 75 fourmis pour la classe IV de fourmi. Les abondances (totale et séparément à chaque date) de différents arthropodes recensés dans chaque modalité ont été comparées à l'aide du logiciel XLSTAT, version 2009/05/01. Des analyses d'ANOVA à un facteur, suivies de comparaisons post-hoc (Tukey HSD), au seuil de 5%, ont été effectuées après avoir vérifié les conditions préalables de normalité et d'égalité des variances. Des transformations Log (x+1) ont parfois été réalisées pour remplir ces conditions. Quand ces conditions n'ont pas été remplies concernant les comparaisons des dynamiques à chaque date, des tests non paramétriques Mann-Whitney ou Kruskal-Wallis ont été utilisés au seuil de significativité de 5%.

3. Résultats

3.1. Les pucerons cendrés et fourmis

Les différences entre les 5 modalités pour les abondances totales (Fig. 57) et les taux d'infestation (Fig. 58) de *D. plantaginea* n'ont pas été significatives (Tab. 29). Ces différences n'étaient pas non plus significatives pour l'analyse détaillée des effectifs à chaque date, sauf pour trois dates dont les deux dernières où la modalité « lâcher 90 » a significativement représenté les effectifs de *D. plantaginea* les plus faibles (Fig. 59). Nous pouvons pourtant constater que le pic des effectifs de *D. plantaginea* a présenté un décalage d'une à deux semaines dans les quatre modalités couvertes par rapport à la modalité « témoin (sans filet) » (Fig. 59). En terme de taux d'infestation, même si les différences n'étaient pas significatives, il est intéressant de signaler la chute importante entre le deuxième et le troisième date dans les deux modalités « lâcher 40 et 90 » et dans une moindre mesure dans la

modalité « lâcher 25 » par rapport aux témoins. Les colonies de *D. plantaginea* dans la modalité « témoin (sans filet) » ont significativement présenté des abondances totales de pucerons ailés et de fourmis respectivement moins et plus élevées que les 4 autres modalités couvertes (Fig. 57 et Tab. 29).

Tab. 29. Résultats des ANOVA testant les différences entre les modalités étudiées de point de vue des abondances totales des arthropodes observés dans les rameaux marqués et des taux d'infestation.

Paramètre	$F_{(4)}$	P
D. plantaginea	1.110	0.353
Taux d'infestation (11-05)	0.889	0.472
Taux d'infestation (01-06)	0.346	0.846
Taux d'infestation (15-06)	2.177	0.073
Pucerons ailés	**5.552**	**0.0003**
Fourmis	**5.127**	**0.001**
Syrphes (œufs)	**5.935**	**0.0002**
Syrphes (larves)	**6.559**	**< 0.0001**
Syrphes (total)	**7.312**	**< 0.0001**
Prédateurs (sans syrphes)	**14.661**	**< 0.0001**
Prédateurs (avec syrphes)	**4.730**	**0.001**
Parasitoïdes	**4.471**	**0.002**
Coccinelles	**19.502**	**< 0.0001**
Forficules	0.813	0.518
Hétéroptères	1.310	0.268
Cantharides	**6.816**	**< 0.0001**
Chrysopes	2.040	0.090
Araignées	0.494	0.740

3.2. Les syrphes

L'abondance totale des syrphes en terme de nombre d'œufs et de tous les stades confondus a significativement été plus élevée dans les deux modalités « lâcher 40 et 90 » que dans les autres modalités (Fig. 57 et Tab. 29). L'abondance totale des larves de syrphes a significativement été plus élevée dans les deux modalités « lâcher 25 et 40 » par rapport aux deux modalités de témoins (Fig. 57 et Tab. 29). Par contre, cette abondance dans la modalité « lâcher 90 » n'a pas été significativement différente des autres modalités (Fig. 57).

Nous n'avons pas vu de différence pour la date d'apparition des syrphes (œufs et larves) entre les modalités où un lâcher a été effectué et celles sans lâcher (Fig. 59). Cette présence a été limitée à deux dates pour les œufs, le 12 mai (pic dans deux modalités « lâcher 90 et le témoin (sans filet) ») et le 18 mai (pic dans les trois autres modalités) (Fig. 59). Concernant les larves, leur présence a généralement été remarquée entre le 12 mai (pic dans la modalité « lâcher 25 ») et le 31 mai (pic le 24 mai dans les quatre autres modalités) (Fig. 59).

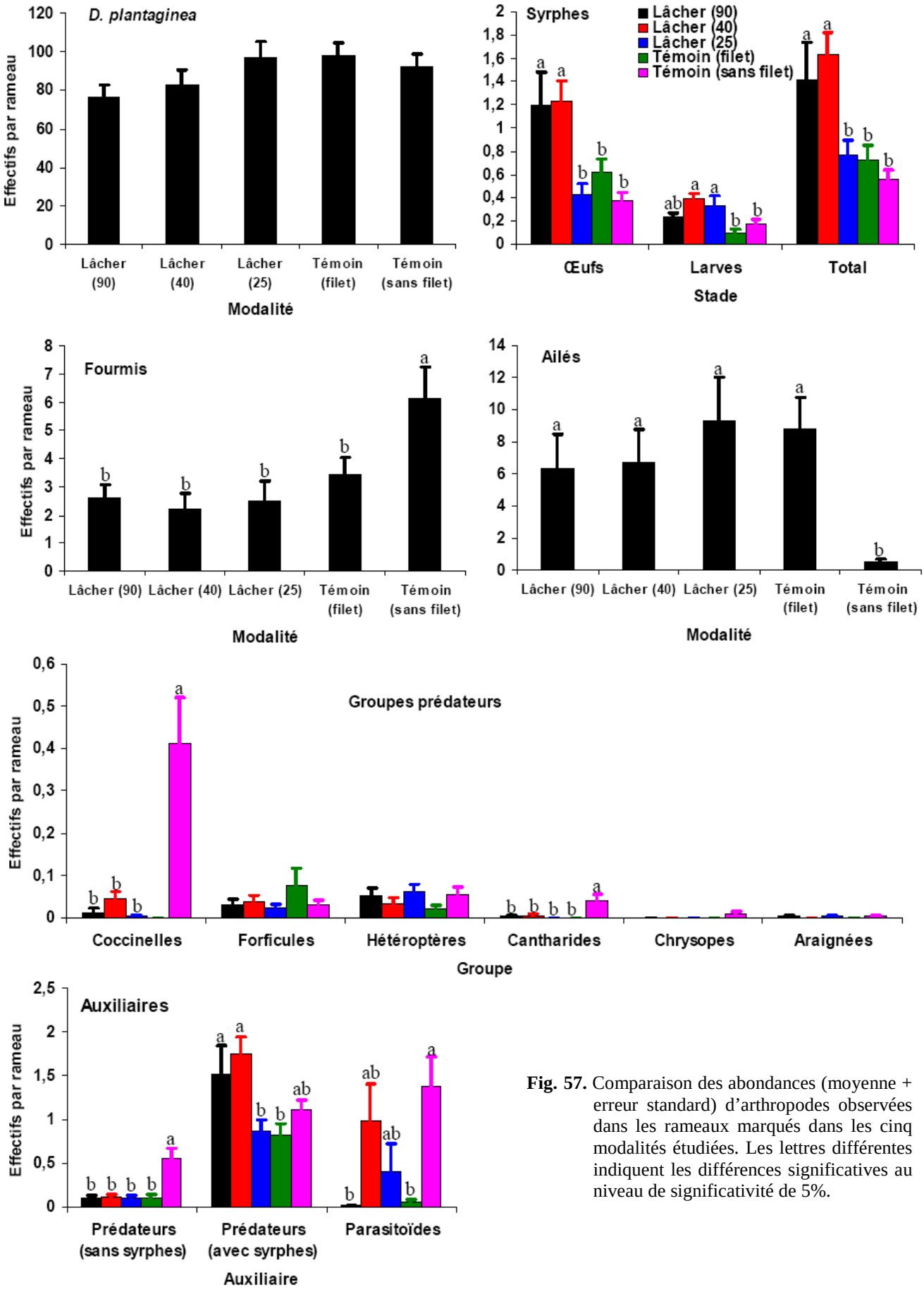


Fig. 57. Comparaison des abondances (moyenne + erreur standard) d'arthropodes observées dans les rameaux marqués dans les cinq modalités étudiées. Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de significativité de 5%.

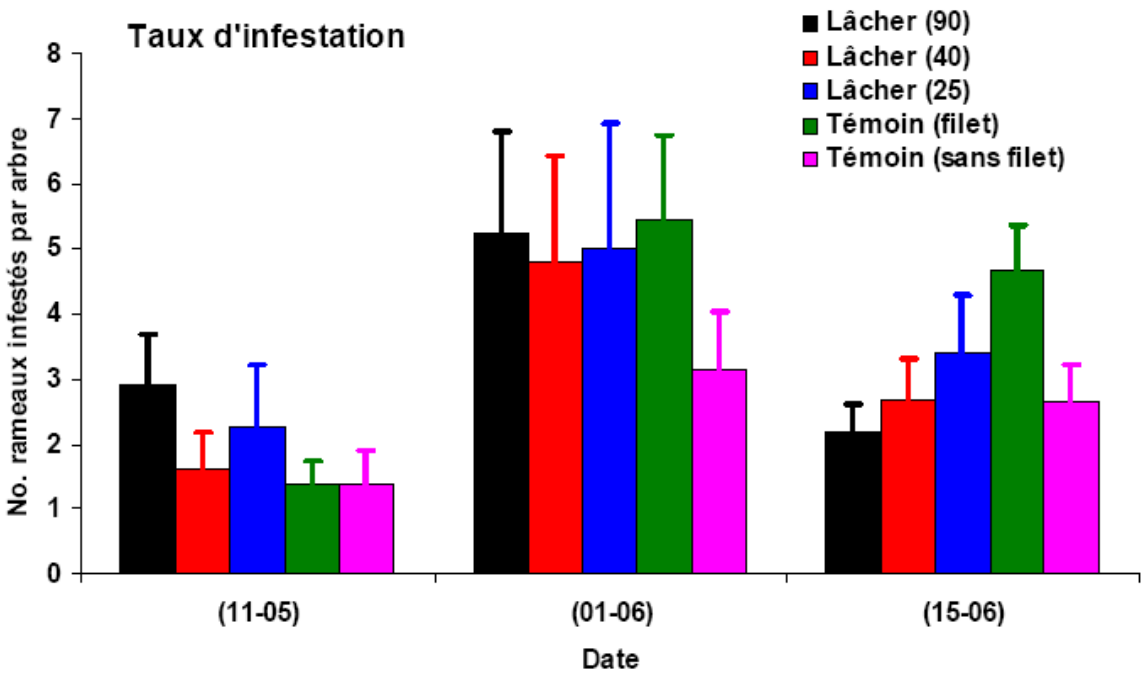


Fig. 58. Nombre de rameaux infestés par le puceron cendré du pommier (moyenne + erreur standard) dans les cinq modalités étudiées à trois dates. Il n'y a pas de différence significative au niveau de significativité de 5% (chaque date a été séparément testée).

3.3. Les autres auxiliaires

L'abondance totale des autres prédateurs (en excluant les syrphes) était significativement plus élevée dans la modalité « témoin (sans filet) » par rapport aux autres modalités couvertes surtout en ce qui concerne les prédateurs coléoptères (coccinelles et cantharides) (Fig. 57 et Tab. 29). Concernant les autres groupes de prédateurs (forficules, hétéroptères, chrysopes et araignées), les différences n'étaient pas significatives entre les modalités (Fig. 57 et Tab. 29). Si maintenant, on inclut les syrphes dans l'abondance totale des prédateurs, cette abondance dans les deux modalités « lâcher 40 et 90 » a significativement été plus élevée que dans les deux autres modalités couvertes et n'était significativement pas différente de la modalité « témoin (sans filet) ». La modalité « témoin (sans filet) » n'a par ailleurs pas été significativement différente des deux autres modalités « lâcher 25 et témoin (filet) » (Fig. 57 et Tab. 29).

L'abondance totale des parasitoïdes (adultes et momies confondues) dans la modalité « témoin (sans filet) » a été significativement plus élevée que dans les modalités « lâcher 90 et le témoin (filet) » et n'a pas été significativement différente des deux autres modalités « lâcher 25 et 40 » (Fig. 57 et Tab. 29). Les différences entre les modalités couvertes n'étaient cependant pas significatives (Fig. 57).

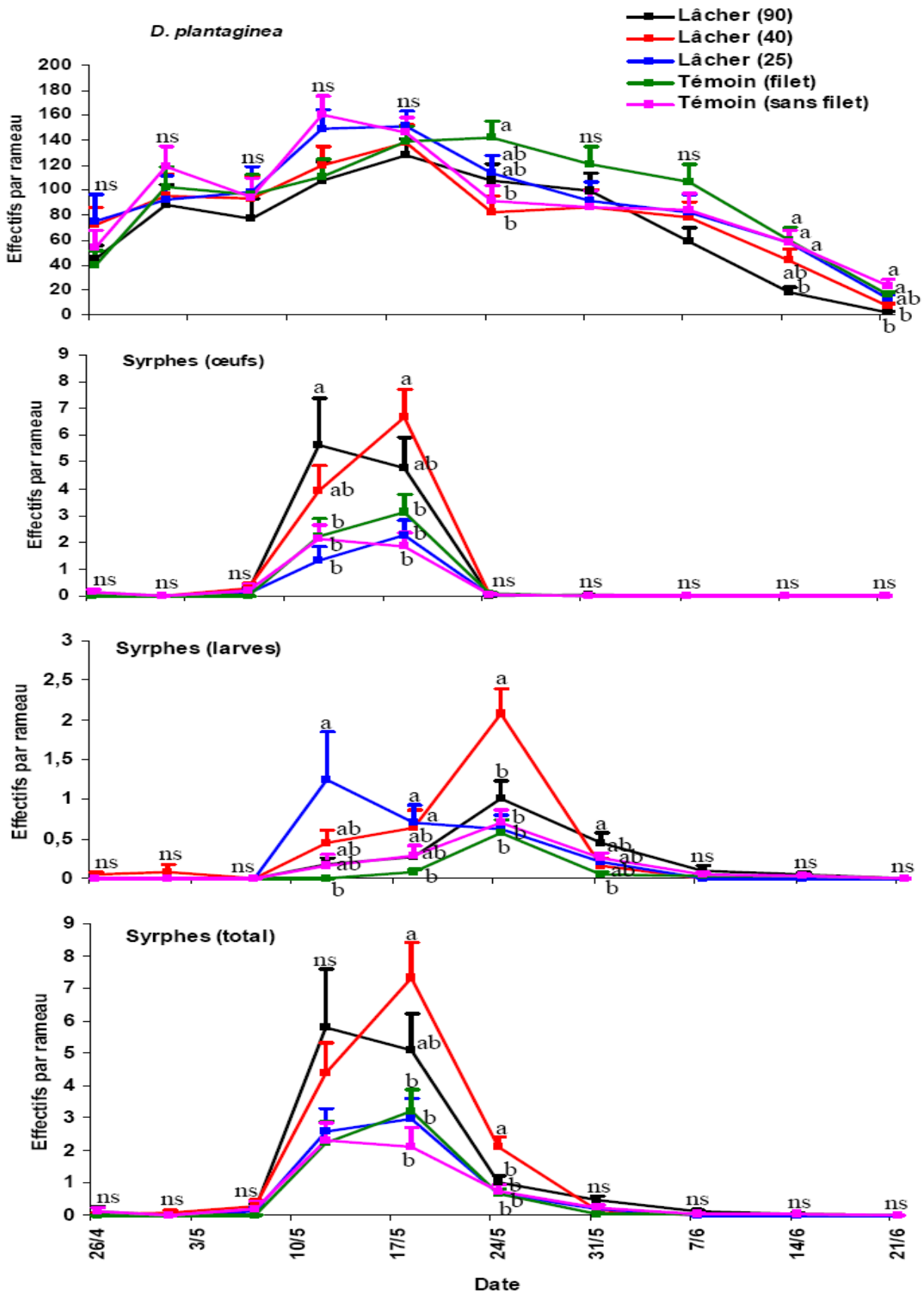


Fig. 59. Évolution temporelle des abondances (moyenne + erreur standard) de *D. plantaginea* et de syrphes (œufs, larves et total) dans les rameaux marqués dans les cinq modalités étudiées. Les lettres différentes indiquent les différences significatives au niveau de significativité de 5% (chaque date a été séparément testée).

4. Discussion

Cette étude a démontré la possibilité de lâchers des adultes d'*E. balteatus* car une augmentation de leur descendance a été observée surtout dans les deux modalités « lâcher 40 » et « lâcher 90 », ce qui est cohérent avec les objectifs élémentaires de notre étude. Ce résultat est très positif sachant les difficultés de manipulation de ce groupe de prédateurs, qui est d'ailleurs assez peu commercialisé malgré ses atouts marquants. Malgré tout, ces lâchers n'ont pas eu un effet significatif sur le développement des populations de *D. plantaginea* ni sur les taux d'infestation.

L'explication de ces résultats vis-à-vis *D. plantaginea* doit prendre en considération la complexité et la difficulté de la réussite des expérimentations de la lutte biologique augmentative surtout en conditions des vergers (Collier et Van Steenwyk, 2004). À partir d'une revue basée sur l'étude de 21 publications, Collier et Van Steenwyk (2004), proposent 12 limitations écologiques potentielles de la réussite de ce type d'expérimentations.

Nous allons discuter 9 de ces 12 limites qui peuvent partiellement avoir un effet et donc expliquer les résultats dans notre cas:

(1) <u>Les conditions climatiques défavorables pour les auxiliaires lâchés</u>: le climat joue un rôle très important sur l'activité des syrphes qui est nettement ralentie suite à une période pluvieuse (Gama et Francis, 2008). Les données climatiques enregistrées par la station de météo à l'INRA montrent que 3 événements pluvieux ont eu lieu et que la température moyenne journalière ne dépasse pas 14°C au mois d'avril et 16°C au mois de mai. Selon Gilbert (1986), la température jouerait également un rôle important dans l'activité et la survie des syrphes. Les expériences réalisées dans le troisième chapitre montrent que la consommation de *D. plantaginea* par *E. balteatus* est optimale lorsque la température est de 20 C°, alors que cette année a été caractérisée par des mauvaises conditions climatiques notamment des faibles températures et une vitesse de vent élevée. Ces conditions influencent négativement la voracité des larves, l'activité des adultes et retardent significativement l'éclosion des œufs et par conséquent l'émergence des larves.

(2) <u>La dispersion / fuite des auxiliaires lâchés</u> qui a été possible au niveau des points de fermeture des filets. En effet, le colza n'a peut être pas été une source alimentaire suffisante en quantité et en attractivité pour nos syrphes, ce qui a pu encourager la fuite de certains

individus par les ouvertures réduites en bas des filets. Comme les adultes de syrphes sont floricoles, le pollen et le nectar sont tous les deux nécessaires à la maturation des gonades des femelles et des mâles adultes (Lyon, 1965; Bugg, 1992).

(3) <u>La qualité des auxiliaires lâchés</u> en lien avec la mortalité. La livraison précoce des syrphes et l'apparence tardive de *D. plantaginea* (voir matériel et méthodes), nous a obligés à garder les pupes au froid (11°C) pour ralentir leur développement et puis au chaud (20°C) pour enfin accélérer l'apparition des adultes.

Alors que la femelle d'*E. balteatus* évite de pondre dans les colonies de pucerons qui contiennent des œufs con-spécifiques (Scholz et Poehling, 2000), des pucerons momifiés (Meyhöfer et Klug, 2002; Pineda et al., 2007; Almohamad et al., 2008) ou d'autres prédateurs (Miñarro et al., 2005; Alhmedi et al., 2007; Putra et al., 2009), l'augmentation du nombre d'*E. balteatus* augmente les possibilités de l'occurrence de ces phénomènes et peut induire du **(4) <u>cannibalisme</u>** et de la **(5) <u>prédation intra-guilde</u>** déjà remarqués dans les colonies de puceron (Branquart et al., 1997; Hindayana, 2001; Dixon et al., 2005; Gilbert, 2005; Lucas, 2005; Fréchette et al., 2006) et donc diminuer le nombre d'auxiliaires. Ce qui peut être expliquer la perte de 60 à 70% des individus dans les deux modalités « lâcher 40 et 90 » en comparaison le nombre des œufs avec le nombre des larves notées dans les colonies.

(6) <u>La protection des ravageur</u>: la présence des fourmis, qui augmentent l'hygiène des colonies et la défense contre les ennemis des pucerons (Reimer et al., 1993), peut être un bon exemple dans le cas de *D. plantaginea*. Cette présence a pourtant été réduite de 50% dans les modalités couvertes par rapport à celles dans la modalité non couvertes, ce qui au passage confirme l'effet négatif mis en question de filets sur la présence de fourmis observé dans le chapitre 2 (Dib et al., 2010d).

(7) <u>La dispersion du ravageur</u>: La présence importante de syrphes peut avoir eu comme conséquence la dispersion des individus aptères et donc la création de nouvelles colonies (Peacor, 2003; Kunert et al., 2005). En outre, les proportions significativement supérieures de pucerons ailés dans les modalités couvertes par rapport à la modalité non couverte peuvent également être liées à l'augmentation des syrphes dans ces modalités. Mais dans le cas de *D. plantaginea*, les individus ailés migrent vers l'hôte secondaire, le plantain, et ne peuvent donc pas coloniser un autre pommier (Bonnemaison, 1959).

(8) **<u>La date du lâcher</u>**: Elle aurait pu être trop précoce et gêner le bon développement des syrphes, cependant, nous pouvons rejeter cette hypothèse dans notre cas. Cela n'a pas dû avoir un effet sur les performance des syrphes car leur activité prédatrice est naturellement précoce (cf. dans les deux premiers chapitres (Dib et al., 2010c,d)). En outre, la concomitance des pics entre les modalités nous amène à penser que le lâcher a été presque fait en coïncidence avec l'apparition naturelle de syrphes. L'activité précoce d'*E. balteatus* semble due principalement à son bas seuil thermique du développement « 4°C (Dixon et al., 2005) à 6°C (Hart et al., 1997) » et au fait que des femelles fécondées non migrantes restent et hivernent dans les vergers (Hart et Bale, 1997; Hart et al., 1997; Hondelmann et Poehling, 2007) ce qui, donc, peut augmenter la possibilité de voltinisme (Hart et al., 1997; Hondelmann et Poehling, 2007).

(9) **<u>Un lâcher quantitativement insuffisant</u>**: nous pouvons ajouter cette hypothèse aux neuf déjà discutées pour expliquer nos résultats. Le choix des modalités de lâcher a fait l'objet d'intenses discussions avant le début de l'expérimentation. La modalité « lâcher 25 » (relativement faible si nous pensons qu'il y a 25 arbres par rangées et que le sex-ratio n'est pas contrôlable) correspond à un seuil économique actuel (le surcoût dû au lâcher est proche de celui d'un traitement phytosanitaire) ne prenant pas en compte une baisse des coûts possible dans le futur dans le cas d'un éventuel accroissement de la demande. Ensuite, nous voulions faire des lâchers de 75 et 150 individus mais cela s'est avéré impossible à cause de la mortalité due à la manipulation des pupes et à l'attente de l'éclosion. Cependant, il faut également dire qu'un lâcher trop important augmente les possibilités de l'occurrence de phénomènes de cannibalisme et de prédation intra-guilde. De plus, parmi les conditions défavorables dans notre cas, nous pouvons ajouter l'espace insuffisant à l'intérieur les filets qui a pu limiter les possibilités d'accouplements réussis de deux sexes (J.-P. Jansen, communication personnelle), d'autant plus que nous n'avons connaissance du sex-ratio des individus lâchés.

5. Conclusions

Cette étude est la première à envisager la faisabilité de la combinaison des luttes physique et biologique contre *D. plantaginea*, même si l'objectif des filets Alt'Carpo reste la lutte contre le carpocapse. Nous sommes conscients que les résultats ne sont pas concluants

en ce qui concerne le rôle des *E. balteatus* lâchés contre *D. plantaginea*. A contrario, cette étude permet de réfléchir à des aménagements de ce type de lâcher qui pourraient être intéressantes pour de futures expérimentations. A titre d'exemple, citons:

(i) L'adaptation des lâchers de syrphes à des stades larvaires (stade prédateur directement efficace contre *D. plantaginea*) actuellement non disponibles (commercialement à cause des difficultés d'élevage de ce prédateur et la mortalité observée qui a été forte dans notre cas malgré des conditions plus favorables que chez un arboriculteur) et peu adaptés (théoriquement à cause de sa faible mobilité en comparaison avec les autres prédateurs comme les coccinelles et chrysopes).

(ii) La réalisation de lâcher des pupes ou d'adultes à des dates plus précoces (pour que les larves coïncident avec les premières colonies de *D. plantaginea*) ou en plusieurs fois (pour augmenter la durée de présence de ces larves actives vis-à-vis *D. plantaginea*) peut être envisageable dans des futures tentatives.

(iii) Il serait intéressant de réaliser des lâchers en utilisant d'autres types de filets, par exemple, monoparcelle qui sont très majoritaires dans le sud-ouest de la France, sous lesquels la mobilité des adultes serait plus grande, en combinaison avec un inter-rang fleuri pour favoriser la survie et permettre des intensités de lâcher compatibles avec les populations de pucerons, la fécondité des adultes de syrphe, voire les coûts de production.

(iv) Enfin, il serait utile, au moins dans un premier temps, d'oublier les aspects économiques du lâcher et d'essayer de tester des intensités même de très fortes pour obtenir des résultats satisfaisants qui, une fois établis, pourront en fonction de leur adoption ensuite faire changer le prix de revient du lâcher.

Remerciements

Nous voulons remercier Mme Anne-Marie Lacordaire et la société Koppert de nous avoir offert gracieusement les pupes de syrphes.

Conclusions générales & perspectives

Dans un contexte global d'une forte demande sociale forte pour la mise en place de modes de production plus respectueux de l'environnement et de la santé humaine, dans le contexte politique du plan gouvernemental d'action « Ecophyto 2018 » (Mollier et al., 2010) qui vise à étudier la faisabilité à l'horizon dix ans d'ici d'une baisse de 50% de l'usage global des pesticides et plus particulièrement, en ce qui concerne les vergers de pommiers, la prise de conscience croissante de la problématique du puceron cendré du pommier, *D. plantaginea*, surtout en AB, la mise au point de solutions alternatives s'appuyant sur le rôle des ennemis naturels dans la lutte contre ce ravageur et la faisabilité d'améliorer ce rôle devient une nécessité.

Cette thèse a permis d'apporter plusieurs éléments de réponse liés à la recherche en général et à l'agronomie en particulier concernant cette problématique en les abordant sous cinq chapitres regroupés en **trois axes principaux** dont les buts étaient :

A) Mettre en évidence la réalité du rôle des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea* en AB et identifier les principaux responsables régulateurs en fonction de leur abondance et précocité.

B) Dans un contexte agronomique changeant, analyser les effets de l'introduction d'une nouvelle pratique agronomique, filets Alt'Carpo, vis-à-vis *D. plantaginea* et sa lutte biologique.

C) Caractériser l'efficacité prédatrice et les interactions possibles des deux candidats possibles à la régulation de *D. plantaginea* en passant par les trois étapes habituelles (conditions de laboratoire contrôlées, semi contrôlées, et plein champ) nécessaires pour établir sur des règles objectives le choix d'un auxiliaire contre ce ravageur.

A) Un rôle effectif mais insuffisant des auxiliaires contre le puceron cendré du pommier

En réalisant un suivi hebdomadaire pour noter les arthropodes présents dans 50 rameaux infestés par verger dans 4 vergers biologiques et un verger expérimental (sans pesticides), nous avons pu montré que le développement des populations de *D. plantaginea* en présence d'un stage actif d'auxiliaire était significativement moindre qu'en absence d'auxiliaire. Nous avons pu alors mettre en évidence des effets négatifs des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea* sans pour autant obtenir une véritable régulation suffisante pour éviter les dégâts économiques et sans pouvoir différencier, pour des raisons statistiques, l'effet des différents groupes fonctionnels d'auxiliaires (Dib et al., 2010b,c). Nos conclusions sont en accord avec celles observées dans d'autres pays (Blommers, 1999; Miñarro et al., 2005; Brown et Mathews, 2007). Nous avons montré que le verger conduit sans aucun pesticide représente un cortège d'auxiliaires plus abondant et plus diversifié par rapport aux autres vergers biologiques. Cette étude a également mis en évidence l'influence possible et positive de la présence de fourmis sur la dynamique d'infestation par le puceron cendré et négative sur celle des auxiliaires. Nous avons pu identifier trois groupes d'auxiliaires les plus abondants avec une arrivée séquentielle marquée : les syrphes sont le groupe le plus précoce dès le début de l'infestation et les coccinelles et forficules arrivent tardivement par rapport au développement de *D. plantaginea*. *E. balteatus* (Syrphidae), *A. bipunctata* (Coccinellidae) et *F. auricularia* (Forficulidae) sont donc les espèces dominantes dans les colonies de *D. plantaginea* dans les conditions du sud-est de la France. En outre, vues les caractéristiques de ces espèces et le fait qu'*A. bipunctata* avait déjà été envisagé en lutte biologique contre *D. plantaginea* (Wyss et al., 1999a,b; Kehrli et Wyss, 2001), nous avons étudié *E. balteatus* et *F. auricularia* comme possibles candidats pour la lutte contre *D. plantaginea* dans le troisième axe.

En comparant l'impact de système de protection (biologique et conventionnel (sans ou avec confusion sexuelle contre le carpocapse)) sur les communautés arthropodes dans les colonies de *D. plantaginea*, nous avons montré que les vergers en AB présentent les populations de *D. plantaginea* les plus faibles (à l'échelle du rameau) mais le cortège d'auxiliaires le plus diversifié et le plus abondant par rapport aux vergers conventionnels. Ce qui montre que la régulation naturelle n'est possible qu'en modifiant le nombre ou la nature des pesticides appliqués et qu'avec les systèmes actuels de protection chimique (PFI et conventionnel), les régulateurs ne sont pas en effectifs suffisants pour exprimer leur potentiel de régulation vis-à-vis *D. plantaginea*.

Perspectives « axe A »

Cette étude a représenté une première étape importante dans un processus qui devrait idéalement aboutir à l'élaboration d'un modèle dynamique du développement de *D. plantaginea* prenant en compte la présence de fourmis et le rôle des auxiliaires et l'influence de certaines pratiques sur ces phénomènes (filets Alt'Carpo « axe B » et lâchers d'auxiliaires « axe C »).

Nous avons démontré l'existence et la pertinence de l'action régulatrice des ennemis naturelles contre *D. plantaginea* à l'échelle du rameau sans l'aborder sur d'autres échelles spatiales (arbre, verger, etc.) qui devront être prises en compte dans les futures études. Cela apportera des informations indispensables concernant l'influence réelle des auxiliaires à une échelle pertinente qui est celle des producteurs.

En se basant sur nos résultats comparant le verger expérimental non traité et les vergers biologiques, des études comparatives supplémentaires du point de vue de l'influence directe de l'infestation et indirecte des auxiliaires sur la physiologie de l'arbre et la productivité pourraient être réalisées pour mettre en question l'effet et l'efficacité de ces traitements biologiques sur la qualité par exemple.

Enfin, nos conclusions concernant la comparaison de trois systèmes de protection se sont limitées à une seule date d'observation par an et donc nécessiteraient confirmation grâce à des observations répétées et prenant en considération le taux d'infestation de *D. plantaginea* à l'échelle de verger pour déterminer l'effet réel de ces systèmes de protection contre ce ravageur et son cortège d'auxiliaires et son potentiel régulateur.

B) Les filets Alt'Carpo peuvent aussi être également utiles contre le puceron cendré

Si nous voulons que les auxiliaires jouent un rôle plus important contre *D. plantaginea*, il faut d'autres pratiques permettant d'abaisser significativement le nombre de traitements pesticides (et surtout insecticides). Ce type de diminution demandait aux arboriculteurs un saut qualitatif important (par exemple en recourrant à la biodynamie) plus qu'une évolution quantitative. Mais une innovation très récente permet la réduction drastique des traitements sans changement trop important de l'approche: les filets Alt'Carpo. Ce moyen de lutte physique tend à se développer, depuis 2007, dans les vergers de pommiers principalement en AB dans le sud-est de la France (Severac et Romet, 2007; Romet et Severac, 2008). Ces filets

permettent de réduire significativement, voire d'abandonner, l'usage des insecticides contre le carpocapse, ce qui en théorie doit permettre l'établissement de populations d'auxiliaires plus importantes. Par ailleurs, les autres modifications liées aux filets (croissance de l'arbre, micro-climat) peuvent également jouer un rôle sur le développement de *D. plantaginea*.

À partir de nos résultats qui ont été valorisés par une publication (Dib et al., 2010d), nous avons trouvé que malgré l'influence négative des filets Alt'Carpo mono-rang sur l'abondance et la richesse du cortège des auxiliaires, surtout les coccinelles, présents dans les colonies de *D. plantaginea*, il y a eu une influence négative sur le développement des population de *D. plantaginea* quand les filets sont installés en mars ou à la mi-avril. Cette dernière date qui correspond à la date de fermeture classique des filets en vue de contrer le carpocapse, a représenté la réduction la plus importante du point de vue de l'abondance de *D. plantaginea* à l'échelle du rameau et du taux de l'infestation à l'échelle de l'arbre. Nous avons montré dans cette thèse que la présence de ces filets a pu non seulement ralentir la vitesse d'apparition de l'infestation (donnant théoriquement plus de possibilité des interventions efficaces) mais aussi augmenter la vitesse de sa disparition (d'environ 7 à 10 jours) comparativement à l'infestation au niveau des arbres non couverts. Nous avons mis également en évidence que la pose des filets au moment du vol de retour des sexupares vers le pommier (septembre) n'exerce aucune influence significative sur les populations de *D. plantaginea* au printemps suivant sur les arbres protégés. En outre, nous avons constaté que les filets diminuent drastiquement la présence de fourmis dans les colonies de *D. plantaginea*, ce qui est également un facteur d'explication de nos résultats. Enfin, cette étude a montré que la meilleure réduction de population de *D. plantaginea* était observée en présence d'au moins un auxiliaire actif par rameau. Ce dernier point nous a amené à nous interroger, dans le troisième axe, sur la faisabilité de la combinaison de ces modes de lutte, biologique et physique et sur leur efficacité vis-à-vis *D. plantaginea*. Cette combinaison reste une solution plus respectueuse de l'environnement et de la santé humaine que la combinaison (lutte chimique et physique) proposée par Martin et al. (2006, 2010) et utilisant des filets traités par des insecticides pour couvrir les cultures vivrières au Bénin.

Perspectives « axe B »

Pour conforter les résultats prometteurs de l'étude réalisée dans un verger expérimental, nous proposons de les valider dans les conditions de l'AB car nos observations personnelles dans les vergers biologiques commerciaux utilisant les filets et la sévérité des

dégâts sur les arbres infestés et couverts (même s'il y a beaucoup de facteurs en jeu: variété, fertilisation, autres pratiques (dont le Neem), etc.) nous poussent à être prudents vis-à-vis d'une généralisation trop rapide.

Une des hypothèses, qui peut expliquer nos résultats, est la modification de la croissance de l'arbre et du microclimat dus à l'installation de ce type de filets mono-rang et donc les possibles conséquences sur *D. plantaginea* et son contrôle par ses auxiliaires. Il conviendrait donc, pour mieux comprendre les conséquences sur ces communautés d'arthropodes par cette technique innovatrice récente, d'envisager les effets secondaires agronomiques et environnementaux des filets dans les futurs travaux.

Les résultats décevants de l'installation des filets en septembre nous permettent de supposer l'inefficacité de l'intervention automnale contre *D. plantaginea* ce qui pourrait s'expliquer par le fait qu'un nombre limité d'œufs hivernants suffirait à donner naissance à des populations considérables le printemps suivant.

Puisque l'effet négatif des filets sur la présence des fourmis était remarquable et que l'importance d'éliminer ces dernières pour contrôler et réduire les dégâts causés par *D. plantaginea* surtout en jeunes vergers n'est plus à démontrer, cette technique (les filets Alt'Carpo) peut donc être également considérée comme un outil prometteur dans le développement d'une nouvelle stratégie da la lutte intégrée visant à perturber la relation fourmi-*D. plantaginea*.

C) *F. auricularia* et *E. balteatus*, deux possibles candidats pour la lutte contre *D. plantaginea*

Sur la base de leur précocité (*E. balteatus*) et de leur abondance (*F. auricularia* et *E. balteatus*) dans les colonies de *D. plantaginea* observées dans les axes A et B, les syrphes et les forficules apparaissent comme de bons candidats pour la régulation de *D. plantaginea*. La mesure de leur réelle performance était cependant difficile voire impossible dans les premiers deux axes où nous n'avons pas pu réellement distinguer l'effet des différents prédateurs. Dans cet axe, effectué en conditions contrôlées de laboratoire et également de terrain, nous avons donc apporté des informations qui pourront être utiles et exploitables ultérieurement pour l'amélioration de l'utilisation de ces deux candidats encore relativement mal connus.

Notre étude en conditions contrôlées de laboratoire a mis en évidence la potentialité régulatrice de ces prédateurs, en particulier aux stades les plus âgés, vis-à-vis *D. plantaginea*. Notre étude a montré également l'influence de la température sur les performances de deux

prédateurs, surtout pour les syrphes. La prédation optimale a eu lieu à 20°C pour les deux prédateurs. L'efficacité des syrphes était ensuite supérieure à 15°C qu'à 25°C. Les forficules, surtout au quatrième stade larvaire, étaient moins affectées par ces deux températures. L'étude de l'interaction entre ces prédateurs en utilisant le plantain dans des boites de Petri a montré une interaction positive voire additive aux plus grandes densités offertes de *D. plantaginea*. En complément, l'étude utilisant des jeunes pommiers a décelé des interactions négatives, (peut être, une prédation intraguilde) entre ces 2 mêmes prédateurs seulement aux faibles densités de pucerons. L'association des deux prédateurs a semblé cependant être plus efficace dans la régulation des colonies de *D. plantaginea* que l'action d'un seul, mais l'absence d'additivité de ces effets indique des interactions pouvant être liées à une compétition pour la ressource. En général, ces résultats issus de ces études laboratoires nous ont encouragé à étudier des possibilités de type lâcher en conditions réelles et notamment des lâchers précoces au début du printemps de *F. auricularia* et *E. balteatus* vis-à-vis *D. plantaginea* en vue d'utiliser cette technique en lutte biologique.

La précocité de lâchers des syrphes ne semble pas problématique car ces prédateurs sont eux-mêmes relativement précoces (Dib et al., 2010c,d). Par contre, l'apparition tardive des forficules dans la canopée nous a poussé à envisager d'étudier leur dynamique en conditions de terrain pour acquérir des informations pratiques utiles pour procéder à des lâchers. Cette étude a distingué deux cohortes de *F. auricularia* dans les conditions du sud-est de la France. Cette étude a également montré que *F. auricularia* commence à être présent dans les colonies de *D. plantaginea* à partir du troisième stade larvaire (L3) de la première cohorte. Cette apparition débute normalement fin avril et ne permet pas d'atteindre des effectifs considérables avant la deuxième ou la troisième semaine de mai. Cette étude a également mis en évidence l'influence positive des haies sur la présence de forficules dans les vergers.

Partant de ces constats, nous avons réalisé des lâchers précoces de L3 de *F. auricularia* vis-à-vis *de D. plantaginea* en utilisant des systèmes d'exclusion. Contrairement aux attentes, ces lâchers n'ont pas eu un effet sur les populations de *D. plantaginea* cibles. Cette étude confirme la difficulté à réussir des lâchers d'auxiliaires dans des vergers ouverts, ce qui exige d'améliorer ou de créer les conditions qui peuvent favoriser la réussite de ces lâchers. En permettant de réduire fortement l'usage des produits de synthèse et donc d'augmenter théoriquement le nombre d'auxiliaires et donc la régulation naturelle, les filets Alt'Carpo créent des conditions semi-fermées, comparables à celles existant sous serres, en limitant les risques de trop forte dispersion des organismes lâchés. Malgré tout, notre étude, la première à envisager la faisabilité de la combinaison des luttes physique et biologique contre *D.*

plantaginea, en réalisant un lâcher précoce d'*E. balteatus* sous filets n'a pas été concluante et n'a pas montré d'efficacité contre *D. plantaginea*.

Perspectives « axe C »

Les résultats de notre étude sur la capacité prédatrice de *F. auricularia* et *E. balteatus* mal connues auparavant représentent une étape nécessaire pour permettre une modélisation de la prédation (dépendant de plusieurs facteurs: température, densité proie, stade de proie et de prédateur, etc.) vis-à-vis *D. plantaginea*. Ces modèles peuvent également considérer les interactions possibles positives ou négatives entre un prédateur généraliste et un autre spécialiste et évaluer leurs conséquences sur l'efficacité de la lutte biologique contre *D. plantaginea*.

Les résultats de notre étude descriptive de la dynamique des populations printanières de *F. auricularia* pourront être une base qui doit permettre le développement de modèles phénologiques visant à limiter la mortalité des forficules due aux pratiques horticoles et à augmenter le niveau de prédation par les forficules dans les programmes de la lutte biologique augmentative ou par conservation (Moerkens et al., cf. page 67).

Comme les forficules sont plus abondantes dans les rangs proches des haies, la présence et l'aménagement des haies par exemple composites aux alentours des vergers pourraient contribuer à une meilleure régulation par ces prédateurs (Debras et al., 2006, 2007, 2008).

La partie appliquée de cette thèse concernant les lâchers augmentatifs de prédateurs n'a pas été très concluante en terme de régulation des populations de *D. plantaginea*, comme c'est malheureusement le cas dans la plupart des manipulations de la lutte biologique augmentative surtout en conditions de vergers (Grafton-Cardwell et Ouyang, 1995; Grasswitz et Burts, 1996; Cossentine et Jensen, 2000; Wyss et al., 1999b; Kehrli et Wyss, 2001), ceci à cause des différentes limitations écologiques (Collier et Van Steenwyk, 2004). Cela indique que de nombreux facteurs sont encore à optimiser. Les difficultés soulevées par nos expériences, ont permis de mettre en évidence plusieurs paramètres utiles pour envisager de futures expérimentations plus résussies (à titre d'exemple citons: le stade de l'auxiliaire, la date, la méthode et le nombre et la fréquence des lâchers, l'alimentation des individus lâchés, les aspects économiques, les méthodes d'évaluation la réussite de lâcher).

Dernier mot

Cette thèse a mis en évidence un effet négatif des auxiliaires sur les populations de *D. plantaginea* mais celui-ci semble limité à cause de l'arrivée tardive du cortège des auxiliaires (à l'exception des syrphes). Il est donc important de renforcer les effectifs d'auxiliaire le plus tôt possible dans la saison. Malgré ce rôle insuffisant, nous sommes optimistes, surtout dans les conditions actuelles de l'agriculture et la demande politique et sociale croissante visant à limiter l'usage des pesticides, car:

(i) La lutte biologique n'a jamais atteint et n'a jamais eu l'intention d'éliminer complètement une espèce nuisible; son objectif est plutôt de la maintenir en dessous de son seuil du dommage économique.

(ii) Ce seuil, qui est la simple présence dans le cas de *D. plantaginea*, devrait être modifié surtout en AB afin qu'il y ait plus de chance d'atteindre un équilibre naturel entre *D. plantaginea* et son cortège d'auxiliaires à l'échelle du verger.

(iii) La mise en place à grande échelle d'une AB et durable plus respectueuse à l'environnement semble difficile à réaliser sans un changement de mentalité des consommateurs, quant à l'acceptation de quelques dégâts sur les fruits.

Références bibliographiques

ACTA (Association de Coordination Technique Agricole), 1977. Pommier III. Contrôles, seuils et indications pour la lutte. ACTA, Paris, France.

ACTA (Association de Coordination Technique Agricole), 1998. Les pucerons des arbres fruitiers; cycles biologiques et activités de vol. ACTA, Paris, France.

Albouy, V., Caussanel, C., 1990. Faune de France 75 – Dermaptères (Perce-oreilles). Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, France.

Alhmedi, A., Francis, F., Bodson, B., Haubruge, E., 2007. Intraguild interactions of aphidophagous predators in fields: effect of *Coccinella septempunctata* and *Episyrphus balteatus* occurrence on aphid infested plants. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences Ghent University 72, 381–390.

Alhmedi, A., Haubruge, E., Francis, F., 2008. Role of prey–host plant associations on *Harmonia axyridis* and *Episyrphus balteatus* reproduction and predatory efficiency. Entomologia Experimentalis et Applicata 128, 49–56.

Alins, G., Alegre, S., Avilla, J., 2007a. Effect of management spontaneous cover crop on rosy apple aphid, green apple aphid and their natural enemies in an apple organic orchard. In: Niggli, U., Leifert, C., Alföldi, T., Lück, L., Willer, H., (eds.). Improving Sustainability in Organic and Low Input Food Production Systems, University of Hohenheim, Germany, pp. 256–259.

Alins, G., Alegre, S., Avilla, J., 2007b. Effect of autumn treatments on rosy apple aphid colonies in spring. Acta Horticulturae 737, 121–126.

Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Haubruge, E., 2007. Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. Entomologia Experimentalis et Applicata 125, 13–21.

Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Lognay, G., Haubruge, E., 2008. Emission of alarm pheromone by non-preyed aphid colonies. Journal of Applied Entomology 132, 601–604.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agriculture, Ecosystems and Environment 74, 19–31.

Altieri, M.A., Nicholls, C.I., Fritz, M.A., 2005. Manage insects on your farm: a guide to ecological strategies. Sustainable Agriculture Network, Beltsville, MD.

Alyokhin, A., Drummond, F.A., Sewell, G., 2005. Density-dependent regulation in populations of potato-colonizing aphids. Population Ecology 47, 257–266.

Andreev, R., Kutinkova, H., 2004. Resistance to aphids and scale insects in nine apple cultivars. Journal of Fruit and Ornamental Plant Research 12, 215–221.

Angeli, G., Forti, D., 1999. Valutazione di alcuni parametri biologici e demografici di *Dysaphis plantaginea* Passerini (Homoptera: Aphididae) allevato su sei differenti varietà di melo. Bollettino dell'Istituto di Entomologia “Guido Grandi” dell'Università di Bologna 53, 121–131.

Angeli, G., Simoni, S., 2006. Apple cultivars acceptance by *Dysaphis plantaginea* Passerini (Homoptera: Aphididae). Journal of Pest Science 79, 175–179.

Ankersmit, G.W., Dijkman, H., Keuning, N.J., Mertens, H., Sins, A., Tacoma, H.M., 1986. *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. Entomologia Experimentalis et Applicata 42, 271–277.

Arnaoudovand, V., Kutinkova, H., 2006. Susceptibility of some apple cultivars to infestation by the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea* PASS., Homoptera: Aphididae). Journal of Fruit and Ornamental Plant Research 14, 137–142.

Asante, S.K., 1995. Functional responses of the European earwig and two species of coccinellids to densities of *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Hemiptera: Aphididae). Journal of the Australian Entomological Society 34, 105–109.

Asgari, A., 1966. Untersuchungen über die im Raum Stuttgart-Hohenheim als wichtigsten Prädatoren der grünen Apfelblattlaus (*Aphidula pomi* Deg.) auftretenden Arthropoden. Zeitschrift für Angewandte Zoologie 53, 35–93.

Aubertot, J.N., Barbier, J.M., Carpentier, A., Gril, J.J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., Voltz, M., 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA et Cemagref, France.

Baker, A.C., Turner, W.F., 1916. Rosy apple aphis. Journal of Agricultural Research 7, 321–343.

Banks, C.J., Nixon, H.L., 1958. Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. Journal of Experimental Biology 60, 445–453.

Bargen, H., Saudhof, K., Poehling, H.-M., 1998. Prey finding by larvae and adult females of *Episyrphus balteatus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 87, 245–254.

Baronio, P., Briolini, G., Butturini, A., Faccioli, G., 1988a. Dinamica di popolazioni dell'afide grigio del melo (*Dysaphis plantaginea* Pass) 1. Ricerche etologiche su ospite secondario. Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna 43, 9–16.

Baronio, P., Briolini, G., Butturini, A., De Berardinis, E., 1988b. Dinamica di popolazioni dell'afide grigio del melo (*Dysaphis plantaginea* Pass) 2. Influenza della temperatura sui principali parametri di popolazione, su ospite primario. Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna 43, 31–35.

Bassino, J.P., 1982. Les pucerons des arbres fruitiers. Travaux récents et perspectives. In: ACTA (Association de Coordination Technique Agricole). Les pucerons des cultures. ACTA, Paris, pp. 237–242.

Baudry, O., 1998. Pomme/Puceron cendré: la petite bête qui monte. Fruits et Légumes 161, 56–58.

Behura, B.K., 1956. The biology of the European earwig, *Forficula auricularia* L. Annals of Zoology 1, 117–142.

Berling, M., Blachere-Lopez, C., Soubabere, O., Lery, X., Bonhomme, A., Sauphanor, B., Lopez-Ferber, M., 2009. *Cydia pomonella* granulovirus genotypes overcome virus resistance in the codling moth and improve virus efficiency by selection against resistant hosts. Applied and Environmental Microbiology 75, 925–930.

Berryman, A.A., Stenseth, N.Chr., Isaev, A.S., 1987. Natural regulation of herbivorous forest insect populations. Oecologia 71, 174–184.

Birch, L.C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. Journal of Animal Ecology 17, 15–26.

Bird, A.E., Hesketh, H., Cross, J.V., Copland, M., 2004. The common black ant, *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae), as a vector of the entomopathogen *Lecanicillium longisporum* to rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Homoptera: Aphididae). Biocontrol Science and Technology 14, 757–767.

Blackman, R.L., Eastop, V.F., 1984. Aphids on the world's crops: an identification guide. Wiley and sons, Chichester.

Blanke, M., Weidenfeld, H., 1997. Light transmission of nets for hail and bird protection. Erwerbsobstbau 39, 141–143.

Blommers, L.H.M., 1994. Integrated pest management in European apple orchards. Annual Review of Entomology 39, 213–241.

Blommers, L.H.M., 1999. Probing the natural control of rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* (Hemiptera: Aphididae). IOBC/wprs Bulletin 22, 53–56.

Blommers, L.H.M., Helsen, H.H.M., Vaal, F.W.N.M., 2004. Life history data of the rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* (Pass.) (Homopt., Aphididae) on plantain and as migrant to apple. Journal of Pest Science 77, 155–163.

Bogya, S., Markó, V., Szinetár, Cs., 1999. Comparison of pome fruit orchard inhabiting spider assemblages at different geographical scales. Agricultural and Forest Entomology 1, 261–269.

Boisclair, J., Estevez, B., 2006. Lutter contre les insectes nuisibles en agriculture biologique: intervenir en harmonie face à la complexité. Phytoprotection 87, 83–90.

Boivin, G., 2001. Parasitoïdes et lutte biologique: paradigme ou panacée? Centre de Recherche et de développement en Horticulture, Agriculture et Agroalimentaire Canada, VertigO - La revue en sciences de l'environnement sur le web 2.

Boller, E.F., Häni, F., Poehling, H.-M., 2004. Ecological infrastructures: ideabook on functional biodiversity at the farm level, temperate zones of Europe. IOBCwprs, Commission on Integrated Production Guidelines and Endorsement, Switzerland.

Bonnemaison, L., 1959. Le puceron cendré du pommier (*Dysaphis plantaginea* Pass.) – Morphologie et biologie – Méthodes de lutte. Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Série C, Epiphyties III, 257–322.

Börner, C., Heinze, K., Kloft, W., Lüdicke, M., Schmutterer, H., 1957. Homoptera, 2. In: Blunck, H., (ed.). Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, 2. Paul Parey, Berlin, pp. 142–143.

Branquart, E., Hemptinne, J.-L., 2000. Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). Ecography 23, 732–742.

Branquart, E., Hemptinne, J.-L., Bauffe, C., Benfekih, L., 1997. Cannibalism in *Episyrphus balteatus* (Dipt.: Syrphidae). Entomophaga 42, 145–152.

Brest, O., 1997. Puceron cendré: les solutions bio. Alter Agri 25, 16–19.

Bribosia, E., Bylemans, D., Impe, G.van., Migon, M., 2004. Assessing the suitability of alternative host aphids for *Ephedrus persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae), the main parasitoid attacking *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Homoptera: Aphididae) in Belgian apple orchards. In: Simon, J.-C., Dedryver, C.-A.,

Rispe, C., Hullé, M., (eds.). Aphids in a new millennium. Sixth International Symposium on Aphids, Rennes, France, pp. 269–274.

Bribosia, E., Bylemans, D., Migon, M., Impe, G.van., 2005a. In-field production of parasitoids of *Dysaphis plantaginea* by using the rowan aphid *Dysaphis sorbi* as substitute host. BioControl 50, 601–610.

Bribosia, E., Bylemans, D., Migon, M., Impe, G.van., 2005b. Seasonal coincidence between rosy apple aphid fundatrices and their parasitoids: implications for an early biological control of *Dysaphis plantaginea*. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences 70, 715–723.

Bribosia, E., Bylemans, D., Huysmans, S., Schweitzer, P., Migon, M., Impe, G.van., 2005c. The use of common elder *Sambucus nigra* to promote Aphidophagous syrphids in apple orchards. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences 70, 527–538.

Brown, M.W., 1993. Resilience of the natural arthropod community on apple to external disturbance. Ecological Entomology 18, 169–183.

Brown, A.E., 2008. Variability in abundance of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*), the role of its alternate host (*Plantago major*), and potential control strategies in organic apple orchards in British Columbia. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of master of science. University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Brown, M.W., Lightner, G.W., 1997. Recommendations of minimum experimental plot size and succession of aphidophaga in West Virginia, USA, apple orchards. BioControl 42, 257–267.

Brown, M.W., Miller, S.S., 1998. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of Eastern West Virginia and impact of invasion by *Harmonia axyridis*. Entomological News 109, 143–151.

Brown, M.W., Mathews, C.R., 2007. Conservation biological control of rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Passerini), in Eastern North America. Environmental Entomology 36, 1131–1139.

Brun, L., Defrance, H., Girard, T., Lauri, P.E., Sauphanor, B., Simon, S., 2006. Conduite de l'arbre et développement du puceron cendré *Dysaphis plantaginea*. In: Simon, S., Bussi, C., Thierry, G., Corroyer., N., (eds.). Arboriculture biologique: 11 années d'expérimentation en vergers de pêchers et pommiers. INRA, Unité Expérimentale de Recherche Intégrée de Gotheron, pp. 42–44.

Budenberg, W.J., 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata 55, 139–148.

Budenberg, W.J., Powell, W., 1992. The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. Entomologia Experimentalis et Applicata 64, 57–61.

Bugg, R.L., 1992. Habitat manipulation to enhance the effectiveness of aphidophagous hover flies (Diptera: Syrphidae). Sustainable Agriculture Technical Reviews 5, 1–9.

Bürgel, K., Daniel, C., Wyss, E., 2005. Effects of autumn kaolin treatments on the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Pass.) and possible modes of action. Journal of Applied Entomology 129, 311–314.

Burnip, G.M., Daly, J.M., Hackett, J.K., Suckling, D.M., 2002. European earwig phenology and effect of understorey management on population estimation. New Zealand Plant Protection 55, 390–395.

Bussi, C., Corroyer, N., Fauriel, J., Girard, T., Simon, S., 2006. Nutrition azotée du pommier et puceron cendré *Dysaphis plantaginea*. In: Simon, S., Bussi, C., Thierry, G., Corroyer., N., (eds.). Arboriculture biologique: 11 années d'expérimentation en vergers de pêchers et pommiers. INRA, Unité Expérimentale de Recherche Intégrée de Gotheron, pp. 40–41.

Buxton, J., 1974. The biology of the European earwig, *Forficula auricularia* L. with reference to its predatory activities on the damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Shrank). PhD Thesis, University of London, London.

Buxton, J.H., Madge, D.S., 1976. The evaluation of the European earwig, (*Forficula auricularia*) as a predator of the damson-hop aphid, *Phorodon humili*. I. Feeding experiments. Entomologia Experimentalis et Applicata 19, 109–114.

Bylemans, D., 2000. Recent experiences and opinions on rosy apple aphid control in IPM managed orchards. Proceedings of the International Conference on Integrated Fruit Production 525, 291–297.

Cañellas, N., Piñol, J., Espadaler, X., 2005. Las tijeretas (Dermaptera, Forficulidae) en el control del pulgón en cítricos "Earwigs (Dermaptera, Forficulidae) and aphid control in citrics". Boletín de Sanidad Vegetal Plagas 31, 161–169.

Carroll, D.P., Hoyt, S.C., 1984a. Augmentation of European earwigs (Dermaptera: Forficulidae) for biological control of apple aphid (Homoptera: Aphididae) in apple orchard. Journal of Economic Entomology 77, 738–740.

Carroll, D.P., Hoyt, S.C., 1984b. Natural enemies and their effects on apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), colonies on young apple trees in Central Washington. Environmental Entomology 13, 469–481.

Carter, M.C., Dixon, A.F.G., 1984. Honeydew: an arrestant stimulus for coccinellids. Ecological Entomology 9, 383–385.

Castrovillo, P.J., Cardé, R.T., 1980. Male codling moth (*Laspeyresia pomonella*) orientation to visual cues in the presence of pheromone and sequences of courtship behaviors. Annals of the Entomological Society of America 73, 100–105.

Chandler, A.E.F., 1968a. The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Annals of Applied Biology 61, 425–434.

Chandler, A.E.F., 1968b. Some factors influencing the occurrence and site of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). Annals of Applied Biology 61, 435–446.

Chen, Y.M., Zhu, Y.M., Cai, N.D., Hu, J.G., Pan, Y.Q., 1998. The use of nets to control insects in summer Chinese cabbage. China Vegetables 6, 36–37.

Choi, M.Y., Roitberg, B.D., Shani, A., Raworth, D.A., Lee, G.H., 2004. Olfactory response by the aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* to honeydew from green peach aphid, *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 111, 37–45.

Ciglar, I., Baric, B., 2001a. Population dynamics of aphids and their predators in different protection programmes. Agronomski Glasnik 63, 23–29.

Ciglar, I., Baric, B., 2001b. Aphid control in apple orchards. Agronomski Glasnik 63, 189–195.

COI (Conseil Oléicole International), 1999. Contrôle des parasites et des maladies de l'olivier. Lopez-Villalta, M.C., (ed.). COI, Madrid, Espagne.

Collier, T., Van Steenwyk, R., 2004. A critical evaluation of augmentative biological control. Biological Control 31, 245–256.

Comeau, A., 1992. La résistance aux pucerons: aspects théoriques et pratiques in La lutte biologique. Morin, G., (ed.). Boucherville, Canada, Chap.23, 433–449.

Cossentine, J.E., Jensen, L.B.M., 2000. Releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera; Trichogrammatidae) in apple orchards under a sterile codling moth release program. Biological Control 18, 179–186.

Crété, X., Regnard, J.L., Ferre, G., Tronel, C., 2001. Effets secondaires et conséquences sur la conduite du verger. L'Arboriculture Fruitière 553, 51–55.

Cross, J.V., Cubison, S., Harris, A., Harrington, R., 2007. Autumn control of rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Passerini), with aphicides. Crop Protection 26, 1140–1149.

Cruz De Boelpaepe, M.O., Filipe, M.N., Afonso, V.C., 1987. Dynamique des populations aphidiennes en verger de pommiers. La Défense des Végétaux 246, 5–16.

De Berardinis, E., Baronio, P., Baumgärtner, J., 1994. The effect of aphid (*Dysaphis plantaginea* Pass., Hom., Aphididae) feeding on apple fruit growth. Ecological Modelling 72, 115–127.

Debras, J.-F., Torre, F., Rieux, R., Kreiter, S., Garcin, M.S., van Helden, M., Buisson, E., Dutoit, T., 2006. Discrimination between agricultural management and the hedge effect in pear orchards (south-eastern France). Annals of Applied Biology 149, 347–355.

Debras, J.-F., Dussaud, A., Rieux, R., Dutoit, T., 2007. Recherche prospective sur le rôle « source » des haies en production fruitière intégrée. Le cas des perce-oreilles: *Forficula auricularia* L. et *Forficula pubescens* Gené. Comptes rendus de l'Académie des Sciences 330, 664–673.

Debras, J.-F., Senoussi, R., Rieux, R., Buisson, E., Dutoit, T., 2008. Spatial distribution of an arthropod community in a pear orchard (southern France), Identification of a hedge effect. Agriculture Ecosystems and Environment 127, 166–176.

De Fontaubert, C.A., D.R., Downes, Agardy, T.S., 1996. Biodiversity in the seas: implementing the convention on biological diversity in marine and coastal habitats. IUCN Environmental Policy and Law Paper, A Marine Conservation and Development Report, No. 32.

Delorme, R., Auge, D., Touton, P., Villatte, F., 1997. Résistance de *Dysaphis plantaginea* à divers produits insecticides en France. ANPP-4ème conférence internationale sur les ravageurs en agriculture, Montpellier, pp. 45–52.

Delvare, G., Aberlenc, H.-P., 1989. Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale: clés pour la reconnaissance des familles. CIRAD, Montpellier, France.

Dewhirst, S.Y., Birkett, M.A., Fitzgerald, J.D., Stewart-Jones, A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M., Hardie, J., Pickett, J.A., 2008. Dolichodial: a new aphid sex pheromone component? Journal of Chemical Ecology 34, 1575–1583.

Dib, H., 2007. Suivis d'abondance d'Hyménoptères parasitoïdes dans des vergers biologiques d'olivier et de pommier où des zones florales sont maintenues « Lutte Biologique par Conservation ». Rapport de Master, Université d'Avignon.

Dib, H., Libourel, G., Warlop, F., 2010a. The effect of floral strips on the abundance of hymenopteran parasitoids in apple and olive organic orchards. IOBC/wprs Bulletin 54, 453–457.

Dib, H., Capowiez, Y., Simon, S., Sauphanor, B., 2010b. Natural regulation of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*) in organic apple orchards. IOBC/wprs Bulletin 54, 295–299.

Dib, H., Simon, S., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2010c. The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France. Biological Control 55, 97–109.

Dib, H., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2010d. Effect of codling moth exclusion nets on the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, and its control by natural enemies. Crop Protection 29, 1502–1513.

Dixon, A.F.G., Jarošík, V., Honěk, A., 2005. Thermal requirements for development and resource partitioning in aphidophagous guilds. European Journal of Entomology 102, 407–411.

Doutt, R.L., Hagen, K.S., 1949. Periodic colonization of *Chrysoperla californica* as a possible control of mealybugs. Journal of Economic Entomology 42, 560–561.

van Driesche, R.G., Bellows, T.S., 1996. Biological control. Chapman and Hall, New York.

Dupont, N., Hemptinne, J.-L., Cardon, J.-C., Ganne, E., Corroyer, B., Biche, D., Thiéry, D., 2005. Prévision du risque puceron cendré. Bilan de 4 années d'expérimentation. Pomme à cidre 11, 17–19.

Durand, E., 2007. Etude du système « pommier-puceron cendre-auxiliaires » pour différentes variétés en verger. Mémoire de fin d'études, INRA UERI Gotheron, Université Joseph Fourier.

Dussi, M.C., Giardina, G., Sosa, D., González Junyent, R., Zecca, A., Reeb, P., 2005. Shade nets effect on canopy light distribution and quality of fruit and spur leaf on apple cv. Fuji. Spanish Journal of Agricultural Research 3, 253–260.

Eggleton, P., Gaston, K.J., 1990. Parasitoid species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? Oikos 59, 417–421.

Eggleton, P., Belshaw, R., 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 337, 1–20.

Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. BioControl 46, 387–400.

Eisner, T., 1971. Chemical ecology: on arthropods and how they live as chemists. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft 65, 123–137.

El-Ziady, S., 1960. Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A 35, 30–38.

Entwistle, J.C., Dixon, A.F.G., 1989. The effect of augmenting grain aphid (*Sitobion avenae*) numbers in a field of winter wheat in spring on the aphid's abundance in summer and its relevance to the forecasting of outbreaks. Annals of Applied Biology 114, 397–408.

Eurofel (Association Européenne des fruits et légumes), 2006. Prévision de récolte européenne et française. Avertissements agricoles de la chambre d'agriculture du Vaucluse, Montfavet, France.

Eurostat (European Union statistics), 2010. Area under organic farming increased by 7.4% between 2007 and 2008 in the EU-27 - Issue number 10/2010. En PDF, sur http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/eurostat/home/

Evenhuis, H.H., 1964. The interrelations between apple aphids and their parasites and hyperparasites. Entomophaga 9, 227–231.

FAOstat (Food and Agriculture Organization statistical database), 2010. http://faostat.fao.org/. Dernière mise à jour: juillet 2010.

Fernandez, D.E., Beers, E.H., Brunner, J.F., Doerr, M.D., Dunley, J.E., 2006. Horticultural mineral oil applications for apple powdery mildew and codling moth, *Cydia pomonella* (L.). Crop Protection 25, 585–591.

FIMAB (Fédération Internationale des Mouvements d'Agriculture Biologique), 2004. Manuel de formation de l'IFOAM sur l'agriculture biologique dans les pays tropicaux. FIBL, Institut de recherche de l'agriculture biologique, Frick, Suisse.

Fitzgerald, J., Pope, T., Solomon, M., Poppy, G., Jones, A.S., Wadhams, L., 2005. The use of the aphid sex pheromone and plant volatiles to enhance control of *Dysaphis plantaginea* in apple. IOBC/wprs Bulletin 28, 395–398.

Fitzgerald, J., Jay, C., James, C., Wadhams, L., Dewhirst, S., Woodcock, C., Poppy, G., Stewart-Jones, A., 2007. The effect of aphid sex pheromone and plant volatiles on the behaviour of *Dysaphis plantaginea* and its parasitoid *Aphidius matricariae*. IOBC/wprs Bulletin 30, 175–176.

Flatt, T., Weisser, W.W., 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. Ecology 81, 3522–3529.

Fleckinger (INRA). Stades phénologiques du pommier. En PDF, sur http://www.vd.ch/fr/themes/economie/agriculture/production-vegetale/arboriculture/

Forrest, J.M.S., 1987. Galling aphids. In: Minks, A.K., Harrewijn, P., (eds.). World crop pests – Aphids, their biology, natural enemies and control, vol. 2A. Elsevier, Amsterdam/New York, pp. 341–353.

Forrest, J.M.S., Dixon, A.F.G., 1975. The induction of leaf-roll galls by the apple aphids *Dysaphis devecta* and *D. plantaginea*. Annals of Applied Biology 81, 281–288.

Fréchette, B., Rojo, S., Alomar, O., Lucas, E., 2006. Intraguild predation between syrphids and mirids: who is the prey? Who is the predator? BioControl 52, 175–191.

Gama, G., Francis, F., 2008. Etude de la biodiversité entomologique d'un milieu humide aménagé: le site du Wachnet, le long du Geer à Waremme (Province de Liège, Belgique). Faunistic Entomology 61, 33–42.

Garcia, M.E., Berkett, L.P., Bradshaw, T., 2004. First year results of the impact of a novel pest management technology on apple fruit quality. Sustainability of Horticultural Systems in the 21st Century 638, 85–88.

Garcin, E., Zavagli, F., 2006. Hedgerows, hail-protection nets and anti-drift nozzles in fruit orchards: options for containing pesticide drift? Infos-Ctifl 224, 18–23.

Gharakhani, G., Chaichi, P.T., Milani, H.M., Hejazi, M.J., 2004. Effects of feeding on three species of aphids by green lacewing *Chrysoperla carnea* Steph. (Neur., Chrysopidae) on its development and fertility under laboratory conditions. Agricultural Science 14, 27–40.

Gilbert, F., 1986. Hoverflies. Naturalists' Handbooks (5). Cambridge University Press, Cambridge.

Gilbert, F., 2005. Syrphid aphidophagous predators in a food-web context. European Journal of Entomology 102, 325–333.

Ginsburg, L.R.S., Ferson, S., Akcakaya, H.R., 1990. Reconstructibility of density dependence and the conservative assessment of extinction risks. Conservation Biology 4, 63–70.

Giulivo, C., Ponchia, G., 1978. An update on the apple: hail prevention nets on plantings at high density. L'Italia Agricola 115, 63–68.

Glenn, D.M., Puterka, G.J., 2005. Particle films: a new technology for agriculture. Horticultural Reviews 31, 1–44.

Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton.

Graf, B., 1999. Optimising the control of rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* (Pass.) (Homoptera: Aphididae). IOBC/wprs Bulletin 22, 71–76.

Graf, B., Baumgärtner, J., Delucchi, V., 1985a. Simulation models for the dynamics of three apple aphids *Dysaphis plantaginea*, *Rhopalosiphum insertum*, and *Aphis pomi* (Homoptera, Aphididae), in a Swiss apple orchard. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 99, 453–465.

Graf, B., Baumgärtner, J., Delucchi, V., 1985b. Life table statistics of three apple aphids, *Dysaphis plantaginea*, *Rhopalosiphum insertum* and *Aphis pomi* (Homoptera, Aphididae), at constant temperatures. Journal of Applied Entomology 99, 285–294.

Graf, B., Höpli, H., Rauscher, S., Höhn, H., 1999. Hail nets influence the migratory behaviour of codling moth and leaf roller. Obst- und Weinbau 135, 289–292.

Graf, B., Höpli, H.U., Höhn, H., Samietz, J., 2006. Temperature effects on egg development of the rosy apple aphid and forecasting of egg hatch. Entomologia Experimentalis et Applicata 119, 207–211.

Grafton-Cardwell, E.E., Ouyang, Y., 1995. Augmentation of *Eusieus tularensis* (Acari: Phytoseiidae) in Citrus. Environmental Entomology 24, 738–747.

Grasswitz, T.R., Burts, E.C., 1996. Effect of native natural enemies and augmentative releases of *Chrysoperla rufilabris* Burmeister and *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) on the population dynamics of the green apple aphid, *Aphis pomi* De Geer. International Journal of Pest Management 41,176–183.

Guillet, S., Guiller, A., Deunff, J., Vancassel, M., 2000. Analysis of a contact zone in the *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae) species complex in the Pyrenean mountains. Heredity 85, 444–449.

Gullan, P.J., Cranston, P.S., 1994. The insects: an outline of entomology. London, UK.

Gutierrez, C., Carrejo, N.S., Ruiz, C., 2005. Checklist of the Genera of Syrphidae (Diptera: Syrphoidea) of Colombia. Biota Colombiana 6, 173–180.

Hagley, E.A.C., Allen, W.R., 1990. The green apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), as prey of polyphagous arthropod predators in Ontario. Canadian Entomologist 122, 1221–1228.

Haltrich, A., Papp, J., Fail, J., Kis, L., 2000. Effect of nitrogen-fertilizers and apple cultivars on aphids under IPM treatment conditions. In: Müller, W., Polesny, F., Verheyden, C., Webster, A.D., (eds.). ISHS Acta Horticulturae 525, International Conference on Integrated Fruit Production 1, 209–216.

Hansen, M.R., Sigsgaard, L., Braun, P., 2006. Earwig in pome fruit production - a beneficial? Proceedings of the International Workshop, Implementation of Biocontrol in Practice in Temperate Regions – Present and Near Future 119, 279–282.

Harmel, N., Almohamad, R., Fauconnier, M.-L., Du Jardin, P., Verheggen, F., Marlier, M., Haubruge, E., Francis, F., 2007. Role of terpenes from aphid-infested potato on searching and oviposition behavior of *Episyrphus balteatus*. Insect Science 14, 57–63.

Hart, A.J., Bale, J.S., 1997. Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). Physiological Entomology 22, 332–338.

Hart, A.J., Bale, J.S., Fenlon, J.S., 1997. Developmental threshold, day-degree requirements and voltinism of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). Annals of Applied Biology 130, 427–437.

Harvey, N.G., Fitzgerald, J.D., James, C.M., Solomon, M.G., 2003. Isolation of microsatellite markers from the rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea*. Molecular Ecology Notes 3, 111–112.

Heie, O.E., 1992. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark IV. In: Brill, E.J., (ed.). Fauna Entomologica Scandinavica 25, Scandinavian Science Press Ltd., Leiden-Copenhage.

Helsen, H., Vaal, F., Blommers, L., 1998. Phenology of the common earwig *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae) in an apple orchard. International Journal of Pest Management 44, 75–79.

Hemptinne, J.-L., Dixon, A.F.G., Doucet, J.L., Petersen, J.E., 1993. Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): mechanisms. European Journal of Entomology 90, 451–455.

Hemptinne, J.-L., Dixon, A.F.G., Guillaume, P., Bouchery, Y., Gaspar, C., 1995. Programme de production intégrée contre le puceron des pommiers *Dysaphis plantaginea* Passerini (Homoptère: Aphididae): prévision des variations saisonnières et annuelles de la densité des populations. Le Fruit Belge 456, 111–116.

Hindayana, D., 2001. Resource exploitation by *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and intraguild predation. PhD Thesis, University of Hannover, Germany.

Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D., Poehling, H.-M., 2001. Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. Biological Control 20, 236–246.

Hoehn, H., Graf, B., Hoepli, H., 2003. Control of rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*) in fall - preliminary results. IOBC/wprs Bulletin 26, 59–64.

Hoffmann, G.M., Nienhaus, F., Schönbeck, F., Weltzien, H.C., Wilbert, H., 1994. Lehrbuch der Phytomedizin. Blackwell Wissenschafts Verlag, Berlin.

Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V., Evans, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? Biological Conservation 122, 113–130.

Hondelmann, P., Poehling, H.-M., 2007. Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 124, 189–200.

Hori, M., 1999. Role of host plant odors in the host finding behaviors of aphids. Applied Entomology and Zoology 34, 293–298.

Horn, D.J., 1981. Effect of weedy backgrounds on colonization of collards by green peach aphid *Myzus persicae*, and its major predators. Environmental Entomology 10, 285–289.

Iglesias, I., Alegre, S., 2006. The effect of anti-hail nets on fruit protection, radiation, temperature, quality and profitability of 'Mondial Gala' apples. Journal of Applied Horticulture 8, 91–100.

Işikber, A.A., 2005. Functional response of two coccinellid predators, *Scymnus levaillanti* and *Cycloneda sanguinea*, to the cotton aphid, *Aphis gossypii*. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 29, 347–355.

Iwai, H., Niijima, K., Matsuka, M., 2007. An artificial diet for aphidophagous syrphids, *Episyrphus balteatus* (de Geer) and *Eupeodes bucculatus* (Rondani) (Diptera: Syrphidae) using drone honeybee brood powder. Applied Entomology and Zoology 42, 167–172.

Jakopic, J., Veberic, R., Stampar, F., 2007. The effect of reflective foil and hail nets on the lighting, color and anthocyanins of 'Fuji' apple. Scientia Horticulturae 115, 40–46.

Janick, J., Moore, J.N., 1996. Fruit breeding, vol. 1, tree and tropical fruits. John Wiley and Sons Inc.

Jarošík, V., Dixon, A.F.G., 1999. Population dynamics of a tree-dwelling aphid: regulation and density-independent processes. Journal of Animal Ecology 68, 726–732.

Jay, C., Fitzgerald, J., James, C., Pope, T., Wadhams, L., Dewhirst, S., Woodcock, C., Poppy, G., Stewart-Jones, A., 2007. Electrophysiological and behavioural responses of *Dysaphis plantaginea* and the parasitoid *Aphidius matricariae* to host plant volatiles. IOBC/wprs Bulletin 30, 279.

Jones, D., 1990. Guide des araignées et des opilions d'Europe. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris, France.

Jones, T.S., Godfray, H.C.J., van Veen, F.J.F., 2009. Resource competition and shared natural enemies in experimental insect communities. Oecologia 159, 627–635.

Jourdheuil, P., Grison, P., Fraval, A., 2002. La lutte biologique: un aperçu historique. INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), Laboratoire de Zoologie, Le Courrier de l'Environnement de l'INRA n°15.

Juliano, S.A., 1993. Non-linear curve fitting: predation and functional response curves. In: Scheider, S.M., Gurevitch, J., (eds.). Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York, pp. 159–182.

Kan, E., 1988. Assessment of aphid colonies by hoverflies. I. Maple aphids and *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae). Journal of Ethology 6, 39–48.

Kaneko, S., 2003. Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. Ecological Research 18, 199–212.

Kehrli, P., Wyss, E., 2001. Effects of augmentative releases of the coccinellid, *Adalia bipunctata*, and of insecticide treatments in autumn on the spring population of aphids of the genus *Dysaphis* in apple orchards. Entomologia Experimentalis et Applicata 99, 245–252.

Kennedy, J.S., Booth, C.O., Kershaw, W.J.S., 1961. Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction. Annals of Applied Biology 49, 1–21.

Kieffer, J.-J., 1900. Monographie des Cécidomyidés d'Europe et d'Algérie. Société Entomologique de France, Paris, France.

Kindlmann, P., Houdkova, K., 2006. Intraguild predation: fiction or reality? Population Ecology 48, 317–322.

King, E.G., Hopper, K.R., Powell, J.E., 1985. Analysis of systems for biological control of crop arthropod pests in the U.S. by augmentation of predators and parasites. In: Hoy, M.A., Herzog, D.C., (eds.). Biological Control in Agricultural IPM Systems. Academic Press, London, pp. 201–227.

Klimaszewski, J., Kevan, D.K.McE., 1985. The brown lacewing flies of Canada and Alaska (Neuroptera: Hemerobiidae). Part 1. The genus *Hemerobius* Linnaeus: Systematics, bionomics and distribution. Macdonald College, McGill University, Lyman Entomological Museum and Research Laboratory, Mémoire No. 15. Ste Anne de Bellevue, Québec, Canada.

Knight, A.L., Christianson, B.A., Unruh, T.R., Puterka, G.J., Glenn, D.M., 2001. Impacts of seasonal kaolin particle films on apple pest management. Canadian Entomologist 133, 413–428.

Kölliker, M., 2007. Benefits and costs of earwig (*Forficula auricularia*) family life. Behavioral Ecology and Sociobiology 61, 1489–1497.

Kölliker, M., Vancassel, M., 2007. Maternal attendance and the maintenance of family groups in common earwigs (*Forficula auricularia*): a field experiment. Ecological Entomology 32, 24–27.

Kührt, U., Samietz, J., Dorn, S., 2006. Effect of plant architecture and hail nets on temperature of codling moth habitats in apple orchards. Entomologia Experimentalis et Applicata 118, 245–259.

Kunert, G., Otto, S., Röse, U.S.R., Gershenzon, J., Weisser, W.W., 2005. Alarm pheromone mediates production of winged dispersal morphs in aphids. Ecology Letters 8, 596–603.

Lamb, R.J., 1975. Effects of dispersion, travel, and environmental heterogeneity on populations of the earwig *Forficula auricularia* L. Canadian Journal of Zoology 53, 1855–1867.

Lamb, R.J., Wellington, W.G., 1975. Life history and population characteristics of the European earwig *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae), at Vancouver British Columbia. Canadian Entomologist 107, 819–824.

Láska, P., Pérez-Bañón, C., Mazánek, L., Rojo, S., Ståhls, G., Marcos-García, M.A., Bičík, V., Dušek, J., 2006. Taxonomy of the genera *Scaeva*, *Simosyrphus* and *Ischiodon* (Diptera: Syrphidae): descriptions of immature stages and status of taxa. European Journal of Entomology 103, 637–655.

Latham, D.R., Mills, N.J., 2010. Quantifying aphid predation: the mealy plum aphid *Hyalopterus pruni* in California as a case study. Journal of Applied Ecology 47, 200–208.

Lathrop, F.H., 1928. The biology of apple aphids. The Ohio Journal of Science 28, 177–204.

Lauri, P.E., Lespinasse, J.M., 1999. Apple tree training in France: current concepts and practical implications. Fruits 54, 441–449.

Lauri, P.E., Willaume, M., Larrive, G., Lespinasse, J.M., 2004. The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing the relationship between growth and fruiting. Acta Horticulturae 636, 35–42.

Leclant, F., 1970. Les aphides et la lutte intégrée en vergers. B.T.I. 249, 259–274.

Le Corre, M., 2006. Le système tri-trophique « pommier-puceron cendré-auxiliaires »: incidence des stratégies de protection pour différentes variétés en vergers de production. Mémoire d'ingénieur, Ecole Nationale d'Ingénieur des Techniques Agricoles, Bordeaux.

Lenfant, C., Lyoussoufi, A., Chen, X., Faivre d'Arcier, F., Sauphanor, B., 1994. Potentialités prédatrices de *Forficula auricularia* sur le psylle du poirier *Cacopsylla pyri*. Entomologia Experimentalis et Applicata 73, 51–60.

van Lenteren, J.C., 1988. Implementation of biological control. American Journal of Alternative Agriculture 3, 102–109.

van Lenteren, J.C., 2000. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? Crop Protection 19, 375–384.

van Lenteren, J.C., Colazza, S., 2006. IOBC Newsletter 80. International Organization for Biological Control of Noxious Animals and Plants (IOBC).

van Lenteren, J.C., Roskam, M.M., Timmer, R., 1997. Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe. Biological Control 10, 143–149.

Lešnik, M., Pintar, C., Lobnik, A., Kolar, M., 2005. Comparison of the effectiveness of standard and drift-reducing nozzles for control of some pests of apple. Crop Protection 24, 93–100.

Logan, D.P., Maher, B.J., Connolly, P.G., Pettigrew, M.J., 2007. Effect of cardboard shelter traps on predation of diaspidid scale insects by European earwig, *Forficula auricularia*, in kiwifruit. New Zealand Plant Protection 60, 241–248.

Lopes, C., Spataro, T., Lapchin, L., Arditi, R., 2009. Optimal release strategies for the biological control of aphids in melon greenhouses. Biological Control 48, 12–21.

Lucas, E., 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. European Journal of Entomology 102, 351–364.

Lucas, E., Coderre, D., Brodeur, J., 1997. Instar-specific defense of *Coleomegilla maculata lengi* (Coccinellidae): influence on attack success of the intraguild predator *Chrysoperla rufilabris* (Chrysopidae). Entomophaga 42, 3–12.

Lucas, E., Coderre, D., Brodeur, J., 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. Ecology 79, 1084–1092.

Lyon, J.P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des syrphides aphidiphages. Annales des Epiphyties 16, 397–398.

MacLeod, A., 1999. Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor floral resources. Agriculture, Ecosystems and Environment 73, 237–244.

Maher, B.J., Logan, D.P., Connolly, P.G., 2006. Effect of mineral oil and diazinon residues on the predator European earwig, *Forficula auricularia*, in kiwifruit. New Zealand Plant Protection 59, 202–207.

Mandour, N.S., El-Basha, N.A.-S., Liu, T.-X., 2006. Functional response of the ladybird, *Cydonia vicina nilotica* to cowpea aphid, *Aphis craccivora* in the laboratory. Insect Science 13, 49–54.

Manyuli, T., Kyamanywa, S., Luther, G.C., 2008. Capability of *Forficula auricularia* linnaeus (Dermaptera: Forficulidae) to prey on *Aphis craccivora* koch (Homoptera: Aphididae) in eastern and Central Africa. Agronomie Africaine 20, 49–58.

Marchetti, E., Civolani, S., Leis, M., Chicca, M., Tjallingii, W.F., Pasqualini, E., Baronio, P., 2009. Tissue location of resistance in apple to the rosy apple aphid established by electrical penetration graphs. Bulletin of Insectology 62, 203–208.

Markó, V., Blommers, L.H.M., Bogya, S., Helsen, H., 2006. The effect of kaolin treatments on phytophagous and predatory arthropods in the canopies of apple trees. Journal of Fruit and Ornamental Plant Research 14, 79–87.

Markó, V., Blommers, L.H.M., Bogya, S., Helsen, H., 2008. Kaolin particle films suppress many apple pests, disrupt natural enemies and promote woolly apple aphid. Journal of Applied Entomology 132, 26–35.

Martin, T., Assogba-Komlan, F., Houndete, T., Hougard, J.M., Chandre, F., 2006. Efficacy of mosquito netting for sustainable small holders' cabbage production in Africa. Journal of Economic Entomology 99, 450–454.

Martin, T., Assogba-Komlan, F., Sidick, I., Ahle, V., Chandre, F., 2010. An acaricide-treated net to control phytophagous mites. Crop Protection 29, 470–475.

Maudsley, M.J., MacKenzie, A., Thacker, J.I., Dixon, A.F.G., 1996. Density dependence in cereal aphid populations. Annals of Applied Biology 128, 453–463.

May, R.M., Hassell, M.P., Anderson, R.M., Tonkin, D.W., 1981. Density dependence in host-parasitoid models. Journal of Animal Ecology 50, 855–865.

Meyhöfer, R., Klug, T., 2002. Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae): mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. Biological Control 25, 239–248.

Middleton, S., McWaters, A., 2002. Hail netting of apple orchards – Australian experience. Compact Fruit Tree 35, 51–55.

Miles, P.W., 1989. The responses of plants to the feeding of Aphidoidea: principles. In: Minks, A.K., Harrewijn, P., (eds.). World crop pests – Aphids vol. 2C. Elsevier, Amsterdam/New York, pp. 1–22.

Mills, N.J., 1982. Satiation and the functional response: a test of a new model. Ecological Entomology 7, 305–315.

Mills, N.J., 2005. Selecting effective parasitoids for biological control introductions: codling moth as a case study. Biological Control 34, 274–282.

Miñarro, M., Dapena, E., 2001. Predators of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Pass.), in Asturian (NW Spain) apple orchards. IOBC/wprs Bulletin 24, 241–245.

Miñarro, M., Dapena, E., 2007. Resistance of apple cultivars to *Dysaphis plantaginea* (Hemiptera: Aphididae): role of tree phenology in infestation avoidance. Environmental Entomology 36, 1206–1211.

Miñarro, M., Dapena, E., 2008. Tolerance of some scab-resistant apple cultivars to the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*. Crop Protection 27, 391–395.

Miñarro, M., Hemptinne, J.-L., Dapena, E., 2005. Colonization of apple orchards by predators of *Dysaphis plantaginea*: sequential arrival, response to prey abundance and consequences for biological control. BioControl 50, 403–414.

Miñarro, M., Fernandez-Mata, G., Medina, P., 2010. Role of ants in structuring the aphid community on apple. Ecological Entomology 35, 206–215.

Moerkens, R., Leirs, H., Peusens, G., Gobin, B., 2009. Are populations of European earwigs, *Forficula auricularia*, density dependent? Entomologia Experimentalis et Applicata 130, 198–206.

Mohaghegh, J., De Clercq, P., Tirry, L., 2001. Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Het., Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (HuÈbner) (Lep., Noctuidae): effect of temperature. Journal of Applied Entomology 125, 131–134.

Mollier, P., Chabriat, G., Ricci, P., Barzman, M., Jeuffroy, M.-H., Sauphanor, B., Simon, S., Delière, L., Forget, D., Ghewy, T., Mischler, P., Dumoulin, F., Méssean, A., Doré, T., Caranta, C., Blancard, D., Guyomard, H., Stengel, P., 2010. Pour une agriculture compétitive plus économe en pesticides. INRA Magazine 12, 1–12.

Mols, P.J.M., Kliffen, I., Vulpen, J.van., 2002. Observations on injury levels of Rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*) in an apple orchard treated with symbols and colours. Preliminary Report, University of Wageningen, Netherlands.

Mueller, T.F., Blommers, L.H.M., Mols, P.J.M., 1988. Earwig (*Forficula auricularia*) predation on the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 47, 145–152.

Müller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R., Godfray, H.C.J., 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. Journal of Animal Ecology 68, 346–370.

Nagy, C., Markó, V., Cross, J., 2007. Effects of exclusion or supplementary honey feeding of the common black ant, *Lasius niger* (L.), on aphid populations and natural enemies on apple. IOBC/wprs Bulletin 30, 43–50.

Nicholas, A.H., Spooner-Hart, R.N., Vickers, R.A., 2005. Abundance and natural control of the woolly aphid *Eriosoma lanigerum* in an Australian apple orchard IPM program. BioControl 50, 271–291.

Nicholson, A.J., 1958. Dynamics of insect populations. Annual Review of Entomology 3, 107–136.

Nishida, K., Rotheray, G., Thompson, F.C., 2002. First non-predaceous syrphine flower fly (Diptera: Syrphidae): a new leaf-mining *Allograpta* from Costa Rica. Studia dipterologica 9, 421–436.

Noppert, F., Smits, J.D., Mol, P.J.M., 1987. A laboratory evaluation of the European earwig (*Forficula auricularia* L.) as a predator of the woolly apple aphid (*Eriosoma lanigerum* Hausm.). Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent 52, 413–422.

Norse, E.A., 1993. Global marine biological diversity: a strategy for building conservation into decision making. Island Press, Washington.

Nottingham, S.F., Hardie, J., Dawson, G.W., Hick, A.J., Pickett, J.A., Wadhams, L.J., Woodcock, C.M., 1991. Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. Journal of Chemical Ecology 17, 1231–1242.

Obrycki, J.J., Lewis, L.C., Orr, D.B., 1997. Augmentative releases of entomophagous species in annual cropping systems. Biological Control 10, 30–36.

Ohlendorf, B.L.P., 1999. Integrated pest management for apples and pears, second edition. Statewide Integrated Pest Management Program, Agriculture and Natural Resources, University of California.

Okuyama, T., 2009. Intraguild predation in biological control: consideration of multiple resource species. BioControl 54, 3–7.

Omkar, Pervez, A., 2004. Functional and numerical responses of *Propylea dissecta* (Mulsant) (Col., Coccinellidae). Journal of Applied Entomology 128, 140–146.

Orts, R., Branchereau, D., Laude, G., 2002. Monitoring flight of the codling moth by trapping. The effects of anti-hail nets and mating disruption. Infos-Ctifl 180, 31–35.

Parella, M.P., Heinz, K.M., Nunney, L., 1992. Biological control through augmentative releases of natural enemies: a strategy whose time has come. American Entomologist 38, 172–179.

Peacor, S.D., 2003. Phenotypic modifications to conspecific density arising from predation risk assessment. Oikos 100, 409–415.

Penny, N.D., Adams, P.A., Stange, L.A., 1997. Species catalog of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of America north of Mexico. Proceedings of the California Academy of Sciences 50, 39–114.

Perrier, R., 1964. La faune de la France V – Coléoptères (Première Partie). Paris, France.

Perrier, R., 1979. La faune de la France IV – Hémiptères, Anoploures, Mallophages Lépidoptères. Paris, France.

Pettersson, J., Ninkovic, V., Glinwood, R., Birkett, M.A., Pickett, J.A., 2005. Foraging in a complex environment – semiochemicals support searching behaviour of the seven spot ladybird. European Journal of Entomology 102, 365–370.

Peusens, G., Buntinx, L., Gobin, B., 2006. Parasitation of the parasitic wasp *Ephedrus persicae* (Frogatt) on the rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* (Passerini). Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences Ghent University 71, 369–374.

Phillips, M.L., 1981. The ecology of the common earwig *Forficula auricularia* in apple orchards. PhD Dissertation, University of Bristol, Bristol.

Pielou, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience John Wiley and Sons, New York, USA.

Pineda, A., Marcos-García, M.A., 2008. Evaluation of several strategies to increase the residence time of *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) releases in sweet pepper greenhouses. Annals of Applied Biology 152, 271–276.

Pineda, A., Morales, I., Marcos-García, M.A., Fereres, A., 2007. Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. Biological Control 42, 274–280.

Piñol, J., Espadaler, X., Pérez, N., Cañellas, N., 2009a. Effects of the concurrent exclusion of ants and earwigs on aphid abundance in an organic citrus grove. BioControl 54, 515–527.

Piñol, J., Espadaler, X., Pérez, N., Beven, K., 2009b. Testing a new model of aphid abundance with sedentary and non-sedentary predators. Ecological Modelling 220, 2469–2480.

Polis, G.A., Myers, C.A., Holt, R.D., 1989. The Ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. Annual Review of Ecology and Systematics 20, 297–330.

Pollard, E., 1971. Hedges. VI. Habitat diversity and crop pests: a study of *Brevicoryne brassicae* and its syrphid predators. The Journal of Applied Ecology 8, 751–780.

Powell, W., Walters, K., A'Hara, S., Ashby, J., Stevenson, H., Northing, P., 2003. Using field margin diversification in agri-environment schemes to enhance aphid natural enemies. IOBC/wprs Bulletin 26, 123–128.

Putra, N.S., Yasuda, H., Sato, S., 2009. Oviposition preference of two hoverfly species in response to risk of intraguild predation. Applied Entomology and Zoology 44, 29–36.

Qubbaj, T., Reineke, A., Zebitz, C.P.W., 2005. Molecular interactions between rosy apple aphids, *Dysaphis plantaginea*, and resistant and susceptible cultivars of its primary host *Malus domestica*. Entomologia Experimentalis et Applicata 115, 145–152.

Rat-Morris, E., 1994. Analyse des relations entre *Dysaphis plantaginea* Passerini (Insecta, Auchenorrhyncha) et sa plante hôte *Malus x domestica* Borkh: étude de la résistance du cultivar Florina. Thèse de Doctorat, Université François Rabelais, Tours.

Reimer, N.J., Cope, M.-L., Yasuda, G., 1993. Interference of *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) with biological control of *Coccus viridis* (Homoptera: Coccidae) in coffee. Environmental Entomology 22, 483–488.

Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 39, 713–723.

Rieger, J.F., Binckley, C.A., Resetarits, W.J., 2004. Larval performance and oviposition site preference along a predation gradient. Ecology 85, 2094–2099.

Rieux, R., Simon, S., Defrance, H., 1999. Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. Agriculture, Ecosystems and Environment 73, 119–127.

Rojo, S., Marcos-García, M., 1997. Syrphid predators (Dipt.: Syrphidae) of gall forming aphids (Hom.: Aphididae) in mediterranean areas: implications for biological control of fruit trees pests. Entomophaga 42, 269–276.

Rojo, S., Hopper, K.R., Marcos-García, M.A., 1996. Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. Entomologia Experimentalis et Applicata 81, 53–59.

Romet, L., 2004a. Le point sur la stratégie de lutte automnale contre le puceron cendré du pommier. Alter Agri 67, 14–18.

Romet, L., 2004b. The position of the autumnal control strategy for apple ash aphid. Le Fruit Belge 72, 124–129.

Romet, L., Severac, G., 2008. Alt'Carpo, une alternative efficace (suite et pas fin!). Phytoma - La Défense des Végétaux 612, 16–20.

Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J., Jaffee, B.A., 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. Biological Control 5, 303–335.

Rossi, J., Gamba, U., Pinna, M., Spagnolo, S., Visentin, C., Alma, A., 2006. Hoverflies in organic apple orchards in north-western Italy. Bulletin of Insectology 59, 111–114.

Rotheray, G.E., Zumbado, M., Hancock, E.G., Thompson, F.C., 2000. Remarkable aquatic predators in the genus *Ocyptamus* (Diptera, Syrphidae). Studia dipterologica 7, 385–389.

Royama, T., 1977. Population persistence and density dependence. Ecological Monographs 47, 1–35.

Rudolf, V.H.W., Armstrong, J., 2008. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. Oecologia 157, 675–686.

Sadeghi, H., Gilbert, F., 2000a. Oviposition preferences of aphidophagous hoverflies. Ecological Entomology 25, 91–100.

Sadeghi, H., Gilbert, F., 2000b. Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory

hoverfly. The Journal of Animal Ecology 69, 771–784.
Sadeghi, H., Gilbert, F., 2000c. The effect of egg load and host deprivation on oviposition behaviour in aphidophagous hoverflies. Ecological Entomology 25, 101–108.
Samietz, J., Graf, B., Höhn, H., Schaub, L., Höpli, H.U., 2007. Phenology modelling of major insect pests in fruit orchards from biological basics to decision support: the forecasting tool SOPRA. OEPP/EPPO Bulletin 37, 255–260.
Sauphanor, B., 1992. Une phéromone d'agrégation chez *Forficula auricularia*. Entomologia Experimentalis et Applicata 62, 285–291.
Sauphanor, B., Blaisinger, P., Kienlen, J.P., Sureau, F., 1990. Régulation du cycle annuel de *Forficula auricularia* L. Colloques de l'INRA 52, 69–72.
Sauphanor, B., Blaisinger, P., Sureau, F., 1992. Méthode de laboratoire pour évaluer l'effet des pesticides sur *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae). IOBC/wprs Bulletin 15, 117–121.
Sauphanor, B., Chabrol, L., Faivre d'Arcier, F., Sureau, F., Lenfant, C., 1993. Side effects of diflubenzuron on a pear psylla predator: *Forficula auricularia*. Entomophaga 38, 163–174.
Sauphanor, B., Bouvier, J.-C., Boisneau, C., Rieux, R., Simon, S., Capowiez, Y., 2005. Impacts biologiques des systèmes de protection en vergers de pommiers. Phytoma - La Défense des Végétaux 581, 42–46.
Sauvion, N., 1995. Effets et modes d'action de deux lectines à mannose sur le puceron du pois, *Acyrthosiphon pisum* (Harris). Potentiel d'utilisation des lectines végétales dans une stratégie de création de plantes transgéniques résistantes aux pucerons. Rapport de Thèse, L'Institut National des Sciences Appliquées de Lyon.
Schepers, A., 1989. Control of aphids. 1 – Chemical control. In: Minks, A.K., Harrewijn, P., (eds.). World crop pests – Aphids vol. 2C, Elsevier, Amsterdam/New York, pp. 89–122.
Scholz, D., Poehling, H.-M., 2000. Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 94, 149–158.
Schowalter, T.D., 2006. Insect ecology: an ecosystem approach. Academic Press, London, UK.
Schulz, C., Kienzle, J., Zebitz, C.P.W., 1997. Optimizing application of NeemAzal-T/S for the regulation of *D. plantaginea*. 8. Internationaler Erfahrungsaustausch uber Forschungsergebnisse zum Okologischen Obstbau: Beitrage zur Tagung 13, 60–64.
Séméria, Y., 1980. Clés d'identification des Chrysopides de France [Neur. Planipennia]. Bulletin de la Société Entomologique de France 85, 155–165.
Severac, G., Romet, L., 2007. Des arbres bien enveloppés avec Alt'Carpo! L'Arboriculture Fruitière 620–621, 24–28.
Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. The mathematical theory of communication. Urbana University Press, Illinois, USA.
Sharley, D.J., Hoffmann, A.A., Thomson, L.J., 2008. The effects of soil tillage on beneficial invertebrates within the vineyard. Agricultural and Forest Entomology 10, 233–243.
Sigsgaard, L., Esbjerg, P., Philipsen, H., 2006. Experimental releases of *Anthocoris nemoralis* F. and *Anthocoris nemorum* (L.) (Heteroptera: Anthocoridae) against the pear psyllid *Cacopsylla pyri* L. (Homoptera: Psyllidae) in pear. Biological Control 39, 87–95.
Simberloff, D., Stiling, P., 1996. How risky is biological control? Ecology 77, 1965–1974.
Simon, S., Lauri, P.-E., Brun, L., Defrance, H., Sauphanor, B., 2006. Does manipulation of fruit-tree architecture affect the development of pests and pathogens? A case study in an organic apple orchard. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 81, 765–773.
Simon, S., Sauphanor, B., Lauri, P.-E., 2007a. Control of fruit tree pests through manipulation of tree architecture. Pest Technology 1, 33–37.
Simon, S., Defrance, H., Sauphanor, B., 2007b. Effect of codling moth management on orchard arthropods. Agriculture, Ecosystems and Environment 122, 340–348.
Simon, S., Bouvier, J.-C., Debras, J.-F., Sauphanor, B., 2010. Biodiversity and pest management in orchard systems. A review. Agronomy for Sustainable Development 30, 139–152.
Skinner, G.J., Whittaker, J.B., 1981. An experimental investigation of interrelationships between the wood and *Formica rufa* and some tree canopy herbivores. Journal of Animal Ecology 50, 313–326.
Smith, R.F., 1966. Summing-up of the section V. In: Hodek, I., (ed.). Ecology of Aphidophagous insects. Academia, Prague and Dr W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp. 285–287.
Snyder, W.E., Ives, A.R., 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. Ecology 84, 91–107.
Solomon, M.G., Cross, J.V., Fitzgerald, J.D., Campbell, C.A.M., Jolly, R.L., Olszak, R.W., Niemczyk, E., Vogt, H., 2000. Biocontrol of pests of apples and pears in Northern and Central Europe – 3. Predators. Biocontrol Science and Technology 10, 91–128.
Sommaggio, D., Burgio, G., 2003. Role of Diptera Syrphidae as landscape indicators: analysis of some case studies in Northern Italy. IOBC/wprs Bulletin 26, 145–150.

Stadler, B., Dixon, A.F.G., 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? Ecological Entomology 24, 363–369.

Ståhls, G., Hippa, H., Rotheray, G., Muona, J., Gilbert, F., 2003. Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. Systematic Entomology 28, 433–450.

Starý, P., 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands.

Starý, P., 1975. Parasites (Hymenoptera, Aphidiidae) of leaf-curling apple aphids in Chechoslovakia. Acta Entomologica Bohemoslovaca 72, 99–114.

Stewart-Jones, A., Dewhirst, S.Y., Durrant, L., Fitzgerald, J.D., Hardie, J., Hooper, A.M., Pickett, J.A., Poppy, G.M., 2007. Structure, ratios and patterns of release in the sex pheromone of an aphid, *Dysaphis plantaginea*. The Journal of Experimental Biology. 210, 4335–4344.

Stewart-Jones, A., Pope, T.W., Fitzgerald, J.D., Poppy, G.M., 2008. The effect of ant attendance on the success of rosy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards. Agricultural and Forest Entomology 10, 37–43.

Stinner, R.E., 1977. Efficacy of inundative releases. Annual Review of Entomology 22, 515–31.

Stoeckli, S., Mody, K., Gessler, C., Patocchi, A., Jermini, M., Dorn, S., 2008. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple. Tree Genetics and Genomes 4, 833–847.

Stroyan, H.L.G., 1957. A revision of the British species of *Sappaphis Matsumara*, I – Introduction and subgenus Sappaphis *sensu stricto*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, pp. 24–27.

Suckling, D.M., Burnip, G.M., Hackett, J., Daly, J.C., 2006. Frass sampling and baiting indicate European earwig (*Forficula auricularia*) foraging in orchards. Journal of Applied Entomology 130, 263–267.

Sunderland, K.D., 1988. Carabidae and other invertebrates. In: Minks, A.K., Harrewijn, P., (eds.). World crop pests – Aphids their biology, natural enemies and control, vol. 2B. Elsevier, Amsterdam/New York, pp. 293–310.

Sunderland, K.D., Vickerman, G.P., 1980. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields. Journal of Applied Ecology 17, 389–396.

Sutherland, J.P., Sullivan, M.S., Poppy, G.M., 2001. Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). Bulletin of Entomological Research 91, 411–417.

Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? Annual Review of Entomology 47, 561–594.

Szith, R., 1975. Some consequences of the effect of anti-hail protective nets on the occurrence of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cooke) Wint.) and on the flight of codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.). Pflanzenarzt 28, 84–88.

Takeda, S., Kinomura, K., Sakurai, H., 1982. Effects of ant tending on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch. Applied Entomology and Zoology 17, 133–135.

Tasin, M., Demaria, D., Ryne, C., Cesano, A., Galliano, A., Anfora, G., loriatti, C., Alma, A., 2008. Effect of anti-hail nets on *Cydia pomonella* behavior in apple orchards. Entomologia Experimentalis et Applicata 129, 32–36.

Tenhumberg, B., Poehling, H.-M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. Agriculture, Ecosystems and Environment 52, 39–43.

Thomas, M.B., Willis, A.J., 1998. Biocontrol – risky but necessary? Trends in Ecology and Evolution 13, 325–329.

Tinkeu, L.N., Hance, T., 1998. Functional morphology of the mandibles of the larvae of *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Diptera: Syrphidae). International Journal of Insect Morphology and Embryology 27, 135–142.

Tol, R.van., Helsen, H., 2004. Controlling red apple aphid with plant oil and pheromone. Fruitteelt (Den Haag) 94, 18–19.

Trandafirescu, M., Trandafirescu, I., Gavat, C., Spita, V., 2004. Entomophagous complexes of some pests in apple and peach orchards in southeastern Romania. Journal of Fruit and Ornamental Plant Research 12, 253–261.

Troadec, J.-C., 2004. Influence du sol et de sa gestion sur la pression parasitaire de *Dysaphis plantaginea* (puceron cendré du pommier). Rapport de C.S. Technicien Conseil en Agriculture Biologique.

Vancassel, M., 1984. Plasticity and adaptive radiation of Dermapteran parental behavior: results and perspectives. Advances in the study of behavior 14, 51–80.

Vancassel, M., Foraste, M., 1980. Parental behavior in Dermaptera. Reproduction Nutrition and Development 20, 759–770.

Vancassel, M., Quris, R., 1994. Differential release of diapause in the earwig *Forficula auricularia* as indicator of respective contribution of two cohorts to the reproductive generation. Acta oecologica 15, 63–70.

Vandermeer, J., Perfecto, I., 1995. Breakfast of biodiversity: the truth about rainforest destruction. Food First Books, Oakland.

Vanhaelen, N., Haubruge, E., Gaspar, C., Francis, F., 2001. Oviposition preferences of *Episyrphus balteatus*. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent 66, 269–275.

Varn, M.W., 1987. The effects of aphids on the growth of young apple trees. PhD Dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University.

Vercammen, J., 1999. Les filets anti-grêle: première expérience en Belgique. Le Fruit Belge 482, 170–172.

Vincent, C., Coderre, D., 1992. La lutte biologique. Gaëtan Morin, Québec, Canada.

Vögt, H., Weigel, A., 1999. Is it possible to enhance the biological control of aphids in an apple orchard with flowering strips? IOBC/wprs Bulletin 22, 39–46.

Völkl, W., 1992. Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant tending? Journal of Animal Ecology 61, 273–281.

Volz, R.K., Tustin, D.S., Ferguson, I.B., 1996. Pollination effects on fruit mineral composition, seeds and cropping characteristics of 'Braebum' apple trees. Scientia Horticulturae 66, 169–180.

Walker, K.A., Jones, T.H., Fell, R.D., 1993. Pheromonal basis of aggregation in European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera, Forficulidae). Journal of Chemical Ecology 19, 2029–2038.

Weiss, M.J., McDonald, G., 1998. European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae), as a predator of the redlegged earth mite, *Halotydeus destructor* (Tucker) (Acarina: Penthaleidae). Australian Journal of Entomology 37, 183–185.

Wellings, P.W., Ward, S.A., Dixon, A.F.G., Rabbinge, R., 1989. Crop loss assessment. In: Minks, A.K., Harrewijn, P., (eds.). World crop pests – Aphids vol. 2C. Elsevier, Amsterdam/New York, pp. 49–64.

Westrum, K., Klingen, I., 2007. Insect pathogenic fungi found in rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*) and green apple aphid (*Aphis pomi*) in Norway. IOBC/wprs Bulletin 30, 147–149.

Wilkaniec, B., Trzcinski, P., 1997. Effect of rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Pass.) (Homoptera; Aphididae), feeding on fruits of the Primula variety. Progress in Plant Protection 37, 36–39.

Winkler, K., 2005. Assessing the risks and benefits of flowering field edges: strategic use of nectar sources to boost biological control. Mémoire de Thesis, Wageningen University, Laboratory of Entomology, The Netherlands.

Wirth, T., Le Guellec, R., Vancassel, M., Veuille, M., 1998. Molecular and reproductive characterization of sibling species in the European earwig (*Forficula auricularia*). Evolution 52, 260–265.

Wool, D., 2002. Herbivore abundance is independent of weather? A 20-year study of a galling aphid *Baizongia pistacia* (Homoptera: Aphidoidea). Population Ecology 44, 281–291.

Worthington, E.B., 1926. The life-cycle of *Forficula auricularia* Linn. The Entomologist 59, 138–142.

Wyss, E., 1994. Biocontrol of apple aphids by weed stripmanagement in apple orchards. PhD Thesis, Universität Bern.

Wyss, E., 1995. The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. Entomologia Experimentalis et Applicata 75, 43–49.

Wyss, E., 1996. The effects of artificial weed strips on diversity and abundance of the arthropod fauna in a Swiss experimental apple orchard. Agriculture, Ecosystems and Environment 60, 47–59.

Wyss, E., 1999. Enhancement and release of predaceous arthropods to control aphids in organic apple orchards. IOBC/wprs Bulletin 22, 47–51.

Wyss, E., Daniel, C., 2004. Effects of autumn kaolin and pyrethrin treatments on the spring population of *Dysaphis plantaginea* in apple orchards. Journal of Applied Entomology 128, 147–149.

Wyss, E., Niggli, U., Nentwig, W., 1995. The impact of spiders on aphid populations in a strip-managed apple orchard. Journal of Applied Entomology 119, 473–478.

Wyss, E., Villiger, M., Müller-Schärer, H., 1999a. The potential of three native insect predators to control the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*. BioControl 44, 171–182.

Wyss, E., Villiger, M., Hemptinne, J.-L., Müller-Schärer, H., 1999b. Effects of augmentative releases of eggs and larvae of the ladybird beetle, *Adalia bipunctata*, on the abundance of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*, in organic apple orchards. Entomologia Experimentalis et Applicata 90, 167–173.

Yao, I., Shibao, H., Akimoto, S.-I., 2000. Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. Oikos 89, 3–10.