

diversité écologique, aménagement des agro-écosystèmes et favorisation des ennemis naturels des ravageurs : cas des aphidiphages

par B. Chaubet

Laboratoire de recherches de la chaire de Zoologie (INRA-ENSA.R)
BP 29, 35650 Le Rheu

1. De la diversité écologique dans les agrosystèmes

Considérés sous l'angle de la succession écologique (*), les agro-écosystèmes modernes se caractérisent, comparés aux écosystèmes naturels d'un même biome (**), par des différences structurelles et fonctionnelles liées à leur niveau de maturité (voir encadré n°1).

Dans les systèmes cultureux, la simplification des processus naturels induit des inconvénients propres aux systèmes immatures (incapacité à recycler les nutriments, conservation des sols, réguler les populations...). Le coût énergétique des intrants pour compenser cette fragilité est en conséquence très important. C'est pourquoi certains auteurs cherchent à concevoir des agro-écosystèmes présentant un fonctionnement proche des écosystèmes naturels (Altieri, 1986).

Avec pour base la théorie selon laquelle la stabilité d'une biocénose est liée à la diversité des espèces qui la composent (Parfait et Jarry, 1987; Altieri et Letourneau, 1982b), divers auteurs se sont intéressés aux effets de la diversité de l'environnement végétal sur les populations d'insectes phytophages ravageurs des cultures (Perrin, 1980; Altieri et Letourneau, 1982a) et sur leurs antagonistes (Russel, 1989).

Van Emden (1964) a montré qu'entre ces différents milieux, de nombreux déplacements de prédateurs comme d'auxiliaires s'effectuaient. La théorie de biogéographie insulaire (***) sert de base conceptuelle pour l'étude des mouvements de ces organismes dans les agrobiocénoses, chaque champ

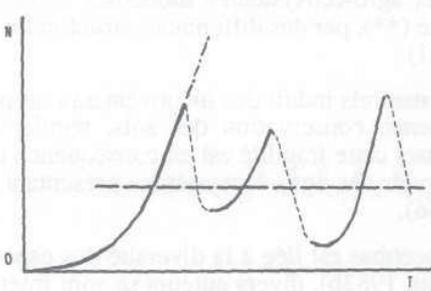
(*) Processus évolutif des communautés vivantes à partir d'une biocénose pionnière vers une biocénose terminale nommée climax.

(**) Grands types de formations végétales correspondant aux zones bioclimatiques (arctique, boréale, tempérée, tropicale, équatoriale, etc.).

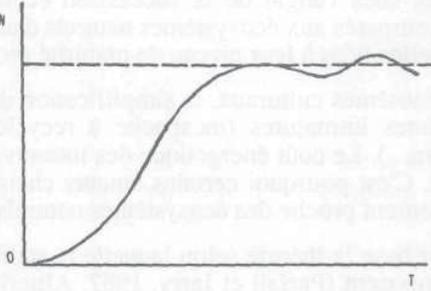
(***) Théorie qui explique que la richesse spécifique des peuplements insulaires résulte d'un équilibre entre les possibilités d'immigration (favorisées par une moindre distance du continent) et le taux d'extinction ou de survie des espèces colonisatrices. Les chances de survie sont plus réduites lorsque la surface de l'île est plus petite, en raison d'une compétition plus sévère entre les immigrants (Mac Arthur et Wilson, 1967 cités par Pesson, 1983).

cultivé ou zone d'inculture étant considéré comme une situation insulaire. Cependant, pour Duelli (1988), cette théorie, essentiellement quantitative, ne suffit pas à expliquer une colonisation et une installation efficace dans le cas d'antagonistes aphidiphages. Pour cet auteur, la qualité et la diversité des milieux créés ou conservés sous forme de mosaïque, cultivés ou non, sont essentiels.

Différences structurelles et fonctionnelles entre les écosystèmes naturels et les agro-écosystèmes			encadré 1
Caractéristiques	Agro-écosystème (immaturité)	Ecosystème naturel (maturité)	
Chaînes trophiques	simples	complexe	<p>Les écosystèmes cultivés, ou agro-écosystèmes, se comportent comme des écosystèmes en début de la succession écologique, c'est-à-dire immatures. Les populations qui les composent sont colonisatrices, pionnières. La démographie des espèces est du type « catastrophe », présentant de fortes fluctuations, avec une alternance de pullulations et de chutes brutales des effectifs, les interventions agrotechniques étant fréquentes. Un tel profil démographique est dit du type r ; les fluctuations d'effectifs en fonction du temps prennent l'allure de courbes en J (graphe ci-dessous).</p> <p>Les écosystèmes naturels acquièrent leur maturité après un long processus d'évolution, dépendant du climat, de la nature du sol, etc. Les réseaux trophiques y sont complexes, les fluctuations faibles, et le profil démographique, dit de type K, se représente par une courbe en S. Ces profils ne sont que des modèles, des exemples extrêmes. Les situations généralement observées sont beaucoup plus complexes et les notions de stabilité et de climax font l'objet de nombreuses discussions parmi les écologues.</p>
Richesse spécifique	faible	forte	
Cycles biogéochimiques	ouverts	fermés	
Stabilité	instable	stabilité structurelle	
Intervention humaine	nécessaire	pas nécessaire	
Permanence dans le temps	restreinte	longue	
Phénologie	synchronisée artificiellement	saisonnière	
Maturité	stades initiaux de la succession écologique	climax	
Stratégie de croissance	stratégie r	stratégie K	



Profil démographique r



Profil démographique K

En conséquence, l'intervention contre les ravageurs doit se concevoir non seulement à l'échelle du champ cultivé mais également à celle de l'environnement régional (grandes formations végétales, forêts, landes, reliefs, etc.) et local (écotones - ou zones de contact entre deux biocénoses différentes - et cultures). Stary (1967 et 1972) développe cette conception de l'intervention contre les ravageurs sous

le nom de « lutte multilatérale » (*). Altieri (1986) y ajoute une dimension socio-économique selon un concept holistique de l'Agro-écologie.

Dans ce contexte agro-écologique, l'effet régulateur des antagonistes naturels des ravageurs des cultures, favorisés par la diversification des biotopes spontanés ou cultivés prend toute son importance (tab. I). Sur cette base, d'autres auteurs ont proposé de nombreuses possibilités d'aménagement des agroécosystèmes dans le but notamment de renforcer l'action de ces antagonistes (Van den Bosch et Telford, 1964 ; Rabb *et al.*, 1976 ; Altieri et Witcomb, 1979 ; Andow, 1988).

Dans ce travail, nous considérerons dans un premier temps le rôle de l'environnement cultivé ou non, à l'échelle régionale et locale sur les antagonistes naturels aphidiphages (brièvement présentés dans l'encadré 2). Une seconde partie sera consacrée à l'aménagement de ce même environnement visant à renforcer l'action de ces antagonistes. Une troisième partie indiquera les limites et difficultés que rencontrent de telles études.

Tableau I. Effet de l'augmentation de la diversité végétale sur les populations d'insectes dans les agrosystèmes (d'après Altieri *et al.*, 1989).

	la densité de la population d'insectes entre système diversifié et monoculture			
	augmente	ne change pas	décroit	total
Herbivores/monophages				
nombre de travaux	42	170	405	617
nombre d'espèces concernées	15	16	92	123
Herbivores/polyphages				
nombre de travaux	47	37	91	175
nombre d'espèces concernées	21	2	13	36
Prédateurs				
nombre de travaux	59	48	47	154
nombre d'espèces concernées	17	3	6	26
Parasites				
nombre de travaux	30	7	0	37
nombre d'espèces concernées	22	3	0	25
Total				
nombre de travaux	178	262	543	983
nombre d'espèces concernées	75	24	111	210

2. Effet de l'environnement sur les aphidiphages

Les communautés animales sont sous la dépendance de peuplements végétaux, de leur répartition spatiale, de la topographie et du climat. Les aphidiphages n'achappent pas à la règle. Chacun occupe une niche écologique propre à l'espèce mais qui peut varier en cours de cycle, d'où la nécessité d'une certaine hétérogénéité des milieux.

2.1. Sur le plan régional

Les déplacements sur de longues distances sont rares chez les aphidiphages ; c'est pourtant le cas de certaines Coccinelles dont les milieux d'alimentation et d'hivernation diffèrent spatialement. Suivant le cycle propre à chaque espèce, elles effectuent des déplacements (plurivoltines) ou de véritables vols migratoires (monovoltines) variables en distance, vers des sites d'estivo-hivernation situés pour la plupart hors culture. Savojskaya (1966) en distingue 5 catégories : sous les écorces d'arbres, sous les pierres, en montagne dans les bosquets ou les touffes d'herbes, en plaine au pied des collines et dans la litière à la base des touffes d'herbes, dans la couche superficielle du sol.

(*) Le concept de la lutte multilatérale contre les Pucerons a été élaboré pour souligner la nécessité d'attaquer une espèce (en fait ses populations locales) nuisible en tant qu'« espèce », sans tenir compte initialement des dégâts causés à une certaine culture à un endroit donné. Le Puceron nuisible doit être attaqué dans l'écosystème.

Semiadalia undecimnotata, Coccinelle univoltine, gagne par milliers d'individus les sommets environnant les plaines où elle s'est multipliée pour y accomplir 7 mois d'arrêt d'activité à l'abri dans les fentes de rochers ou à la base des végétaux (Kreiter *et al.*, 1984). Le milieu forestier est aussi un habitat favorable à l'hivernation des Coccinelles. La litière forestière abrite deux espèces dont l'une, *Propylea quatuordecimpunctata*, choisit l'intérieur du peuplement forestier et l'autre, *Coccinella septempunctata*, la lisière (Hemptine, 1988). Les Syrphes effectuent aussi des déplacements sur plusieurs dizaines de kilomètres (Lyon, 1965). Aubert (1962) puis Lyon (1967) indiquent l'importance des cols qu'elles utilisent pour passer d'une vallée à une autre, phénomène utile pour le renouvellement de la faune. Les *Syrphidae* représentent d'ailleurs plus de 85% des captures d'insectes migrants réalisées par Aubert (1962) aux passages de cols alpins.

L'exploitation de milieux aussi larges (sommets, forêts, cols, etc.) par les Coccinelles et les Syrphes met l'accent sur l'importance de l'échelle régionale dans l'étude et l'utilisation de leur potentiel antagoniste. Leur effet sur les ravageurs de cultures ne pourra donc être apprécié qu'en fonction de la prise en compte de l'ensemble de ces paramètres régionaux.

2.2. Sur le plan local

L'échelle se réduit avec la notion d'effet local, délimité spatialement par le champ cultivé et sa bordure immédiate, mais les mécanismes en cause restent identiques. Dans l'agro-écosystème local, la faune déprédatrice et auxiliaire effectue des déplacements dans le temps et dans l'espace. Ils peuvent avoir lieu en aller-retour entre le champ cultivé et sa lisière (écotone et culture), la lisière pouvant d'ailleurs être spontanée ou cultivée, ou bien en culture (champ cultivé) entre adventices et plantes cultivées par exemple.

a) entre écotone et culture

Grison et Biliotti (1953) puis Van Emden (1964) ont discuté des effets négatifs (refuges des ravageurs) et positifs (maintien des auxiliaires) des zones incultes. Mais ces auteurs s'accordent pour estimer que les effets négatifs sont largement compensés par les effets positifs. L'élément essentiel en étant le maintien (abris, refuges hivernaux, nourriture alternative, etc.) des antagonistes, puis leur déplacement vers les cultures.

La haie composite, traditionnelle en pays de bocage, montre un effet potentiellement attractif pour ces organismes, mais avec des degrés en fonction des associations végétales. Par exemple, l'association noisetier-sureau semble la plus intéressante, retenant une grande diversité d'auxiliaires, associés particulièrement aux Pucerons de ces essences : *Mycozallis coryli* sur Noisetier et *Aphis sambuci* sur Sureau (Barthelet, 1982; Rodet, 1985).

Tableau II. Ennemis naturels des Pucerons de l'Ortie, *Urtica dioica* d'après Perrin, 1975

Familles	Principales espèces
Coccinellidae	<i>Adalia 2-punctata</i> <i>Coccinella 7-punctata</i>
Syrphidae	<i>Platycheirus albimanus</i>
Anthocoridae	<i>Anthocoris nemorum</i> <i>A. nemoralis</i>
Miridae	<i>Heterotoma merioptera</i>
Cecidomyiidae	<i>Aphidoletes sp.</i>
Chrysopidae	<i>Chrysopa carnea</i>
Aphidiidae	<i>Aphidius ervi</i>
Entomophthorales	<i>Erynia neophidis</i> <i>E. planchoniana</i>

Tableau III. Ennemis naturels des Pucerons du Chardon, *Cirsium arvense* d'après Volk, 1988

Familles	Principales espèces
Coccinellidae	<i>Coccinella 7-punctata</i> <i>Adalia 2-punctata</i> <i>Propylea 14-punctata</i>
Syrphidae	<i>Syrphus balteatus</i> <i>Scaeva pyrastris</i> <i>Syrphus ribesii</i>
Cecidomyiidae	<i>Aphidoletes aphidimyza</i>
Chrysopidae	<i>Chrysopa perla</i> <i>Chrysoperla carnea</i>
Anthocoridae	<i>Anthocoris nemorum</i>
divers polyphages	Dermaptera Cantharidae

Tableau IV. Ennemis naturels de *Longiunguis donacis*, Puceron de la Canne de Provence, *Arundo donax* d'après Biliotti et Sharma, 1965

Familles	Principales espèces
Coccinellidae	<i>Harmonia 14-punctata</i> <i>Coccinella 2-punctata</i> <i>Adonia variegata</i> <i>Scymnus interruptus</i> <i>S. rubromaculatus</i>
Syrphidae	<i>Syrphus balteatus</i> <i>Sphaerophoria scripta</i> <i>S. menthrasti</i> <i>Xanthogramma ornatum</i> <i>Syrphus corollae</i> <i>S. luniger</i>
Cecidomyiidae	<i>Phaenobremia aphidivora</i>
Braconidae	<i>Diaretiella rapae</i> <i>Lysiphlebus fabarum</i> <i>Aphidencytus aphidivorus</i>
Chrysopidae	<i>Leucopis sp.</i>

Les aphidiphages

Au sein du monde animal, les organismes consommateurs de Pucerons ou « aphidiphages » sont pour l'essentiel des Insectes. Les Arachnides, moins connus, jouent probablement un rôle important. Enfin, certains Oiseaux comme les Perdrix ou les Mésanges ne dédaignent pas les Aïdes. Dans le monde végétal, certains champignons sont de redoutables antagonistes, provoquant de véritables épidémies au sein des colonies de Pucerons. On distingue classiquement, parmi les entomophages, les prédateurs - qui ont besoin de plusieurs proies pour accomplir leur cycle -, les parasitoïdes, qui se développent généralement sur un seul hôte, souvent à l'intérieur de celui-ci, et le tuent une fois leur développement larvaire achevé- et, enfin, les pathogènes -micro-organismes (champignons, bactéries, virus, etc.) agents de maladies.

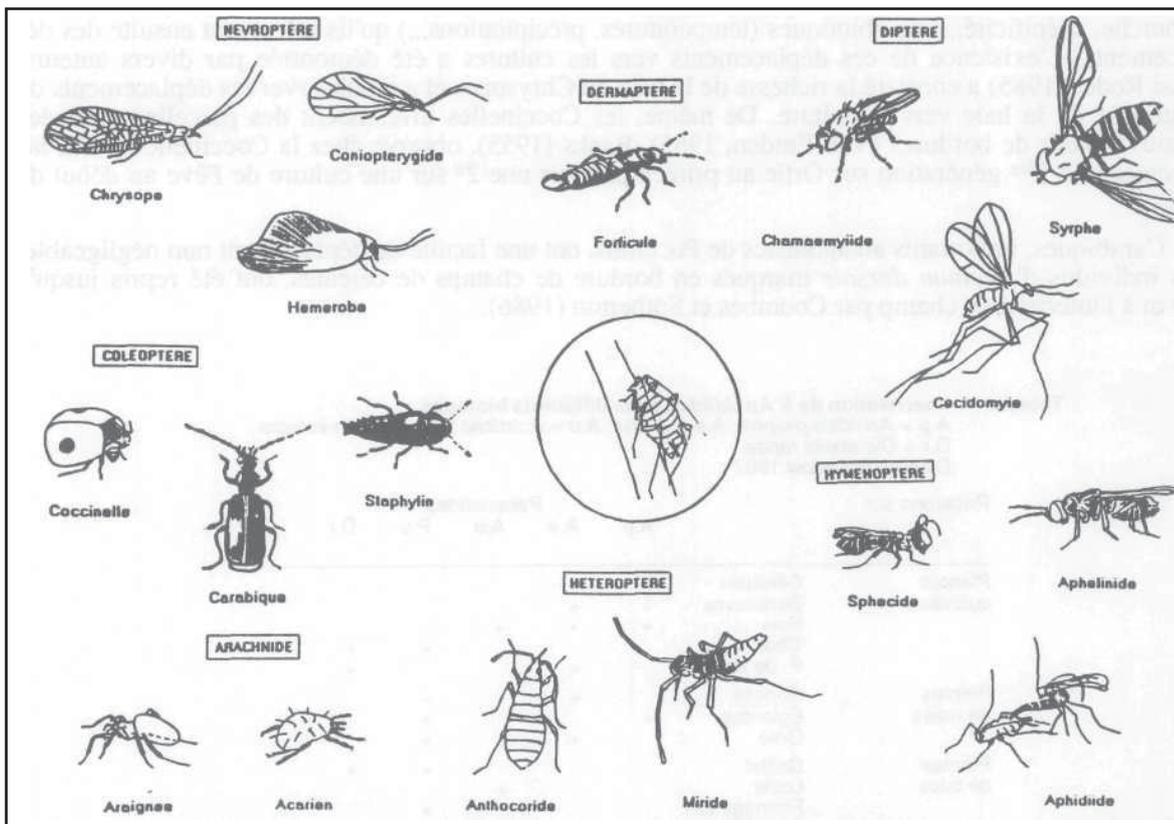
Une caractéristique importante des prédateurs est leur degré de polyphagie, c'est à dire le nombre d'espèces qu'ils prennent pour proie. Rares sont les monophages (une seule espèce-proie). Si les Carabiques ont un large spectre de proies, les Coccinelles ont des préférences, même au sein du groupe des Pucerons. Chez les Syrphes et les Cécidomyies, notamment, seule la larve est prédatrice de Pucerons, l'adulte étant floricole. Chez les Coccinelles, larves et adultes chassent les Pucerons. Les Punaises (Hétéroptères) comme les Forficules (Dermaptères) ont un régime mixte, phytophage et zoophage. La quantité de Pucerons consommés varie avec les besoins énergétiques de l'espèce. Une larve âgée de la Coccinelle à 7 points peut consommer 100 pucerons /jour alors qu'une larve

de *Scymnus* (petite Coccinelle) n'en dévore pas plus de 8 /jour.

Les parasitoïdes (des Hyménoptères ressemblant à de très petites guêpes, de 2 à 3 mm) sont généralement assez spécifiques (quelques espèces de Pucerons-hôtes par espèce de parasitoïde). L'oeuf est pondu directement dans l'hôte où la larve accomplit tout son cycle de développement et s'y nymphose. L'individu parasite prend alors la forme d'une momie de teinte cuivrée plus ou moins claire (cas du parasitisme par des Aphidiides) ou noire (Aphelinides). Une seule femelle d'Aphidiide peut pondre jusqu'à 300 oeufs.

Les champignons pathogènes appartiennent à l'ordre des entomophthorales ; ils pénètrent au travers du tégument des Pucerons et envahissent leur cavité générale. Après la mort de l'hôte, il y a sporulation et projection de conidies qui infectent les autres individus. Ce processus est fortement favorisé par des conditions climatiques chaudes et humides.

Comme tous ces auxiliaires n'ont pas le même potentiel antagoniste il peut être tentant de hiérarchiser leurs actions pour ne retenir que les plus importants. Toutefois, dans une conception agro-écologique, il est préférable de considérer l'ensemble du cortège d'entomophages, car même si l'action de certaines espèces est faible, la somme de leurs actions est probablement loin d'être négligeable.



Un certain nombre de ces végétaux constituant la haie, ou présent sur son talus, hébergent des Pucerons qui leur sont spécifiques et donc non dangereux pour les cultures avoisinantes. Par contre, ils retiennent tout un cortège d'aphidiphages plus ou moins polyphages qui ont la capacité de limiter par la suite les populations de Pucerons de plantes cultivées.

Perrin (1975) dresse une liste d'insectes aphidiphages se multipliant au dépend des pucerons de l'ortie (tab. II) et Volk (1988) fait de même à partir des Pucerons du Chardon (tab. III). L'entomofaune aphidiphage de la Canne de Provence, utilisée comme brise-vent, et à laquelle *Longiunguis donacis* est strictement inféodé, est elle aussi inventoriée par Biliotti et Sharma (1965) (Tab. IV)

Il est remarquable de constater que la plupart de ces antagonistes sont ubiquistes dans un grand nombre de cultures. Dans le même ordre d'idées, Basedow (1987) reprend les données de Stary pour réaliser un tableau (tab. V) indiquant les interrelations possibles de 5 parasitoïdes *Aphidiidae* dans différents biotopes.

Outre leur alimentation zoophage habituelle, les entomophages trouvent aussi sur les végétaux spontanés une nourriture alternative nécessaire sous forme d'acides aminés et d'hydrates de carbone contenus dans le pollen, le nectar ou le miellat d'Homoptères (Altieri et Witcomb, 1979). Ces éléments présentent une grande importance pour la maturation des oeufs de Syrphes (Lyon, 1965) ainsi que pour l'alimentation des Coccinelles au printemps (Hemphdine et Desprets, 1986). Bien que limitée, l'alimentation pollinique joue aussi un rôle dans la biologie d'*Orius vicinus*, Anthocoride prédateur (Fauvel, 1974).

La présence de stations relais s'avère donc essentielle pour compléter le cycle des aphidiphages ou leur apporter une nourriture complémentaire.

C'est sous l'action de facteurs biotiques et comportementaux (cycle des hôtes-proie, comportement de recherche, spécificité...) ou abiotiques (températures, précipitations...) qu'ils effectuent ensuite des déplacements. L'existence de ces déplacements vers les cultures a été démontrée par divers auteurs. Ainsi Rodet (1985) a constaté la richesse de la haie en Chrysopes et a pu observer les déplacements de ce groupe de la haie vers la culture. De même, les Coccinelles investissent des parcelles cultivées (Chou) à partir de bordures (Van Emden, 1965). Banks (1955), observe chez la Coccinelle *Adalia bipunctata* une 1^{ère} génération sur Ortie au printemps, puis une 2^e sur une culture de Fève au début de l'été.

Les Carabiques, importants antagonistes de Pucerons, ont une faculté de déplacement non négligeable. Des individus d'*Agonum dorsale* marqués en bordure de champs de céréales, ont été repris jusqu'à 200 m à l'intérieur du champ par Coombes et Sotherton (1986).

Tableau V. Interrelation de 5 *Aphidiidae* dans différents biotopes

A.p = *Aphidius picipes* ; A.e = *A. ervi* ; A.u = *A. urticae* ; P.v = *Praon volucre* ;
D.r = *Diaretiella rapae*.
D'après Basedow, 1987

Pucerons sur		Parasitoïdes				
		A.p	A.e	A.u	P.v	D.r
Plantes cultivées	Céréales	+	+			
	Betteraves	+	+			
	Pois	+	+	+		
	Chou				+	+
	P. de terre		+			+
Plantes de haies	Ronces		+	+	+	
	Eglantier	+			+	
	Ortie		+	+	+	
Plantes de talus	Gaillet				+	+
	Lotier			+		
	Fromageon				+	
	Graminée	+	+			+
Adventices	Gratteron				+	+
	Atriplex					+
	Chénopode					+

Dans certains cas c'est à partir de cultures, pérennes en particulier, que les déplacements se produisent. Vorley et Wratten (1987) ont observé les migrations d'*Aphidius rhopalosiphii* au sein d'un système cultural céréale-prairie. Les déplacements et le rôle joué par les prédateurs polyphages de Pucerons ont été démontrés par Gravesen et Toft (1987). Dans les parcelles d'Orge, des zones isolées artificiellement (barrière physique) et des zones isolées de la prairie environnante ont été comparées : contrairement aux parcelles isolées, les parcelles qui ne l'étaient pas ont montré un plus grand nombre de prédateurs. Parallèlement la population de Pucerons y était réduite d'un tiers.

Sary (1978a) a mis en évidence les relations saisonnières entre diverses cultures pérennes (Trèfle rouge, Luzerne) et annuelles (Blé, Orge) de deux parasitoïdes (*Aphidius ervi* et *A. picipes*) qui se déplacent successivement de l'une à l'autre, la Luzerne représentant le réservoir permanent de ces espèces.

Cette capacité à changer d'habitats, s'ils existent, augmente les chances d'une coïncidence spatio-temporelle entre les prédateurs et leurs proies. Un exemple illustrant ce phénomène est donné par Robert et Rabasse (1977) : lorsque les ailés du Puceron strié de la digitale quittent leur hôte primaire pour leur hôte secondaire, la Pomme de terre, ils propagent leur parasite, *Aphidius urticae*. Le contrôle du ravageur s'effectue ainsi tôt en période de propagation et s'avère efficace.

b) au sein du champ cultivé

En règle générale les adventices des cultures sont considérées comme nuisibles à celles-ci. Toutefois, dans la mesure où elles ne dépassent pas un certain seuil de concurrence, elles peuvent avoir des effets bénéfiques sur l'entomofaune prédatrice. Des expérimentations en culture de Canne à sucre ont montré que l'abondance et la diversité des prédateurs sont plus importantes en zones enherbées qu'en zones désherbées, sans qu'il y ait de différence significative de rendement entre les différents traitements (Ali et Reagan, 1985).

Powell *et al.* (1985) se sont intéressés aux effets variables de l'enherbement du blé d'hiver sur les prédateurs polyphages. Ils en concluent que la présence d'adventices crée un micro-climat favorable à la ponte et au développement larvaire de ces espèces. Ces effets bénéfiques ont été moins marqués pour les prédateurs et parasitoïdes spécifiques. Des Héétéoptères aphidiphages sont aussi observés en plus grand nombre dans les parcelles de cultures non désherbées. Il s'agit d'*Anthocoris nemorum* (Smith, 1976) et d'*Orius insidiosus* (Shelton et Edwards, 1983). Hom (1981) fait état d'un effet favorable de 5 adventices sur l'abondance de prédateurs (Chrysopes, Coccinelles, Syrphes) en culture de Chou. Enfin l'influence positive de l'enherbement sur les entomophores a pu être déterminée (Seibt, 1984 ; Powell *et al.*, 1986).

2.3. Les mécanismes en jeu :

Les mécanismes régissant ces effets augmentatifs liés à la diversité végétale sont connus de manière incomplète. Il paraît évident que la succession de milieux variés permet aux entomophages une continuité de développement en assurant une meilleure coïncidence spatio-temporelle avec leur hôtes/proies. Ces habitats sont essentiels puisqu'ils déterminent en grande partie la spécificité alimentaire des aphidiphages. Par exemple, sur les sites d'alimentation, les Coccinelles prospectent des zones spatiales différentielles caractérisées par une stratification végétale verticale en fonction des espèces (Iperti, 1978a). Ce n'est qu'ensuite que le choix de l'espèce proie s'établit (Iperti, 1978b). Le même phénomène de répartition par strates existe chez les Névroptères aphidiphages (Zeleny, 1978).

Par ailleurs, la capacité de recherche de biotopes favorables ou de l'hôte-proie est, chez les entomophages, sous l'influence d'une succession de stimuli complexes visuels ou olfactifs, en provenance du végétal et/ou du phytophage (Vinson, 1976). Par exemple, Smith (1976) observe que deux genres de Syrphidae (*Melanostoma* et *Platycheirus*) sont orientés par les plantes elles-mêmes, en l'absence de Pucerons. L'attraction visuelle de l'aspect cireux (*Melanostoma*) ou brillant (*Platycheirus*) est envisagé par Chandler (1968). *Syrphus balteatus* reste attiré par la couverture végétale. Toujours selon cet auteur, *Diaretiella rapae* (parasitoïde Aphidiidae) du Puceron cendré du chou semble plutôt attiré par le nombre d'individus de son hôte. Cependant la substance émise par la plante hôte et attirant *D. rapae* a pu être isolée (Read *et al.*, 1970). Dans d'autres cas ce sont les phéromones sexuelles des Pucerons

qui permettent aux parasitoïdes de localiser leur hôtes (Hardie *et al.*, 1991).

Pour Budenberg (1990), les miellats des Pucerons-hôtes et non-hôtes sont perçus par les parasitoïdes primaires des Pucerons des céréales et agissent donc comme kairomones de contact. Cette attraction augmente avec la concentration du miellat. Dans le cas de *Myzus persicae*, sa présence améliore l'attraction d'*Ephedrus cerasicola* (Hagvar et Hofsvang, 1989).

Par conséquent, il convient d'intégrer ces données comportementales concernant les auxiliaires, liées à la diversité végétale, aux connaissances actuelles sur l'environnement agro-écologique local et régional, afin d'envisager des aménagements volontaristes permettant une meilleure gestion du potentiel antagoniste.

3. Actions pour favoriser les aphidiphages

3.1. Dispositions législatives

Quelques conventions internationales existent, qui visent à protéger des insectes mais sur des critères de rareté, d'esthétique, etc. Aucune législation n'existe dont l'objectif est de protéger des auxiliaires de l'agriculture. Par ailleurs, pour Ricou (1987) la protection de l'entomofaune passe par la protection raisonnée des biotopes. En France, une structure permet, à travers la mise en place de zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) de prendre des « arrêtés préfectoraux de biotopes » (Lecomte, 1990). Ces ZNIEFF ne peuvent malheureusement pas être agraires ou issues de zones anthropisées (A. Panis, comm. pers.).

Quelques zones protégées existent (réserves, parcs nationaux et régionaux) mais ne représentent que 0,7% du territoire français et leur éloignement géographique fait qu'il n'existe pas d'échanges entre ces zones. Un continuum de réserves biologiques serait seul capable d'assurer un maintien des communautés vivantes (Ricou, 1987).

Les modifications de l'environnement sont importantes puisque 70 à 80% du sol français est rural. C'est donc dans une politique générale d'aménagement du territoire qu'il faut situer la gestion de nos systèmes et pas uniquement sur des critères de beauté et de rareté de la faune et de la flore. C'est d'ailleurs dans cette optique que la politique agricole des Pays-Bas va se développer puisque ce pays propose un « Plan pour une politique de la nature » (*Natuurbeleidplan*). Cette directive entend mettre en place une « structure écologique nationale » composée d'une mosaïque de zones écologiques reliées entre elles (zones paysagères, zones de liaison - pour assurer la continuité -, zones de développement, zones tampon) (Riquois, 1990).

3.2. Techniques de protection et d'aménagement.

Rabb *et al.* (1976) résumant en quatre points les possibilités permettant d'améliorer l'efficacité et la synchronisation des ennemis naturels :

- réduire la mortalité due aux pratiques culturales,
- apporter des ressources supplémentaires,
- contrôler les ennemis secondaires,
- manipuler les plantes hôtes pour leur influence indirecte.

Nous considérerons la réalisation de ces objectifs à une échelle régionale, puis locale.

a) Echelle régionale

Pour les espèces de Coccinelles migratrices hivernant sur les sommets, Iperiti (1965) propose l'installation d'abris en fibro-ciment pour permettre une meilleure hibernation aux prédateurs. Ces abris leur fournissent un milieu plus aéré, empêchant ainsi les épizooties de champignons entomopathogènes (*Beauveria*) fréquentes dans les zones d'hivernation naturelle (fentes de rochers, végétaux bas, etc.).

b) Echelle locale : entre écotone et culture

- **Interventions raisonnées** : Une des premières méthodes de protection des biocénoses des lisières consiste à éviter les interventions brutales du type traitement par le feu ou par les herbicides. En effet, Pollard (1968a, 1968b) note une importante réduction du nombre de prédateurs présents dans la végétation à la base des haies, après des traitements herbicides. Certains pays proposent des indemnités aux agriculteurs qui conservent ces zones de bordure (Schumacher, 1980 in Basedow, 1987).

- **Création de « nichoirs »** : Prat *et al.* constatent que les haies taillées sont plus riches en espèces que les autres. Une des raisons en est probablement la création de sites de nidification nécessaires aux insectes rubicoles. Ces mêmes populations de rubicoles (*Pemphredoninae* aphidiphages), ont été augmentées de zéro à plusieurs centaines d'individus en trois années, uniquement par apport de nichoirs artificiels constitués de tronçon de tiges à moelle sèche (ronces, sureau etc.) (Janvier, 1961).

- **Haie fonctionnelle** : Defrance *et al.* (1987) estiment que l'implantation de haies brise-vent composites peut jouer un rôle dans le maintien des auxiliaires à proximité des cultures (relais) ainsi qu'en périodes automnale et estivale (abris). Outre les effets des associations mentionnées précédemment, divers autres critères peuvent être retenus pour la création de ce type de haie : l'aspect du couvert végétal (forme des feuilles, densité, sécrétion de miellat), la floraison (époque, type de fleur, qualité du pollen, nectar), les strates et les associations végétales dans la haie, la présence d'insectes phytophages (Pucerons, Psylles, Cicadelles etc.).

Avec ces éléments pour base de travail, Rieux (1988) expérimente depuis quelques années une haie brise-vent semi-perméable en tenant compte de ses caractéristiques physiques (écoulement des vents) et biologiques, dans le but de réaliser un enrichissement en auxiliaires spécifiquement adaptés au verger de Poirier (*). Dans cette expérience, le Psylle du poirier est l'objet de l'étude, mais il est important de noter que son cortège de prédateurs correspond à celui de beaucoup d'Homoptères, dont les Pucerons. Ce type de haie (une dizaine d'espèces végétales ont été retenues) est destiné à jouer un rôle fonctionnel qui peut être très généraliste (comme l'apport de pollen tôt ou tard en saison) mais aussi très spécifique. Par exemple sur l'Aulne se développe un Psylle monovoltin (*Psylla alni*) qui termine son cycle fin mai, ce qui oblige les prédateurs à migrer vers le verger où les risques dus au Psylle du poirier peuvent apparaître. Parallèlement, il faut éviter les végétaux qui pourraient représenter une attractivité pour les auxiliaires au-delà du mois de juin. Enfin, un végétal ayant une floraison tardive associé à une structure végétale assurant l'hivernation (Lierre : *Hedera helix*) permet une attraction automnale et un abri hivernal pour *Orius* et de nombreux auxiliaires (fig. 1). Une étude biocénotique préalable détermine le choix de chaque végétal, en fonction d'objectifs précis à atteindre, et permet donc une régulation spatio-temporelle de la biocénose du Poirier.

- **Plantes nectarifères de bordures** : Le voisinage de plantes nectarifères (Phacélie, Moutarde) a été testé par Klinger (1984) en bordure de champs de Blé d'hiver. Cet auteur a constaté une diminution de la densité de Pucerons, sur les parcelles comportant des bordures où fleurissaient la Moutarde et/ou le Phacélie. Les prédateurs polyphages tels que les carabiques ont vu leur nombre augmenter et ceux-ci ont probablement joué un rôle important, leur action ayant été ressentie parfois jusqu'à 20 m à l'intérieur du champ. Dans ce cas présent, seul le couvert végétal est responsable de ce phénomène. Si les bordures fleuries ont attiré les Syrphes, leur rôle n'a pas été perceptible à l'intérieur du champ de même que celui des Hyménoptères parasitoïdes et des champignons entomopathogènes.

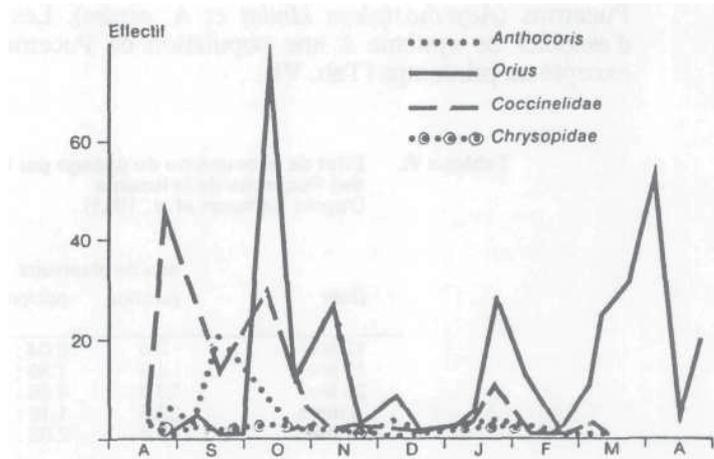


Figure 1. Evolution de l'effectif d'*Anthocoris nemoralis*, *Orius* spp., *Coccinellidae* et *Chrysopidae* observés par frapage (30 cadres) dans une haie de feuillus mêlés de Lierre protégeant un verger de Poirier dans la région de Montfavet (Vaucluse), d'août 1982 à fin avril 1983. Le pic d'*Orius* spp. en octobre coïncide avec la floraison du Lierre (Rieux, 1986)

(*) Voir à ce propos le texte très récent (juillet 1992) de R. Rieux paru dans *InfoZoo* n°7, pp. 24-50.

Une bande de Phacélie (en 3 semis successifs pour une floraison étalée) au milieu d'une culture de Chou, a permis une colonisation plus précoce de *Diaretiella rapae*. De plus, 80% des *Syrphidae* étaient présents dans les parcelles avec Phacélie (Kowalska, 1986).

- **Fauchages de végétaux spontanés** : Perrin (1975) préconise la taille des orties (*Urtica dioica*) à une époque donnée de l'année en fonction du pic d'abondance de certains prédateurs (Coccinelles et Anthocorides) et de leur capacité à migrer vers les cultures avoisinantes. Cette migration se fait naturellement en juillet-août, date à laquelle les dégâts sont déjà faits en culture (Banks, 1955). Couper trop tôt revient à favoriser la ponte de *Coccinella 7-punctata* sur Ortie, ce prédateur étant attiré par les jeunes repousses de cette plante. Il faut donc estimer la date la plus favorable à laquelle les adultes capables de migrer sont présents en abondance, et qui correspond à la mi-juin en Angleterre.

- **Coupes et récoltes alternées des cultures** : Nentwig (1988) parvient à une certaine stabilité conformément à l'évolution dans le temps des espèces à stratégie r ou k (fig. 2), en réalisant dans une prairie une succession de fauchages dans le temps et dans l'espace. Ce système s'est avéré privilégier les espèces prédatrices ou parasites spécialisées (K), au détriment d'espèces polyphages colonisatrices (r). Ce même auteur a appliqué ce système à des zones cultivées pour estimer, par exemple, les tailles optimales de culture et/ou d'inculture qui permettraient de conserver cette stabilité. Il est parvenu à montrer que cet optimum était atteint avec une succession de bandes incultes de 1 m de large, alternant avec des bandes cultivées (en Blé) de 12 m (Nentwig, 1989).

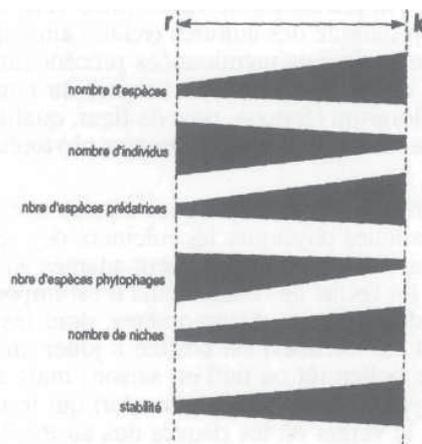


Figure 2. Les théories de sélection r et k et de succession des écosystèmes expliquent les effets des aménagements par bandes, lesquels font évoluer les aires aménagées vers la stratégie k et vers les continous rk (Nentwig, 1989).

Cameron *et al.* (1983) expérimentent, en culture de Luzerne, la coupe ou le pacage par bandes. Ce système met en évidence une bonne synchronisation entre un parasitoïde (*Aphidius eadyi*), un Hémirope prédateur (*Micromus tasmaniae*) et les populations de

Pucerons (*Acyrtosiphon kindoi* et *A. pisum*). Les réservoirs créés par cette méthode ont permis d'associer ce système à une population de Pucerons faible et à un rapport proies-prédateurs bas, excepté au printemps (Tab. VI).

Tableau VI. Effet de la coupe ou du pacage par bandes sur les prédateurs et parasites des Pucerons de la luzerne
D'après Cameron *et al.*, 1983).

Date	pas de réservoirs		avec réservoirs	
	puc/tige	puc/préd.	puc/tige	puc/préd.
12 fév.	0,5	0,04 : 1	0,1	0,10 : 1
19 fév.	8,3	1,39 : 1	6,9	0,11 : 1
26 fév.	23,3	4,66 : 1	0,1	0,05 : 1
4 mars	32,6	1,16 : 1	0,4	0,02 : 1
11 mars	66,8	2,02 : 1	0,6	0,03 : 1

Schlinger et Dietrick (1960), cités par Hodeck (1973), comparent deux systèmes agraires en Californie : un système où les champs de Luzerne sont récoltés en une seule fois (*regularfarming*), un autre où la récolte se fait par bandes alternées (*stripfarming*). Les dégâts commis par les Pucerons sont

considérables dans le premier système et négligeables dans le second, où le nombre de prédateurs et de parasitoïdes est nettement supérieur (tab. VII).

- **Voisinages des cultures et assolements** : Martens (1983) a comparé des parcelles d'Avoine entourées de Pois à des parcelles d'Avoine seule. La densité maximale de Pucerons a été réduite de 50% dans les parcelles bordées de Pois où le seuil d'intervention économique n'a pas été atteint, alors qu'il l'était dans la parcelle d'Avoine seule. Les Coccinelles ont montré une nette préférence pour la parcelle Avoine-Pois. L'action des antagonistes semble avoir été accrue dans ces conditions et l'auteur conclut que ce type de répartition de cultures « semble pouvoir éviter une pullulation en raison de l'accroissement qualitatif et quantitatif de son potentiel de régulation ».

Des résultats similaires sont obtenus en associant spatialement une culture de Luzerne avec une culture de Chou. Sur les parcelles de Chou éloignées de ce système, le nombre de *Brevicoryne brassicae* était plus élevé et le nombre de Syrphes, bas. Inversement, près du système Luzerne-Chou les colonies du Puceron du chou étaient détruites par 4 espèces de Syrphes : *Sphaerophora scripta*, *Metasyrphus corollae*, *Scaeva pyrastris* et *Episyrphus balteatus*. Là encore, l'auteur invoque le rôle de la Luzerne comme réservoir permanent d'espèces antagonistes et d'hôtes intermédiaires (Kowalska, 1986).

Gravesen (1987) propose la réalisation d'une mosaïque optimale prairie-céréales qui tiendrait compte en particulier de la taille des prairies en fonction de la production de prédateurs d'Aphides. D'autres auteurs ajoutent à cette conception spatiale (mosaïque) un système cultural (assolement) visant à favoriser l'émigration/immigration de parasitoïdes d'Aphides : à côté d'un système de réservoir permanent représenté par la prairie, ils préconisent l'établissement d'un système semi-permanent représenté par des semis précoces de céréales d'hiver favorisant une émigration à partir de ces semis et une forte immigration sur les semis plus tardifs (Vorley et Wratten, 1987). Galecka (1985) montre que des assolements quadriennaux (Féverole, Seigle, Orge, Pomme de terre) sont plus favorables au développement des Coccinelles, en créant une « continuité d'évolution » au sein de la zone cultivée, qu'un assolement plus court.

En définitive, ces différentes approches montrent l'intérêt de la gestion du paysage de proximité pour la protection et l'aménagement de l'environnement végétal. Des techniques équivalentes peuvent être mises en oeuvre au niveau du champ cultivé.

c) *échelle locale : au sein du champ cultivé*

A cette échelle, les possibilités d'aménagement sont variées et elles ont fait l'objet d'études plus nombreuses, la dimension du champ étant plus aisément accessible à l'expérimentation.

- **Traitements raisonnés** : Chambon (1982a) montre la richesse de l'entomofaune des biocénoses céréalières composées essentiellement d'auxiliaires et de détritivores (95%) et seulement de 5% de phytophages. Ce même auteur (1982b) évalue l'impact des systèmes de cultures, de l'assolement, et surtout des traitements insecticides. Il note que les captures d'Insectes baissent de 70 à 80% après un traitement (dont, par voie de conséquence, une majorité d'auxiliaires). Par ailleurs, l'entomofaune est moins importante et moins variée en zone traitée. L'effectif des ravageurs est plus élevé dans cette même zone (20% contre 10% en zone non traitée).

Une des premières méthodes de protection des auxiliaires consiste donc à éviter les traitements dits d'assurance déclenchés selon un système de calendrier. Il est aussi préférable d'utiliser des molécules spécifiques et à des périodes résultant d'observations appropriées sur le terrain ou de modèle prévisionnels.

- **Manipulation des populations d'auxiliaires** : Certains aménagements et pratiques culturales peuvent avoir des effets bénéfiques

Tableau VII. Effet de la récolte de luzerne par bandes alternées et en une seule fois sur le nombre moyen des ennemis naturels de *Therioaphis maculata* en millier d'individus /4 000 m². D'après Schlinger et Dietrick, 1960.

Ennemis naturels	Récolte classique	Récolte par bandes alternées
Coccinelles adultes	46	205
Coccinelles larves	11	232
Chrysopes larves	195	206
Hyménoptères paras.	70	287
Hétéroptères	199	401
Araignées	105	1 094
Aphidiphages		
Total	626	2 435

sur les populations d'antagonistes, soit directement, soit indirectement.

Parmi les **aménagements et pratiques à effets directs**, la solution de loin la plus étudiée concerne les élevages de masse d'auxiliaires puis leur lâchers inondatifs (*). Pourtant, si ces méthodes commencent à être maîtrisées en culture protégée (en milieu « tamponné »), il n'en est pas de même en plein champ, en ce qui concerne du moins la maîtrise des Pucerons. Le coût des élevages, la technicité élevée nécessaire en amont et en aval et la variabilité biologique font que ces méthodes restent encore au stade expérimental. Pourtant, leur efficacité est démontrée. Ainsi, Kreiter (1985) pratique un enrichissement biologique en culture de pêchers avec des larves de 1^{er} stade d'*Adalia bipunctata* et d'*Olla v. nigrum*. Ce traitement (1 larve pour 10 pucerons en 3 fois) limite efficacement les populations aphidiennes du verger. Parmi les difficultés, le système d'épandage des larves : il faut aussi, pour pallier les problèmes d'élevage de masse, envisager le recours à une nourriture artificielle.

La capture des prédateurs (au moment de leur estivo-hivernation par exemple), suivie de leur relâcher ailleurs, est aussi une méthode envisageable, notamment pour les Coccinelles, mais les problèmes de diapause et de réactivation des individus ne sont pas encore suffisamment maîtrisés (G. Iperiti, comm. pers.). Indiquons encore que Wilson (1966, in Rabb *et al.*, 1976), constate l'effet dépressif de la taille des pommiers sur *Aphelinus mali* et préconise en conséquence la conservation des bois de taille et leur apport au printemps pour augmenter les populations du parasite.

Avec l'emploi de substances attractives, nous abordons l'examen des **aménagements et pratiques à effets indirects**.

Selon Iperiti (1988), l'arrivée et l'installation précoce des adultes aphidiphages revêt une importance capitale pour le devenir et l'abondance des populations larvaires, qui représentent le seul potentiel antagoniste sur lequel on puisse compter. Dans cette optique, certains auteurs tentent d'apporter sur la culture diverses substances sucrées, par pulvérisation. Schiefelbein et Chiang (1966) pulvérisent une solution de saccharose sur des pieds de Maïs et parviennent à y concentrer trois espèces de Coccinelles ainsi que des Chrysopes qui ont réduit l'infestation par *Rhopalosiphum maidis*.

Hagen (1970, in Rabb *et al.*, 1976) triple le nombre d'oeufs déposés par *Chrysoperla carnea* par apport d'hydrolysate de protéine additionné de sucre. Les Syrphes sont attirés mais ne pondent qu'en présence de Pucerons. La dispersion des Coccinelles est aussi retardée. La pulvérisation de mélasse, de miel, de tryptophane et d'extrait de Pucerons ont attiré en culture de Pomme de terre, un grand nombre de prédateurs de Pucerons : Hémérobes, Chrysopes, Coccinelles et Hétéroptères divers (Ben Saad et Bishop, 1976).

Les médiateurs chimiques peuvent aussi être utilisés dans la régulation des ravageurs de cultures par des auxiliaires. Une émulsion d'allylisothiocyanate (composé soufré présent dans les Crucifères et appétent pour *Brevicoryne brassicae*) pulvérisé sur des choux, induit un taux de parasitisme ainsi qu'un nombre de parasites plus important que sur les témoins traités à l'eau et aux extraits de moutarde. Les auteurs de cette expérience en concluent que cette substance joue un rôle de synomone et envisagent de manipuler l'environnement chimique des plantes cultivées (Titayavan et Altieri, 1990).

La modification artificielle du **contexte bio-climatique** ne peut que rester une pratique exceptionnelle ; elle a toutefois fait l'objet d'expérimentation dans le but de favoriser, par aspersion d'eau sur les végétaux, des champignons entomopathogènes. En effet, ceux-ci ont besoin pour se développer normalement d'une hygrométrie saturante et d'une température de 20°C (Missonnier *et al.*, 1970). Remaudière et Michel (1971) ne sont pas parvenus à des résultats probants et expliquent cet échec par la difficulté de mise en place des conditions expérimentales.

Il est aussi possible d'aménager des **abris**, sites d'hivernation ou refuges nocturnes pour des prédateurs au sein même de la culture. En effet, Tamaki et Halfhill (1968, in Rabb *et al.*, 1976) constatent que 90% des Arthropodes qui hivernent dans les bandes-pièges en carton apposées sur le tronc des pêchers et destinés à capturer des chenilles, sont des entomophages. Fye (1985) expérimente ces mêmes bandes-pièges : la majorité des prédateurs recensés sont *Daraeocoris brevis*, *Homerobius ovalis* et des Araignées, tous d'importants prédateurs d'Homoptères. Il est aussi possible d'aménager des abris à Forficules (Dermaptères) dont l'action prédatrice en verger de Pommier a été observée vis-à-vis à *Eriosoma lanigerum* et d'*Aphis pomi* (Karoll et Hoyt, 1984).

(*) Un exemple de telles pratiques a été exposé dans le n° 16 (pp. 9-26) du *Courrier de la Cellule Environnement de l'INRA*, sous la plume de Nicole Hawlitzky, et on trouvera, dans le n° 15 (pp. 37-60), au début de l'article de P. Jourdeuil, P. Grison et A. Fraval des rappels essentiels sur la lutte biologique.

En ce qui concerne la **protection des auxiliaires contre leurs antagonistes**, un exemple est donné par Kreiter (1985), qui montre qu'il est possible de limiter l'action protectrice exercée par les Fourmis à l'égard des Pucerons et à rencontre des Coccinelles sur les Pucerons. L'apport d'une barrière de glu déposée sur le tronc des arbres fruitiers (Pêcher) améliore nettement l'efficacité des Coccinelles vis-à-vis des Pucerons. Une bande-piège contenant un fourmifuge déposé sur le tronc des fruitiers tôt en saison a depuis été mise au point et semble donner d'excellents résultats (Crouau, 1990).

Il est possible, dans quelques cas, d'agir par le **choix de la variété**. Parfois la morphologie des végétaux freine l'activité des prédateurs et donc leur efficacité potentielle. Par exemple, le Haricot de la variété Saint Fiacre développe une forte pilosité qui gêne le déplacement des Coccinelles (G. Ipert, comm. pers.).

Dans cet ordre d'idée, Kareiva et Sahakian (1990) engagent les améliorateurs de plantes à prendre en compte le 3^e niveau trophique (parasites et prédateurs) dans le choix morphologique des variétés cultivées. Ils ont en effet constaté une amélioration de l'activité prédatrice des Coccinelles sur les Pucerons (de l'ordre de 50% de réduction) vivant sur un Pois d'une variété à faible densité de feuilles, comparé à une variété à forte densité. Des observations directes leur suggèrent que cette efficacité accrue est due au déplacement facilité des Coccinelles.

Il s'avère aussi que les cultivars résistants aux phytophages ont une incidence indirecte sur l'efficacité des auxiliaires. Ainsi *Lysiphlebus testaceipes* parvient à maîtriser *Schizaphis graminum* sur des cultivars résistants de Sorgho et d'Orge mais pas sur les variétés sensibles (Starks *et al.*, 1972 in Powell, 1986). Il en est de même pour le couple *Aphidius matricariae* / *Myzus persicae* sur des variétés résistantes de *Chrysanthemum* (Wyatt, 1970 *ibid.*). Un niveau de population plus faible, associé à un cycle larvaire allongé, exposant davantage le ravageur aux attaques des antagonistes, pourrait expliquer en partie ce phénomène (Klassen, 1981 *ibid.*).

- Régulation de la diversité botanique au champ

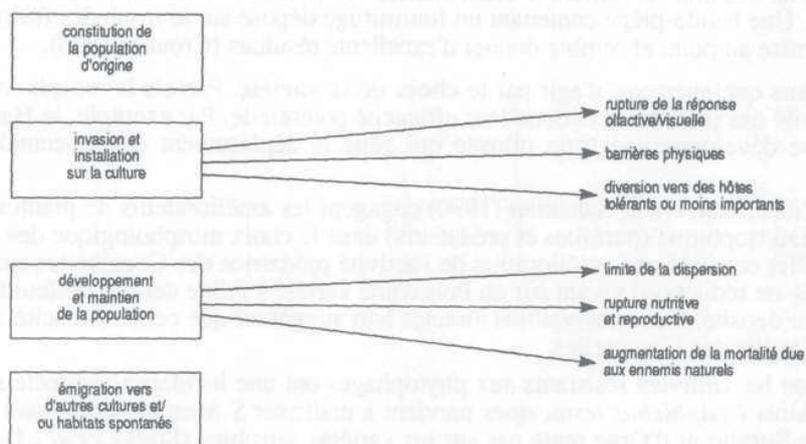
Altieri et Whitcomb (1979) font l'inventaire des possibilités de manipulation **d'adventices** en association avec les plantes cultivées, de façon à privilégier les plus intéressantes sans qu'elles entrent pour autant en compétition avec la culture. Ces adventices, si elles sont maîtrisées en qualité et en quantité, peuvent avoir un effet dépressif sur les populations de ravageurs. Theunissen et Den Ouden (1980) en apportent la démonstration en culture de Chou de Bruxelles. L'ensemble des ravageurs principaux, dont *Brevicoryne brassicae*, est considérablement réduit en présence de *Spergula arvensis* semé à différentes densités en association avec la culture. Si la présence de prédateurs et de parasitoïdes est constaté dans ce type d'association, il est difficile d'estimer s'ils sont réellement les responsables de cette diminution. Cet auteur envisage 3 possibilités : soit le nombre des prédateurs et parasitoïdes est augmenté et ils agissent sur la dynamique des populations des ravageurs, soit l'attractivité de la culture enherbée est moindre, soit enfin le micro-climat déterminé par ce type de couverture végétale modifie l'habitat des ravageurs et/ou des auxiliaires.

Perrin et Philips (1978) résument les aménagements possibles de **cultures mixtes** en quatre points : cultures en mélanges (sans arrangement par bandes), une ou plusieurs cultures en bandes, bandes assez espacées pour une culture indépendante intercalée, 2 ou plusieurs cultures simultanées, la seconde culture en place avant la récolte de la première. Le tableau VIII montre les différents effets possibles de ce type de méthode sur la dynamique des ravageurs dont l'effet potentiel des ennemis naturels. Celui-ci est démontré dans certains cas mais il est souvent très difficile à évaluer.

Ainsi Takahirwa et Coaker (1982) constatent une forte réduction de *Brevicoryne brassicae* dans les cultures de Chou de Bruxelles en intercalaire avec de la Fève. Même s'ils ne sont pas responsables de cette réduction, les Carabiques et Staphylinides doublent leurs effectifs dans ces conditions. Un résultat tout à fait similaire est obtenu avec l'association Carottes-Oignon. Le nombre de Pucerons de la Carotte a été diminué et celui des Carabiques et Staphylins augmenté en présence d'une forte densité végétale (Uvah et Coaker, 1984). Toutefois, la relation de cause à effet n'a pu être démontrée, n'en est de même dans l'association Vesce-Colza où l'attaque par *B. brassicae* a été deux fois moindre qu'en monoculture, toutefois sans que l'activité des prédateurs ait été plus importante, hormis les Araignées présentes en grand nombre. (Altieri *et al.*, 1989).

Dans ces trois cas, l'explication des auteurs va plutôt dans le sens attraction-répulsion du couvert végétal pour le ravageur. Cependant Dempster et Coaker (1974, in Altieri *et al.*, 1989), rapportent un taux de prédation important dû à l'association Légumineuses-Colza.

Tableau VIII. Stades, dans la dynamique de population de ravageur influencés par les cultures associées. Les effets possibles dus à ces types de cultures sont indiqués sur la droite (Perrin et Phillips, 1978).



Un exemple de triculture est donné par Arriaga et Altieri (1990). Ces auteurs ont comparé l'effet de l'association de 3 plantes cultivées (Maïs, Fève, Courge), séculaire au Mexique, à une monoculture de Maïs. *R. maidis* est plus souvent corrélé positivement avec les prédateurs qu'en monoculture. La présence de deux Coccinelles aphidiphages (*Hippodamia kobelei* et *H. convergens*) est notablement plus importante en triculture, en partie en raison de la présence des nectaires extra-floraux de la Fève. Ces auteurs enregistrent par ailleurs un rendement en Maïs double en faveur de l'association. Bien entendu, l'augmentation des prédateurs n'est pas seule responsable dans ce cas précis d'un tel résultat : une meilleure utilisation du potentiel hydrique aurait aussi, selon les auteurs, joué en faveur de la triculture.

Mizell et Shiffhauer (1987) préconisent en culture pérenne l'emploi de la Myrthe noire (*Lagerstroemia indica*) en association avec le Pacanier (*Carya illinoensis*). En effet, les principaux prédateurs du Puceron de la myrthe sont communs au Pacanier et coïncident avec le cycle de ses Pucerons, celui de la Myrthe devançant quelque peu le cycle des Pucerons du Pacanier (fig. 3). L'auteur propose l'utilisation de cette coïncidence spatio-temporelle comme moyen de limitation naturelle.

Il existe en définitive une importante diversité méthodologique qu'aucune comparaison ne permet de hiérarchiser au plan de l'efficacité, mais dont aucune n'exclut l'autre *a priori*. Cela dit, ces approches impliquent une connaissance approfondie des agroécosystèmes. Cette prise en compte de facteurs multiples entraîne forcément de grandes difficultés d'études ainsi que certains risques qu'il faudra nécessairement maîtriser.

3.3. Limites et difficultés

Les aménagements proposés doivent absolument tenir compte des risques liés au maintien de la végétation spontanée. Ils sont de différente nature et peuvent être résumés ainsi :

a) réservoirs

Certains végétaux sont des hôtes primaires pour des Pucerons ravageurs de cultures : le Fusain (*Evonymus*) pour *Aphis fabae*, Puceron noir de la Fève, Rosacées pour *Metopolophium dirhodum*, des Céréales, mais, même dans ce cas, le cortège parasitaire peut intervenir avant le vol de dissémination, sur l'hôte primaire (Robert et Rabasse, 1977). Certains sont des réservoirs de virus comme les Graminées : plus d'une centaine sont sensibles à la jaunisse nanisante de l'Orge (Henry, 1988). Il faut donc en tenir compte dans les assolements prairies-céréales à pailles.

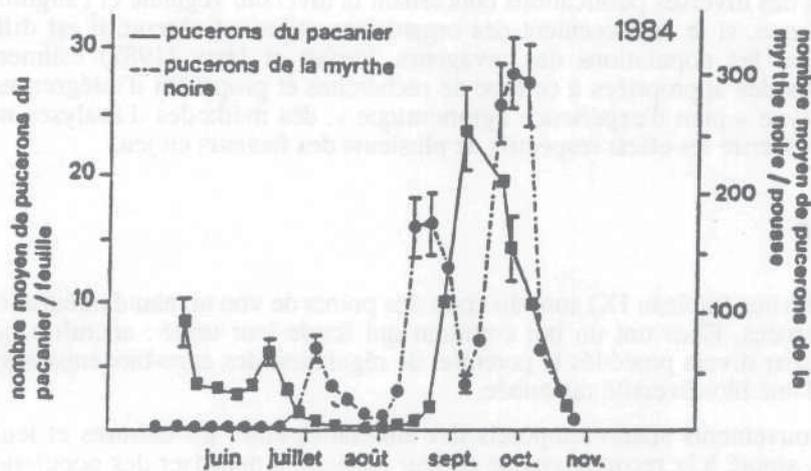


Figure 3. Abondance relative saisonnière du Puceron de la myrthe noire *Sarucallis kuhawaluokalami* et des Pucerons du Pacanier, *Monellia caryella* et *Monelliopsis pecanis* (en Floride, en 1984, in Mizell et Schiffhauer, 1987)

b) effets non-intentionnels

Powell *et al.* (1985) notent un inconvénient lié au fait que les prédateurs peuvent se concentrer parfois trop longuement sur les adventices et ainsi délaisser les ravageurs pourtant présents sur la culture. Gruys (1982) constate un effet lié à la présence de fleurs mellifères favorables aux Lépidoptères ravageurs en verger de Pommier. Enfin, Wichtrup (1984), indique un risque lié au système semis sous couvert. Le micro-climat ainsi créé peut avoir un effet favorable aux maladies fongiques.

c) biotypes et spécificité

La spécificité alimentaire des prédateurs et des parasitoïdes est un aspect important de leur biologie, dont la connaissance est indispensable pour utiliser ces entomophages comme auxiliaires de lutte biologique. L'exemple du complexe parasitaire d'*Aphidius ervi* est caractéristique à cet égard. Cet *Aphidiidae* était connu pour avoir comme hôtes *Microlophium camosum* sur Ortie (*Urtica dioica*), *Acyrtosiphon pisum* sur cultures de Légumineuses et *Sitobion avenae* sur Céréales. En laboratoire, Stary (1983) montre qu'*A. ervi* issu de *M. camosum* ne parvient pas à faire son cycle complet sur *A. pisum* et il détermine, par électrophorèse, un « biotype » d'*A. ervi* propre à *M. camosum*. Cameron (1984) ne parvient pas à multiplier *A. ervi* issu de *A. pisum* sur *M. camosum*. Il aura fallu 4 à 5 générations sur *S. avenae* pour retrouver une fécondité significative. Finalement, *A. ervi*, biotype lié à *M. carnosum*, a été déterminé comme une espèce à part entière et nommé *Aphidius microliphi* par Pennachio et Tremblay (1986). Ces problèmes de taxonomie ou de baisse de fécondité lié au changement d'hôte risquent d'entraver l'utilisation des espèces dites polyphages sur des hôtes- relais.

Il convient aussi de tenir compte de la répartition spatiale du complexe parasitaire. En effet, Vloik (1989) montre que la composition parasitaire spécifique varie avec la latitude, pour la même espèce de Puceron-hôte. Ainsi sur *A. fabae*, *Lysiphlebus fabarum* est le parasitoïde dominant en région méditerranéenne alors que *L. cardui* domine dans les régions à climat tempéré. Stary (1978b) met aussi l'accent sur le fait que les parasitoïdes ne sont pas forcément les mêmes sur les hôtes primaires et secondaire des Pucerons. En conséquence, seule une connaissance approfondie de tous ces aspects biologiques permettra de déboucher sur des applications du principe de la modification de l'environnement des entomophages.

d) problèmes méthodologiques

Il ressort souvent des diverses publications concernant la diversité végétale et l'augmentation des antagonistes naturels que, si le renforcement des organismes utiles est obtenu, il est difficile d'apprécier leur rôle exact sur les populations des ravageurs. Parfait et Jarry (1987) estiment qu'il convient d'utiliser des méthodes appropriées à ce type de recherches et proposent d'intégrer aux dispositifs expérimentaux du type « plan d'expérience agronomique », des méthodes d'analyses multivariées, permettant d'espérer décrire les effets respectifs de plusieurs des facteurs en jeu.

5. Conclusion

Les approches décrites (tableau IX) sont diverses des points de vue niveau d'intégration, méthodologie et espèces concernées. Elles ont un but commun qui fonde leur unité : accroître qualitativement et quantitativement par divers procédés le potentiel de régulation des agro-biocénoses grâce à l'entretien ou à la création d'une bio-diversité raisonnée.

Le constat de mouvements spatio-temporels des auxiliaires entre les cultures et leur environnement (cultivé ou non), ajouté à la reconnaissance de leur capacité à maîtriser des populations de ravageurs fondent les principes à la base d'un aménagement favorable aux régulations naturelles.

Ces aménagements - associés à d'autres (Andow, 1988 ; El Titi, 1987), à peine évoqués dans ce travail, visant à défavoriser directement les ravageurs par des pratiques culturales, des assolements, des cultures ou des plantes-pièges, des cultures ou des plantes répulsives, des associations défavorables, etc. - s'inscrivent dans une conception préventive de l'intervention à l'égard des ravageurs. Ils n'excluent pas *a priori* une lutte curative, qu'elle soit biologique ou autre, quand celle-ci s'avère nécessaire. Simple-ment, ces aménagements tentent de « stabiliser » naturellement des agro-biocénoses.

Les méthodes d'investigation devront être appropriées : elles devront être en mesure d'intégrer un grand nombre de paramètres, tout en sachant que, dans ce domaine, il ne faudra pas craindre les « boîtes noires » (par ex. : défaut de discrimination entre l'activité propre des auxiliaires et l'effet spécifique du couvert végétal) du moment que l'objectif défini est globalement atteint.

Enfin, on est en mesure d'affirmer que les principes de l'agroécologie selon la définition qu'en donne Delucchi (1991, encadré 3) et auxquels ont trait les travaux cités, paraissent devoir être pertinents dans le sens d'une agriculture plus autonome, économe et non polluante •

Tableau IX. Méthodes permettant de maintenir ou d'améliorer le potentiel antagoniste des prédateurs/parasitoïdes d'aphides

Méthodes utilisées	Auteurs		
Abris nichoirs	Iperti, 1965 ; Tamaki et Halfill, 1968 ; Fye, 198 ; Carroll et Hoyt, 1984 ; Janvier, 1961.	attractives	Ben Saad et Bishop, 1976 ; Titayavan et Altieri, 1990
Capture/relâcher des auxiliaires.	Wilson, 1966	Choix des cultivars ravageurs ou adaptés aux comportements des auxiliaires	Kareiva et Sahakian, 1990 ; Starks <i>et al.</i> , 1972 ; Wyatt, 1970
Haie fonctionnelle	Rieux, 1988		
Tailles ou fauchages de végétaux	Pratt <i>et al.</i> , 1976 ; Perrin, 1975	Culture et/ou récoltes par bandes alternées	Nentwig, 1988 ; 1989 ; Cameron <i>et al.</i> 1983 ; Schlinger et Dietrick, 1960
Plantes nectarifères	Klinger, 1984 ; Kowalska, 1986	Maintien et/ou semis d'adventices	Theunissen, 1980 ; Horn, 1981 ; Ali et Reagan, 1985.
Voisinage des cultures et assolements	Martens, 1983 ; Kowalska, 1986 ; Gravesen, 1987 ; Vorley et Wratten, 1987 ; Galecka, 1985	Associations de plantes cultivées	Takahirwa et Coaker, 1982 ; Uvah, 1984 ; Altieri, 1989 ; Demster et Coacker, 1974
Lâchers inondatifs	Kreiter, 1985		Arriaga et Altieri, 1990 ; Mizell et Shiffhauer, 1987
Modification du contexte bioclimatique	Remaudière et Michel, 1971		
Pulvérisations de substances	Schiefelbein et Chiang, 1966 ; Hagen, 1966	Limitation des prédateurs/parasitoïdes de 2 ^e niveau	Kreiter, 1985 ; Crouau, 1990

L'Auteur remercie M. Caillaud, J.-S. Pierre, J.-P. Di Pietro (ENSA.R), M. Hullé (INRA Rennes), A. Panis et J.-C. Malausa (INRA Antibes), A. Cavalier (SRIV Rennes), D. Chicouène, M.-T. Querrion et C. Soster pour leur aide à la mise au point du texte initial.

L'agro-écologie

encadré 3

« Toute modification technologique dans le système de production entraîne des modifications dans l'importance économique des phytophages, cette importance pouvant aussi bien augmenter que diminuer. Une modification technologique qu'on doit toujours prendre en considération est la réorganisation des écosystèmes de culture, par exemple par l'association des cultures (ce qu'on appelle « intercropping, mixed cropping, alley cropping, agroforestry, ect. ») mais aussi par le contrôle des mauvaises herbes dans les cultures. Avec la réorganisation des écosystèmes, on tente d'influer sur les conditions de vie des phytophages de telle sorte que leur infestation en soit considérablement diminué et les animaux utiles protégés. Récemment on a poursuivi cette idée en y introduisant d'autres aspects de la production, à savoir l'agr-oécologie, nouvelle discipline qui doit constituer la base d'une agriculture durable. On attend de l'agro-écologie les bases d'un système de production de longue durée sans dégradation des ressources naturelles, c'est-à-dire le cadre d'une application d'une technologie à faibles intrants qui améliore la fertilité du sol, exploite mieux les ressources hydriques, pousse le recyclage à son point maximum, encourage la lutte biologique contre les organismes nuisibles, diversifie la production, etc. La protection des plantes n'y a plus sa place habituelle, il ne s'agit plus seulement de protéger une culture mais d'éviter la pullulation des phytophages. En matière de prévention l'entomologiste ne dispose au fond que de 3 domaines possibles à savoir la lutte biologique, la résistance des plantes, les mesures culturales au sens large, alors que la résistance constitue de matière traditionnelle le domaine de recherche du généticien. Par des mesures culturales, l'entomologiste veut interférer dans le comportement des phytophages, c'est-à-dire qu'il veut réduire la natalité et augmenter la mortalité. »

Extrait de : DELUCCHI V., 1991. Visions en phytiatrie. *Info-Zoo*, 5,71-81.

Références bibliographiques

- AU A.D., REAGANT E. 1985. Végétation manipulation impact on Predator and Prey populations in Louisiana sugarcane ecosystems. *J. econ. entomol.*, 78, 1409-1414.
- ALTIERI M.A., WHITCOMB W.H., 1979. The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects. *Hortscience*, 14, 12-18.
- ALTIERI M.A., LETOURNEAU D.K., 1982a. Végétation diversity and insect pest outbreak. *Plant Sciences*, 2(2), 131-169.
- ALTIERI M.A., LETOURNEAU 1982b. Végétation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1(4), 405-430.
- ALTIERI M.A., 1986. *L'agro-écologie • bases scientifiques d'une agriculture alternative*. Debarb, 237 pp.
- ALTIERI M.A., DAVID L.G., SCHIDT, L.L., 1989. Diversification of Agroecosystems for insect pest regulation : Experiments with collants. In S.R. GLIESSMAN : *Agroecology researching the ecological basis for sustainable agriculture*. Ecological studies 78, 70-82.
- ANDOW D.A., 1988. Management of weeds for insect manipulation in agroecosystems. In M.A. ALTIERI & M. LIEBMAN : *Weed Management in Agroecosystems : Ecological approaches*. CRC Press, Boca Raton (Floride, USA), 265-301.
- ARRIAGA J.T., ALTIERI, M.A., 1990. A comparison of aphidophagous arthropods on maize polycultures and monocultures, in Central Mexico. *Agric. Ecosyst. Envir.*, 337-349.
- AUBERT J. 1962. Observations sur des migrations d'insectes au col de Bretolet (Alpes Valaisannes, 1923). Note préliminaire. *Min. schweiz. ent. Ges.*, 130-138.
- BANKS C.J., 1955. An ecological study of *Coccinellidae* (Coleoptera), associated with *Aphis fabae* Scop. on *Vicia fabae*. *Bull. ent. Res.* 561-587.
- BARTHELET B., 1982. *Etude faunistique d'une haie brise-vent composite*. Mém. ENITA(H), Angers, 101 pp.
- BASEDOW T., 1987. Die Bedeutung von Hecken, Feldrainen und pflanzenschutzmittelfreien Ackerrandstreifen für die tierwelder Acker. *Gesunde Pflanzen*, 39(10), 421-429.
- BEN SAAD A.A., BISHOP G.W., 1976. Attraction of insects to potato plants through use of artificial honeydews and aphid juice. *Entomophaga*, 21(1), 49-57.
- BRUO Tn E., SHARMA M.L., 1965. Les possibilités de lutte biologique contre les pucerons des cultures maraichères et florales de plein air en Provence maritime. *XC Congrès des sociétés savantes*, Nice, tome II, 563-566.
- BUDENBERG W.J., 1990. Honeydew as a contact Kairomone for aphid parasitoids. *Entomol. exp. appl.* (55) pp. 139-148.
- CAMERON P.J., ALLAN D.J., WALKER G.P., WIGHTMAN J.A., 1983. Management experiments on aphids (*Acyrtosiphon* spp.) and beneficial insects in lucerne. *New Zealand J. exp. Agric.*, 11,343-349.
- CAMERON P.J., 1984. Réservoirs for *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera : Aphidiidae), a polyphagous parasitoid of cereal aphids (Hemiptera : Aphididae). *Bull. ent. Res.*, 74, 647-656.
- CAROLL D.P., HOYT S.C., 1984. Augmentation of European earwigs (Dermaptera : Forficulidae) for biological control of apple aphid (Homoptera : Aphididae) in a apple orchard. *J. econ. entomol.*, 77,738-740.
- CHAMBON J.P., 1982a. Biocénoses céréalières : interventions insecticides et entomofaune. *Phytoma-Défense des cultures*, juillet -août 1982, 1114.
- CHAMBON J.P., 1982b. Les déprédateurs animaux et leur évolution sous l'action des systèmes de cultures. Cas de l'entomofaune. *Bull. techn. agric.*, 370/372,473-477.
- CHANDLER A.E.F., 1968. Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous *Syrphidae* (Diptera). *Ann. appl. biol.*, 61,415-423.
- COOMBES D.S., SOTHERTON N.W., 1986. The dispersal and distribution of polyphagous predatory *Coleoptera* in Cereals. *Ann. appl. biol.*, 108, 461-474.
- CROUAU, M., 1990. Le piège à fourmis, enfin une arme contre les pucerons ? *Nature et Progrès*, 112, 18-20.

- DEFRANCE H., MARBOUË G., ATGER P., 1987. Expérimentation d'une haie brise-vent composite. *P.H.M., Revue horticole*, 280, 25-29.
- DELUCCM V., 1991. Visions en phytiatrie. *Info-Zoo*, 5, 71-81.
- DUELU P., 1988. Aphidophaga and the concepts of island biogeography in agricultural areas. In E. NIELCZYK & A.F.G. DRXON : *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. 89-93.
- ELTRN A., 1987. Environmental manipulation detrimental to pests. In V. DELUCCM : *Integrated pest management - Quo vadis ?*, 105-121.
- FYE R.E. 1985. Cormgated fiberboard traps for predators overwintering in Pear orchards. *J. econ. entomol.*, 78, 1511-1514.
- FAUVEL G., 1974. Sur l'alimentation pollinique d'un Anthocoride prédateur, *Orius (Hererorius) vicinus Rib.* *Ann. zool. ecol. anim.*, 6(2), 245-258.
- GALECKA B., 1985. Importance de la structure du paysage agricole sur les relations coccinelles-pucerons. In *Impacts de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures*, Poznan, 9-14 sept. 1985. INRA Editions (les Colloques de l'INRA, n°36), Paris (1986), 121-128.
- GRAVESENE., TOFTS., 1987. Grass fields as reservoirs for polyphagous predators (Arthropoda) of aphids (*Homop., Aphididae*). *J. appl. entomol.*, 104, 461-473.
- GRISON P., BIUORN E., 1953. La signification agricole des "stations refuges" pour la faune entomologique. *C.R. Acad. agric. Fr.*, 39(2), 106-109.
- GRUYS P., 1982. Hits and misses. The ecological approach to pest control in orchards. *Ent. exp. & appl.* 31, 70-87.
- HAGVARE B., HOFVANG G., 1989. Effect of honeydew and host on plant colonization by the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomophaga*, 34(4), 495-501.
- HARDIE J., NOTTINGHAM S.F., POWEIX W., WADHAMS L.J., 1991. Synthetic aphid sex pheromone lures female parasitoids. *Entomol. exp. & appl.*, 61, 97-99.
- HEMPTINE J.L., DESPRETS A., 1986. Pollen as a spring food for *Adalia bipunctata*. In H. HODEK : *Ecology of Aphidophaga*. Academia, Prague, 29-35.
- HEMPTINE J.L. 1988. Ecological requirements for hibernating *Propylea quatuordecimpunctata* (*Col. Coccinellidae*). *Entomophaga*, 33(4), 505-515.
- HENRY M., 1988. Contribution à l'étude de l'épidémiologie de la jaunisse nanisante de l'orge (BYDV) dans l'Ouest de la France. Th. univ. Rennes I, 209 pp.
- HODEK I., 1973. *Biology of Coccinellidae*. Dr W Junk N.V. Publishers. La Haye.
- HORN D.J., 1981. Effect of weedy backgrounds on colonization of collants by green peach aphid, *Myzus persicae*, and its major predators. *Environ. entomol.*, 10, 285-289.
- IPERTI G., 1965. Perspectives d'utilisation rationnelle des coccinelles aphidiphages dans la protection des cultures. *XC' Congrès des Soc. savantes, tome II, Nice, 543-555.*
- IPERTI G., 1978a. Coïncidence spatiale des-coccinelles et des pucerons. *Ann. Zool. ecol. anim.*, 405-406.
- IPERTI G., 1978b. Comportement alimentaire des coccinelles. *Ann. zool. ecol. anim.*, 10(3), 373-375.
- IPERTI G., 1983. Les coccinelles de France. In *Faune et flore auxiliaire en agriculture*. ACTA, Paris, 89-96.
- IPERTIG., 1985. Ecobiologie des coccinelles aphidiphages : les migrations. In *Impacts de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures, Poznan, 9-14 sept.* 1985. INRA Editions (les Colloques de l'INRA, n°36), Paris (1986), 107-100.
- IPERTIG., FERRAN A., LAPCMLN., LYON J.P., RABASSE J.M., 1988. Etude de l'influence des facteurs climatiques et trophiques sur l'évolution des populations des principaux prédateurs de pucerons des céréales à paille sous le climat méditerranéen. *Congrès des zoologistes*, Antibes, doc. polycop. INRA Antibes.
- JANVIER H., 1961. Recherches sur les hyménoptères nidifiants aphidivores II le genre *Pemphredon*. *Ann. se. nat. zool.*, 12(2), 281-321.
- KAREIVA P., SAHAKIAN R., 1990. Tritrophic effects of simple architectural mutation in pea plants. *Nature*, 345, 433-434.
- KLINGER K., 1984. *Auswirkungen von Randstreifen an Winterweizenfeldern auf die Populationsdynamik von Getreideblattläusen und ihrer Antagonisten. Eine Untersuchung zum integrierten Pflanzenschutz im Lautenbach - Projekt*. Th. univ. Tübingen.
- KOWALSKA T. 1986. Action des plantes environnantes sur les populations d'insectes entomophages, en culture de chou tardif. In *Impacts de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures, Poznan, 9-14 sept.* 1985. INRA Editions (les Colloques de l'INRA, n°36), Paris (1986), 165-169
- KREITERS., 1985. *Etude bioécologique d'Olla V. nigrum (Mulsant) et essai de quantification de l'efficacité prédatrice a' Adalia bipunctata (L.) contre les aphides en vergers de pêcheurs. (Coleopt. Coccinellidae)*. Th. univ. Aix-Marseille III 313 pp.
- KREITER S., IPERTI G., GUIGE L., 1984. *Rôle des sommets dans la protection d'un prédateur aphidiphage : Semidalia undecimnotata Schn. (Col. Coccinellidae)*. *Travaux du Muséum d'histoire naturelle Grigore Antipa (Bucarest)*, 25, 151-165.
- LECOMTE J., 1990. Agriculture et environnement. In *Agriculture et développement*. Institut d'études mondialistes, session 1990 (synthèse du débat), 8.14-8.15.
- LYON J.P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des syrphides aphidiphages. *Ann. Epiphyt.*, 16(4), 397-398.
- LYON J.P., 1967. Déplacements et migrations chez les Syrphidae. - *Ann. Epiphyt.*, M, W-11.
- MARTENS B., 1983. *Der Einfluss von steifen-anbauzwischen Hafer und Erbsen auf die Populationsdynamik der Getreideblattläuse (Homoptera : Aphididae und ihre Antagonisten)*. Th. univ. Heidelberg.
- MISSONNIER J., ROBERT Y., THOIZONG., 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à entomophorales chez trois aphides, *Aphis fabae Scop., Capitophorus horni Börner et Myzus persicae* (Sulz.). *Entomophaga*, 15(2), 169-190.
- MIZEIXR.F., SCHIFFHAUER D.E., 1987. Seasonal abundance of the crapemyrtle aphid *Sarucallis kahawaluokalani*, in relation to the pecan aphids, *Monellia caryella* and *Monelliopsis pecantis* and their common predators. *Entomophaga*, 32(5), 511-520.
- NENTWIG W., 1988. Augmentation of bénéficiai arthropods by strip management I. Succession of predacious arthropods and long-term in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia*, 76, 597-606.
- NENTWIG W., 1989. Augmentation of bénéficiai arthropods by strip management. II. Successional strips in a winter wheat field. *Z. Pflkrkht. Pflschutz.*, 96(1), 89-99.
- ODUM, E.P., 1969. The station of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- PARFAIT G., JARRY M., 1987. Diversité végétale et impact des insectes phytophages : une revue bibliographique des méthodes appliquées au cas des cultures associées. *Acta oecol. Oecol. gêner.*, 8(3), 365-378.
- PENNACMOF., TREMBLAY E. 1986. Biosystematic and morphological study of two *Aphidius ervi* Haliday (*Hymenoptera, Braconidae*) "biotypes" with the description of a new species. *Bull. lab. Ent. agr. Filippo Silvestri*, 43, 105-117.
- PERRINR.M., 1975. The rôle of the perennial stinging nettle, *Urtica dioica*, as a reservoir of bénéficiai naturel enemies. *Ann. appl. biol.*, 81, 289-297.
- PERRINR.M., PHILUPSM.L., 1978. Some effects of mixed cropping on the population dynamics of insect pests. *Ent. exp. & appl.*, 24, 385-393.
- PERRINR.M., 1980. The rôle of environmental diversity in crop protection. *Protection Ecology*, 2, 77-114.
- PESSON P., 1983. Origine et évolution des peuplements animaux des agrosystèmes. In *Faune et flore auxiliaires en agriculture*, ACTA, Paris, 9-17.

- POLLARD E., 1968a. Hedges II. The effect of removal of the bottom flora of a hawthorn hedgerow on the fauna of the hawthorn. *J. appl. ecol.*, 5, 109-123.
- POLLARD E., 1968b. Hedges III. The effect of removal of the bottom flora of a hawthorn hedgerow on the Carabidae of the hedge bottom. *J. appl. ecol.*, 5, 125-139.
- POWELL W., DEAN G J, DEWAR A., 1985. The influence of weeds on polyphagous arthropod predators in winter wheat. *Crop Protection*, 5(3), 298-312.
- POWELL W., DEAN G J, DEWAR A., 1986. The influence of weeds on aphid specific natural enemies in winter wheat. *Crop Protection*, 5(3), 182-189.
- POWELL W., 1986. Enhancing parasitoid activity in crops. In JEFF WAAGE & D. GREATHEAD : *Insect parasitoids*. Académie Press, N.-Y., 319-340.
- PRAT B., GASPARD C., VERSTRAETEN G., 1976. Influence de la structure des haies sur l'entomofaune ailée : résultats de piégeages par bacs colorés. In *Les Bocages*, INRA-CNRS-ENSA-univ. Rennes, 405-410.
- RABB R.L., STINNER R.E., VANDER BOSCH, 1976. Conservation and augmentation of natural enemies. In C.B. HUFFACKER & P.S. MESSENGER : *Theory and Practice of Biological Control*. Académie Press, N.-Y., 233-254.
- READ A.D.P., FEENEY P.P., ROOT R.B., 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaretiella rapae* (Hym : braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hym : cynipidae). *Can. entomol.*, 102, 1567-1578.
- REMAUDIEREG., MICHEL M.F., 1971. Première expérimentation écologique sur les entomophores (Phycomycètes) parasites de pucerons en vergers de pêchers. *Entomophaga*, 16(1), 75-94.
- Ricou C., 1987. Effet de la pression humaine sur l'entomofaune (avant propos). *Cah. liaison OPIE*, 21(4), 6,3-5.
- Rmoux R., 1986. Environnement végétal et auxiliaires entomophages dans le cas des vergers de poiriers. *Adalia*, 2, 51-52.
- Riffoux R., 1988. Aménagement de l'environnement des cultures : Généralités ; exemple des haies composites destinées aux vergers de Poiriers. *Journées IDF*, 21-22-23/09/1988, doc polycop., 19 pp.
- RIQUOIS A., 1990. L'agriculture néerlandaise relève le défi de l'environnement. *REED Stretie Info*, 30, 8-11.
- ROBERT Y., RASASSE J.M., 1977. Rôle écologique de *Digitais purpurea* dans la limitation naturelle des populations du puceron strié de la Pomme de terre *Aulacorthum solani* par *Aphidius urticae* dans l'Ouest de la France. *Entomophaga*, 22(4), 373-382.
- RODET G., 1985. *Incidence des zones refuges sur la dynamique de l'entomofaune d'un verger de pêchers*. Mém. DEA univ. Paris XI-Paris VI et Muséum. 66 pp.
- RUSSELL P.E., 1989. Enemies Hypothesis : A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ. Entomol.*, 18(4), 590-599.
- SAVOJKAYA G.I., 1966. Hibernation and migration of coccinellids in South-Eastern Kazakhstan. In I. HODEK : *Ecology of aphidophagous insects*, Proc. symp. Liblice (near Prague), Sept. 27-Oct. 1, 1965. Academia, Prague, 139-142.
- SCHIEFELBEIN J.W., CHIANG H.C., 1966. Effects of spray of sucrose solution in a corn field on the populations of predatory insects and their prey. *Entomophaga*, 11(4), 333-339.
- SETBT T.U., 1984. *Entomophthora aenauf Bohnen- und Getreideblattläusen*. Dipl. Arbeit. Univ. Tübingen.
- SHELTON M.D., EDWARDS, 1983. Effects of weeds on the diversity and abundance of insects in soybeans. *Environ. entomol.*, 12, 296-298.
- SMITH J.G., 1976. Influence of crop background on natural enemies of aphids on Brussels sprouts. *Ann. appl. biol.*, 83, 15-29.
- STARY P., 1967. Multilatéral aphid control concept. *Ann. Soc. entomol. fr*, 3, 221-225.
- STARY P., 1972. Host range of parasites and ecosystem relations, a new viewpoint in multilatéral control concept. (*Hom. Aphididae; Hym. Aphidiidae*) *Ann. Soc. entomol. Fr.*, (N.S) 8(2), 351-358.
- STARY P., 1978a. Seasonal relations between lucerne, red clover, wheat and barley agro-ecosystems through the aphids and parasitoids (*Homoptera. Aphididae; Hymenoptera, Aphidiidae*). *Acta. entomol. bohemoslov.*, 75, 286-311.
- STARY P., 1978b. Spécificité parasitaire, phénologie des hôtes et relations entre les agro-écosystèmes dans les programmes de lutte contre les insectes nuisibles (Hyménoptères : *Aphidiidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 10(3), 335-343.
- STARY P., 1983. The perennial stinging nettle (*Urtica dioica*) as a reservoir of aphid parasitoids (*Hymenoptera, Aphidiidae*). *Acta. entomol. bohemoslov.*, 81, 81-86.
- STARY P., 1986. Creeping thistle, *Cirsium arvense* as a reservoir of aphid parasitoids (*Hym. Aphidiidae*) in agroecosystems. *Acta. entomol. bohemoslov.*, 83, 425-431.
- STARY P., LYON J.P., 1980. *Acyrtosiphon pisum ononis* (*Hom. Aphididae*) and *Ononis* species as reservoirs of aphid parasitoids (*Hy. Aphidiidae*). *Acta bohemoslov.*, 77, 65-75.
- STARY P., NEMEC V., 1986. Common elder *Sambucus nigra*, as a reservoir of aphids and parasitoids (*Hym. Aphidiidae*). *Acta bohemoslov.* 83, 271-278.
- THEUNISSEN J., DEN OUDEN H., 1980. Effects of intercropping with *Spergula arvensis* on pests of brussels sprouts. *Entomol. exp. & appl.*, 27, 260-268.
- TITAYAVANM., ALTIERIM.A., 1990. Synomone-mediated interactions between the parasitoid *Diaretiella rapae* and *Brevicoryne brassicae* under field conditions. *Entomophaga*, 35(4), 499-507.
- TUKAMRWA E.M., COAKER T.H., 1982. Effects of mixed cropping on some insect pests of brassicas; reduced *Brevicoryne brassicae* infestations and influences on epigeal predators and the disturbance of oviposition behaviour in *Delia brassicae*. *Entomol. exp. & appl.*, 31, 129-140.
- UVAH I.I., COAKER T.H., 1984. Effect of mixed cropping on some pests of carrots and onions. *Entomol. exp. & appl.*, 36, 159-167.
- VANDEN BOSCH R., TELFORD A.D., 1964. Environmental modification and biological control. In P. DEBACH : *Biological control of insects pests and weeds*. Reinhold, New-york, 459-488.
- VAN EMDEN H.F., 1964. The rôle of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Scient. Hort.*, 17, 121-136.
- Van Emden H.F., 1965. The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crops. *J. appl. Ecol.*, 2, 171-196.
- VINSON S.B., 1976. Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies. In X. RIDGWAY & S.B. VINSON : *Biological control by augmentation of natural enemies*. Plenum, N.-Y., 237-279.
- VOLKL W., 1988. The parasitoid complex of *Aphisfabae cirsiacanthoidis* Scop. (*Hom. Aphididae*) and its changes along a geographical gradient in the Rhône valley. *Acta oecol. Oecol. applic.*, 10(3), 167-76.
- VORLEY V.T., WRATTENS.D., 1987. Migration of parasitoids (*Hym : Braconidae*) of cereal aphids (*Hem : Aphididae*) between grassland, early sown cereals and late sown cereals in Southern England. *Bull. Ent. Res.*, 77, 555-568.
- WICHTRUP L., 1984. *Populationsdynamik von Getreideblattläusen und ihren Antagonisten in Winterweizen mit Untersaaten; Eine Untersuchung zum integrierten Pflanzenschutz im Lautenbach - Project*. Th. Univ. Tübingen.
- WIPPERFURTH T., 1983. *Klee als Untersaat im Winterweizen eine Methode zur biologischen Kontrolle der Getreideblattläuse*. Th. Univ. Tübingen.
- ZELENY J., 1978. Les fluctuations spatio-temporelles des populations de névroptères aphidiphages (*Planipennia*) comme élément indicateur de leur spécificité. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 10(3), 359-366.