Mémoire de fin d'études
Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome,
option Inter-Etablissement Protection des Plantes et Environnement

Sur le thème

Préférences alimentaires des araignées : prédation des ravageurs et prédation intra-guilde en verger de pommiers

Par
Blandine POLTURAT
Ecole de rattachement : AGROCAMPUS OUEST



Sous la Direction de
Manon LEFEBVRE (doctorante CTIFL/INRA)

Et encadrée par
Jean-Michel RICARD (CTIFL)
Pierre FRANCK (PSH, INRA Avignon)

Stage réalisé au CTIFL
Centre Technique Interprofessionnel
des Fruits et Légumes
751 chemin de Balandran
30 127 BELLEGARDE

Soutenu le 27 septembre 2016 à Montpellier, devant le jury composé de :

Président du jury et tuteur : **Serge KREITER**
Membres du jury : **Jean-François MARTIN**
Yannick OUTREMAN
Jean-Luc REGNARD

Préférences alimentaires des araignées : prédation des ravageurs et prédation intra-guilde en verger de pommiers

Blandine Polturat

Résumé

Les araignées sont des prédateurs généralistes. Leurs modes de chasse variés leur permettent d'exercer une prédation sur différents stades de développement de nombreux ravageurs. Cependant, elles s'attaquent aussi à des insectes auxiliaires, comme les coccinelles. Le bilan entre consommation de ravageurs et consommation d'auxiliaires conditionne l'utilisation des araignées pour la régulation des ravageurs. Dans cette étude, des tests de prédation en laboratoire ont été réalisés afin d'étudier la prédation de quatre genres d'araignées (*Anyphaena, Cheiracanthium, Icius* et *Philodromus)* sur deux auxiliaires et deux ravageurs : le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*), le carpocapse (*Cydia pomonella)*, la coccinelle *Adalia bipunctata* et les syrphes (Syrphidea). Les araignées ont exercé une prédation importante sur le puceron cendré (70% des *Anyphaena*, *Cheiracanthium* et *Philodromus* en ont consommé). De plus les *A*nyphaena et les *Philodromus* n'ont pas exprimé d'aversion pour les pucerons, même après en avoir été nourries pendant 4 semaines. Certaines araignées ont exercé une prédation sur trois stades de développement du carpocapse (œuf, larve néonate, larve en fin de développement). D'autre part, le risque de prédation intraguilde semble faible : pour chaque genre d'araignées, les auxiliaires ont été moins consommés que les ravageurs. Parmi les auxiliaires, les larves de syrphe ont été plus fréquemment consommées que les larves de coccinelles. Ces résultats sont discutés dans l'optique d'évaluer le potentiel de régulation des ravageurs par les araignées en verger, et le risque de prédation intra-guilde associé.

Mots-clés : araignées, prédation intraguilde, lutte biologique, coccinelle, syrphe, puceron, carpocapse

Abstract

Spiders are generalist predators. Their various hunting strategies allow them to limit pests of different species and at different development stages. However, spiders also consume beneficial insects like ladybirds. The use of spiders for biological control depends on the balance between the consumption of pests and beneficial insects. In this study, predation tests in laboratory conditions have been conducted in order to understand the predation behaviour of four spiders (genus: *Anyphaena, Cheiracanthium, Icius* and *Philodromus*) on two pests and two beneficial insects: the aphid *Dysaphis plantaginea*, the codling moth *Cydia pomonella*, the ladybird *Adalia bipunctata* and hoverflies (Syrphidae). Numerous spiders (70% of the *Anyphaena*, *Cheiracanthium* and *Philodromus*) consumed *D. plantaginea*. Furthermore, the *Anyphaena* and the *Philodromus* consumed as many aphids before and after being fed with it during 4 weeks. Some spiders consumed three development stages of the codling moth (egg, neonat larva, full-grown larva). Elsewhere, the risks of intraguild predation seems low: for each spider's genus tested, beneficial insects were less consumed than pests. Among beneficial insects, hoverfly's larvae was consumed more frequently than ladybird's larvae. These results are discussed in order to evaluate the potential of spiders in biological control and the risks of intraguild predation.

Keywords : spiders, intraguild predation, biological control, ladybird, hoverfly, aphid, codling moth

Autorisation de diffusion du mémoire

1. Identification du rapport et de l'auteur

Nom et Prénom de l'auteur : **POLTURAT Blandine**

Titre du mémoire : **« Préférences alimentaires des araignées : prédation des ravageurs et prédation intra-guilde en verger de pommiers »**

Ecole d'inscription : **AGROCAMPUS OUEST**

2. Autorisation de diffusion par l'Auteur

Par la présente, je déclare être titulaire du droit d'auteur pour le mémoire mentionné ci-dessus. J'autorise sans limitation de temps la Bibliothèque à diffuser ce mémoire dans un format électronique adapté et à effectuer toutes éventuelles modifications techniques nécessaires à une amélioration de la diffusion (modification du format) Si ce mémoire est confidentiel, la confidentialité sera respectée dans les mêmes conditions pour les exemplaires électroniques que pour les exemplaires papiers.

Date : **10.09.2016**
Signature de l'Auteur :

3. Autorisation de diffusion par le Maître de stage

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus:

Intranet	OUI	Prêt	OUI
Internet	OUI	Prêt entre bibliothèques	OUI
Après une période de confidentialité	NON	Résumé diffusable	OUI
Consultation en bibliothèque	OUI	Reproduction	OUI

Signature du Maître de stage : Manon Lefebvre Date : 12/09/2016

4. Autorisation de diffusion par le Tuteur

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus:

Intranet	OUI	Prêt	OUI
Internet	OUI	Prêt entre bibliothèques	OUI
Après une période de confidentialité	OUI	Résumé diffusable	OUI
Consultation en bibliothèque	OUI	Reproduction	OUI

Signature du tuteur enseignant : **KREITER Serge** Date : **11.09.2016**

CONCLUSIONS **:**

Confidentialité absolue : **NON**
Durée exigée : **Aucune**

Le Responsable de l'Option PPE, Professeur Serge KREITER

Remerciements

À Sophie Charmont, responsable du CTIFL de Balandran,
Pour m'avoir permis de réaliser ce stage,

Au GIS Fruits,
Pour avoir financé ce stage,

À Biotop,
Pour avoir fourni les coccinelles *Adalia bipunctata,*

À Manon Lefebvre,
Pour m'avoir introduite au monde de l'arachnologie,
Pour sa disponibilité, ses conseils avisés et sa pédagogie,

À Serge Kreiter,
Pour s'être assuré que mon stage se déroule dans les meilleures conditions,

À Jean-Michel Ricard,
Pour son aide quand les journées ne comptaient plus assez d'heures,
Pour sa présence, son soutien et sa gentillesse,

À Pierre Franck,
Pour son encadrement et ses conseils,

À Jean-François Mandrin,
Pour son aide, ses conseils et sa bonne humeur,

À Marion Géniaux,
Pour ne pas avoir paniqué face à mes araignées les moins disciplinées,
Pour m'avoir soutenu, au laboratoire comme au bureau,

À Chloé Hervy,
Pour m'avoir permis de renouer avec Zotero
et de gagner un temps précieux,

À tous les employés du CTIFL,
Pour leur accueil et leur sympathie ; il est difficile d'en repartir,

À Estelle et Marguerite,
Pour tout ce qu'on a partagé
et tout ce qu'on partagera,

À mes douze colocataires,
Alison, Camille, Cloé, Jean, Maréva, Margot, Manon, Marion & Marion, Nathalie, Soumaya, Valentin
Merci d'avoir pimenté ma vie en l'assaisonnant allègrement de bonne humeur, d'entraide, d'un mélange d'humour et de folie en poudre, sans oublier les racines de haricots d'Espagne,
Vous me manquez déjà,

À ma famille
Pour tout.

Crédit photo

Je tiens à remercier les photographes qui m'ont permis d'utiliser leurs photos pour illustrer ce mémoire :

Bernard Chaubet
https://www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons/Especes/Pucerons

Patrick Derennes
http://www.galerie-insecte.org/galerie/auteur.php?aut=2047

Pierre Gros
http://www.galerie-insecte.org/galerie/auteur.php?aut=3331

Arnaud Henrard
http://www.galerie-insecte.org/galerie/auteur.php?aut=4913#Araneae

Vincent Mathez
http://mathezvincent.wixsite.com/photos-vm

Andrea Miclet
https://www.flickr.com/photos/7494144@N03/

Glossaire

Lorsque les mots du glossaire sont utilisés pour la première fois dans le texte, ils sont indiqués par une étoile (*).

Appétence : une proie est appétente si elle attire l'araignée et l'amène à la manger facilement (conseil-veto.com)

Auxiliaires : organismes directement ou indirectement avantageux aux plantes ou aux productions végétales, incluant les agents de lutte biologique (FAO, 2007)

Compétition : lutte entre des organismes de la même espèce ou de différentes espèces pour la nourriture, l'espace ou d'autres exigences vitales (Dictionary.com)

Lutte biologique : contrôle d'un ravageur à l'aide d'un organisme antagoniste (parasite, prédateur ou agent pathogène) (INRA, 1996)

Lutte biologique inondative (ou par inondation) : lâcher d'un nombre important d'auxiliaires produits en masse dans le but d'obtenir un effet à court terme (INRA, 1996)

Lutte biologique par conservation de la biodiversité : modifications de l'environnement et/ou des pratiques existantes afin de protéger et favoriser les auxiliaires spécifiques ou autres organismes permettant de réduire l'effet des ravageurs (INRA, 2016).

Prédation : relation entre des animaux qui impliquent qu'un individu capture puis se nourrit d'un autre (Dictionary.com)

Prédation intraguilde : comportement de prédation d'une espèce (appelée prédateur intraguilde) sur une autre (proie intraguilde) qui utilise des ressources similaires aux siennes (proies extraguildes) (Polis *et al.*, 1989)

Réponse fonctionnelle : changement du nombre de proies consommées par un prédateur quand la densité de proies augmente (Holling, 1959)

Réponse numérique : modification de l'abondance d'un prédateurs quand la densité de proies augmente (Holling, 1959)

Voracité : être vorace signifie consommer de grandes quantités de nourriture (Dictionary.com)

Index

CTIFL : Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes
INRA : Institut National de Recherche Agronomique
CEHM : Centre Expérimental Horticole de Marsillargues
IFT : indice de fréquence de traitement
AIC : critère d'Akaike

Table des matières

Introduction 2
1. Contexte 2
2. Cadre de l'étude 4
2.1. Organisme d'accueil 4
2.2. Le projet RéPARe 4
Synthèse bibliographique 6
1. Araignées et lutte biologique par conservation 6
1.1. Des prédateurs généralistes précoces 6
1.2. Particularité des réponses fonctionnelle et numérique des araignées 6
1.3. Comment utiliser ce potentiel ? 8
1.4. Une limite majeure : la prédation intraguilde 8
2. Et la lutte biologique par inondation ? 10
2.1. Est-il envisageable d'élever des araignées ? 10
2.2. Essais de lâchers d'araignées 12
2.3. Limites 12
Matériel et méthode 14
1. Araignées 14
1.1. Mode de chasse 14
1.2. Capture des araignées 14
1.3. Taille des araignées 14
1.4. Effectifs 14
1.5. Alimentation et conditions avant le début de l'expérience 16
1.6. Conditions pendant l'expérience 16
2. Proies 16
2.1. Elevage de carpocapse 16
2.2. Elevage de coccinelles 18
2.3. Elevage de syrphes 18
3. Protocole 18
3.1. Préparation des œufs 18
3.2. Proies testées et observations 18
3.3. Alimentation des araignées 20
3.4. Organisation dans le temps 20
4. Méthodes d'analyse 22

Analyse des données 24
1. Sélection des individus 24
1.1. Différence de comportement entre les différents genres de Salticidae 24
1.2. Différence de comportement lorsque les araignées sont sur le point de mourir 26
1.3. Lésions des œufs de syrphe et de coccinelle après 24 heures 28
2. Résultats 30
2.1. Effets des variables principales 30
2.2. Comparaison de l'appétence des proies pour les araignées étudiées 30
2.3. Comparaison de l'appétence des proies pour chaque genre 30
2.4. Comparaison de la voracité des araignées 34
2.5. Comparaison de la prédation des quatre genres d'araignées sur chacune des proies 34
Discussion 42
1. Principal résultat discuté 42
2. Discussion du protocole expérimental 46
3. Utilisation des araignées en lutte biologique par conservation 48
Conclusion générale 50
Bibliographie 54

Index des tables

Tableau 1 : Utilisation d'araignées en lutte biologique par conservation et par inondation 11
Tableau 2 : Modèles et tests statistiques ayant permis (a) de sélectionner les données et (b) de les analyser 21
Tableau 3 : Effet du genre des araignées sur la consommation des proies (Modèle 2) (uniquement pour les 4 genres de la famille des Salticidae) 23
Tableau 4 : Effet de la mort de l'araignée dans un délai x après le test sur le comportement de prédation de l'araignée durant ce test (Modèle 5) 25
Tableau 5 : Effet de la mort de l'araignée dans un délai x après le test sur le comportement de prédation de l'araignée durant le test pour chaque genre d'araignées (Modèle 6) 25
Tableau 6 : Effets du genre de l'araignée et de la proie sur la consommation de celle-ci (Modèle 7) 29
Tableau 7 : Effets du genre des araignées sur la prédation (Modèle 12 et Modèle 13) 33
Tableau 8 : Comparaison pour chaque genre de la consommation de ravageurs, d'auxiliaires, d'œufs et de larves 39
Tableau 9 : Comparaison des genres d'araignées testées selon leur consommation d'auxiliaires, de ravageurs, d'œufs et de larves 39

Index des figures

Figure 1 : *Dysaphis plantaginea* © INRA, Bernard Chaubet 1
Figure 2 : *Cydia pomonella* © Pierre Gros 1
Figure 3 : *Cheiracanthium mildei* © Vincent Mathez 3
Figure 4 : *Icius* sp. © Vincent Mathez 3
Figure 5 : *Anyphaena accentuata* © Patrick Derennes 3
Figure 6 : *Philodromus* sp. © Arnaud Henrard 3
Figure 7 : *Episyrphus balteatus* © Vincent Mathez 3
Figure 8 : *Adalia bipunctata* © INRA, Bernard Chaubet 3
Figure 9 : Trois types de réponses fonctionnelles (d'après Riechert et Lockley, 1984) 5
Figure 10 : Localisation des différents groupes d'Araneae dans les pommiers selon leur mode de chasse (avec des exemples des espèces principales) (Marc *et al.*, 1999) 7
Figure 11 : Longueur du corps et largeur du céphalothorax des araignées étudiées 13
Figure 12 : Exemple de boîte de pétri (avant le début de l'expérience) 13
Figure 13 : Zone d'expérimentation adaptée pour les araignées nocturnes 15
Figure 14 : Larve de carpocapse en fin de développement (sortie de la pomme) © Pierre Gros 15
Figure 15 : Méthode de capture des syrphes 17
Figure 16 : Déroulement de l'expérience 17
Figure 17 : Comparaison de l'appétence des proies pour les araignées (Modèle 8) 29
Figure 18 : Comparaison de l'appétence des proies pour chaque genre d'araignées (Modèle 9) 31
Figure 19 : Prédation des araignées sur (a) les proies, (b) les œufs et les larves (Modèle 7) 33
Figure 20 : Prédation des araignées sur les œufs de syrphe, coccinelle ou carpocapse (Modèle 12) . 35
Figure 21 : Prédation sur les ravageurs et les auxiliaires (Modèle 7) 35
Figure 22 : Prédation des araignées sur les larves de syrphe, coccinelle ou carpocapse (Modèle 12) 35
Figure 23 : Prédation exercée par 4 genres d'araignées sur le puceron cendré (Modèle 14) 37
Figure 24 : Comparaison de la prédation exercée sur le puceron cendré au début et à la fin de l'expérience, pour chacun des genres d'araignées testés (Modèle 9) 37



Figure 1 : *Dysaphis plantaginea*
© INRA, Bernard Chaubet



Figure 2 : *Cydia pomonella*
© Pierre Gros

Introduction

1. Contexte

Les pommiers sont les arbres fruitiers les plus représentés en France (30% de la surface des vergers) (Agreste, 2013) mais les surfaces récoltées ont beaucoup diminuées (-35% entre 2000 et 2014). En effet les producteurs doivent concilier les exigences des autres acteurs de la filière et un contexte économique difficile (FranceAgriMer, 2012). Ils s'efforcent de maintenir la rentabilité de leur exploitation tout en s'adaptant d'une part aux nouvelles réglementations du gouvernement, qui souhaite une réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires de synthèse, et d'autre part aux attentes de la grande distribution, qui cherche à mettre en rayon des produits sans défaut. Les consommateurs quant à eux, s'interrogent sur l'impact des pesticides sur leur santé (franceTVinfo, 2016). La pomme est sous le feu des projecteurs car il s'agit en France du fruit le plus traité. L'indice de fréquence de traitement (IFT) moyen est très élevé : 35 contre 19,2 au maximum pour les pêches, prunes, abricots et cerises (Agreste, 2012).

Le long laps de temps séparant la floraison de la récolte favorise un IFT élevé (Agreste, 2012). En effet il est nécessaire de maintenir un verger sain pendant une grande période de l'année, d'où la répétition des traitements. En France, les produits phytosanitaires utilisés sont essentiellement destinés à lutter contre les maladies fongiques (IFT = 22,5) comme la tavelure, mais aussi contre les insectes ravageurs (IFT = 9) (Agreste, 2012).

Le puceron cendré *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Homoptera : Aphididae) est l'un des principaux ravageurs du pommier (Figure 1). Les colonies provoquent un fort enroulement des feuilles nuisant à la croissance de l'arbre et les piqûres des fondatrices pendant la floraison peuvent entraîner des déformations sur les fruits. Il cause donc des dégâts importants pouvant même impacter la floraison suivante (INRA, 2015). Un autre insecte, le carpocapse (*Cydia pomonella (L.)* (Lepidoptera : Tortricidae) (Figure 2) est responsable de dégâts sur les fruits. La larve de carpocapse pénètre dans la pomme en la perforant : les fruits piqués peuvent chuter et ne sont pas commercialisables (Benoît *et al.*, 2009).

Les méthodes de contrôle alternatives aux produits phytosanitaires sont limitées pour ces ravageurs. En ce qui concerne le carpocapse, deux solutions sont possibles en agriculture biologique : la confusion sexuelle et la carpovirusine. Mais des résistances sont apparues contre la carpovirusine dès 2005 (INRA, 2014). Contre le puceron cendré, des produits existent (huiles et insecticides naturels) mais leurs substances actives sont des molécules généralistes pouvant impacter les populations d'auxiliaires*. Il existe donc un besoin de méthodes de contrôle durables de ces bioagresseurs.

Les vergers de pommiers sont des cultures pérennes stratifiées, favorables à des méthodes de contrôle comme la lutte biologique par conservation*. Celle-ci privilégie la régulation des ravageurs par l'action de leurs ennemis naturels, dont font partie les araignées. En effet les araignées exercent une prédation* sur les pucerons et le carpocapse (Boreau de Roincé *et al.*, 2013 ; Isaia *et al.*, 2010 Marc, 1993a). Les araignées de la frondaison sont des prédateurs généralistes présents dès le début du printemps dans les vergers (Marc *et al.*, 1999). Elles ont des modes de chasses variés ce qui leur permet d'exercer une prédation sur différents stade de développement de nombreux ravageurs (Marc et Canard, 1997).

Pourtant, le fait même que les araignées soient des prédateurs généralistes peut remettre en cause leur utilité. En effet il est possible qu'elles s'attaquent à des auxiliaires qui consomment aussi des ravageurs, comme les coccinelles (Sloggett, 2010) et les syrphes. Ce phénomène, appelé prédation intraguilde*, doit être mieux évalué afin d'estimer le potentiel des araignées en lutte biologique*.



Figure 3 : *Cheiracanthium mildei*
© Vincent Mathez



Figure 4 : *Icius* sp.
© Vincent Mathez



Figure 5 : *Anyphaena accentuata*
© Patrick Derennes



Figure 6 : *Philodromus* sp.
© Arnaud Henrard



Figure 7 : *Episyrphus balteatus*
© Vincent Mathez



Figure 8 : *Adalia bipunctata*
© INRA, Bernard Chaubet

Au cours de ce stage, les préférences alimentaires de quatre genres d'araignées ont été étudiées : *Anyphaena* (Araneae : Anyphaenidae), *Cheirachantium* (Araneae : Eutichuridae), *Icius* (Araneae : Salticidae) et *Philodromus* (Araneae : Philodromidae) (Figure 3 à Figure 6).

Ces araignées sont présentes en verger de pommiers et en climat méditerranéen (Isaia *et al.*, 2010 ; Mansour, 1987). De plus, il est avéré qu'elles exercent une prédation sur certains ravageurs des vergers de pommiers, notamment le puceron cendré *D. plantaginea* (Boreau de Roincé *et al.*, 2013). Les *Philodromus,* en particulier, sont déjà actives lorsque les œufs de pucerons éclosent (Ricard *et al.*, 2012). Cependant ces araignées sont aussi soupçonnées de consommer des auxiliaires.

Quelle prédation ces araignées exercent-elles sur deux ravageurs du pommier, le carpocapse et le puceron cendré ? Quelle prédation exercent-elles sur la coccinelle *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) (Figure 8) et les syrphes (Figure 7) ?

Pour répondre à ces problématiques, une expérience en laboratoire a été mise en place, au cours de laquelle la prédation des araignées sur ces ravageurs et auxiliaires a été testée en boîte de pétri.

En parallèle, les contenus stomacaux d'araignées capturées dans un verger sans traitement insecticides ont été analysés par PCR. L'objectif de ces tests était de détecter la prédation in situ de ces ravageurs et auxiliaires.

Seule l'expérience de prédation en laboratoire est détaillée dans ce rapport.

Tout d'abord, une synthèse bibliographique présentera l'utilisation des araignées en agriculture. Puis le matériel et méthode de l'expérience sera expliqué. Suivra la présentation des résultats obtenus, qui seront ensuite discutés.

2. Cadre de l'étude

2.1. Organisme d'accueil

Le Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes (CTIFL) a pour objectif d'aider au développement de la filière fruits et légumes. Son organisation comprend une direction scientifique et technique qui se penche sur des problématiques de production, de qualité, d'environnement et de certification. D'autres départements s'occupent de la formation, des aspects économiques de la filière, des systèmes d'informations et de la gestion des bases de données. Le Centre travaille en coordination avec d'autres organismes de recherche et d'expérimentation, comme l'Institut National de Recherche Agronomique (INRA).

2.2. Le projet RéPARe

Le projet RéPARe (Régulation Par les Araignées des Ravageurs en verger de pommiers) s'intéresse à l'écologie des araignées afin d'apporter des recommandations pour la gestion sanitaire et l'aménagement des parcelles. L'évaluation du rôle de prédation des araignées se centre sur deux ravageurs majeurs en verger de pommiers : le puceron cendré (*D. plantaginea*) et le carpocapse du pommier (*C. pomonella*).

Ce projet est porté par l'INRA d'Avignon (Pierre FRANCK) et le CTIFL de Balandran (Jean-Michel Ricard). Le projet RéPARe implique aussi d'autres collaborateurs comme le Centre Expérimental Horticole de Marsillargues (CEHM) et la station expérimentale La Morinière.

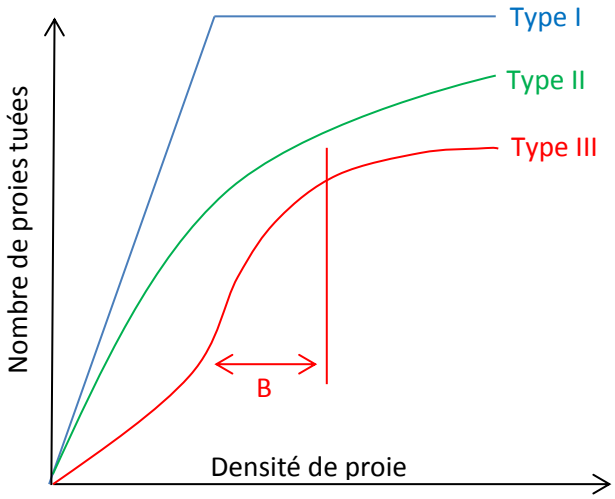


Figure 9 : Trois types de réponses fonctionnelles (d'après Riechert et Lockley, 1984)

Type I : le nombre de proies tuées est proportionnel à la densité de proie puis atteint un seuil

Type II : le nombre de proies tuées atteint le seuil pour des densités de proies plus élevées que le Type I (A) ; cela peut être dû au temps nécessaire au prédateur pour capturer/consommer la proie. Exemple : *Cheiracanthium mildei* (Mansour *et al.*, 1980)

Type III : le nombre de proies tuées augmente plus vite que la densité de proie, pour certaines densités de proies (B).

Synthèse bibliographique

Cette synthèse bibliographique vise à positionner le mémoire dans son cadre agronomique. Elle traitera donc de l'utilisation des araignées en protection des cultures. Celles-ci sont surtout étudiées pour leur potentiel en lutte biologique par conservation, mais la possibilité d'utiliser les araignées en lutte biologique par inondation* sera aussi évoquée.

1. Araignées et lutte biologique par conservation

La lutte biologique a pour but de contrôler un ravageur à l'aide d'un organisme antagonisme (parasite, prédateur ou agent pathogène) (INRA, 1996). En particulier, la lutte biologique par conservation de la biodiversité consiste à modifier l'environnement, les pratiques existantes afin de protéger et favoriser les auxiliaires (Gurr *et al.*, 2004 ; Landis *et al.*, 2000). Les vergers de pommiers sont des cultures pérennes stratifiées particulièrement favorables à ce mode de lutte biologique.

1.1. Des prédateurs généralistes précoces

Les araignées ont des particularités intéressantes pour la lutte biologique par conservation. Tout d'abord ce sont des prédateurs généralistes, ce qui leur permet de se maintenir lorsque le ravageur n'est plus présent et d'exercer une prédation avant l'apparition des dégâts (Boreau de Roincé *et al.*, 2010 ; Pekár *et al.*, 2015). De plus les araignées pourraient être intéressantes en lutte biologique car elles exercent une prédation sur de nombreux ravageurs : les pucerons (Boreau de Roincé *et al.*, 2013), le carpocapse (Isaia *et al.*, 2010), mais aussi des ravageurs moins connus qui pourraient prendre de l'importance si l'utilisation d'insecticides diminue, par exemple les tordeuses (Mansour *et al.*, 1981 ; Marc, 1993b ; Pérez-Guerrero *et al.*, 2013). D'autres part, les araignées peuvent être très résistantes au froid (Korenko *et al.*, 2010 ; Marc *et al.*, 1999). Certaines sont actives dès le début du printemps (Marc *et al.*, 1999) : elles peuvent donc exercer une prédation sur les ravageurs dès leur apparition. C'est notamment à cette période que sont présentes dans les vergers les fondatrices des colonies de pucerons cendrés (*D. plantaginea*). En se multipliant par parthénogénèse, une fondatrice forme une colonie qui peut atteindre des centaines de pucerons. D'où l'importance de la prédation à ce stade ; une prédation même faible peut avoir un grand impact sur le développement des colonies de pucerons.

1.2. Particularité des réponses fonctionnelle et numérique des araignées

Les araignées ont d'autres caractéristiques intéressantes pour la lutte biologique par conservation qui tiennent à la manière dont leur comportement de prédation et leur abondance évoluent. Holling a décrit en 1959 comment la densité de proie peut influencer d'une part la façon dont les proies sont consommées par un prédateur et d'autre part l'abondance de ce prédateur. Il s'agit de la réponse fonctionnelle* et de la réponse numérique* de ce prédateur à la densité de proie. Les trois types de réponses fonctionnelles décrites par Holling (Figure 9) montrent la capacité du prédateur à augmenter sa consommation de proies lorsque la densité de celle-ci augmente. La réponse numérique elle, implique une augmentation du nombre d'individus lorsque la densité de proie augmente. Ces deux informations permettent d'évaluer le potentiel de régulation d'un prédateur sur un ravageur.

La réponse numérique peut être causée par un phénomène d'agrégation (le prédateur se déplace dans les zones aux densités de proies élevées) ou une augmentation de la reproduction. Cette dernière serait liée à une meilleure alimentation, à une dépense d'énergie moindre pour se nourrir (Riechert et Lockley, 1984) et à une augmentation des chances de reproduction des mâles (Hebets *et al.*, 2008). Les araignées expriment ces deux aspects de la réponse numérique. Elles sont capables de se déplacer dans les zones ou leurs proies sont abondantes et se reproduisent plus lorsque la densité de proie augmente (Riechert et Lockley, 1984). Cependant, elles ont un cycle annuel plus long que celui de la plupart de leurs proies, ce qui limite l'impact de l'augmentation de la reproduction (Riechert et Lockley, 1984).

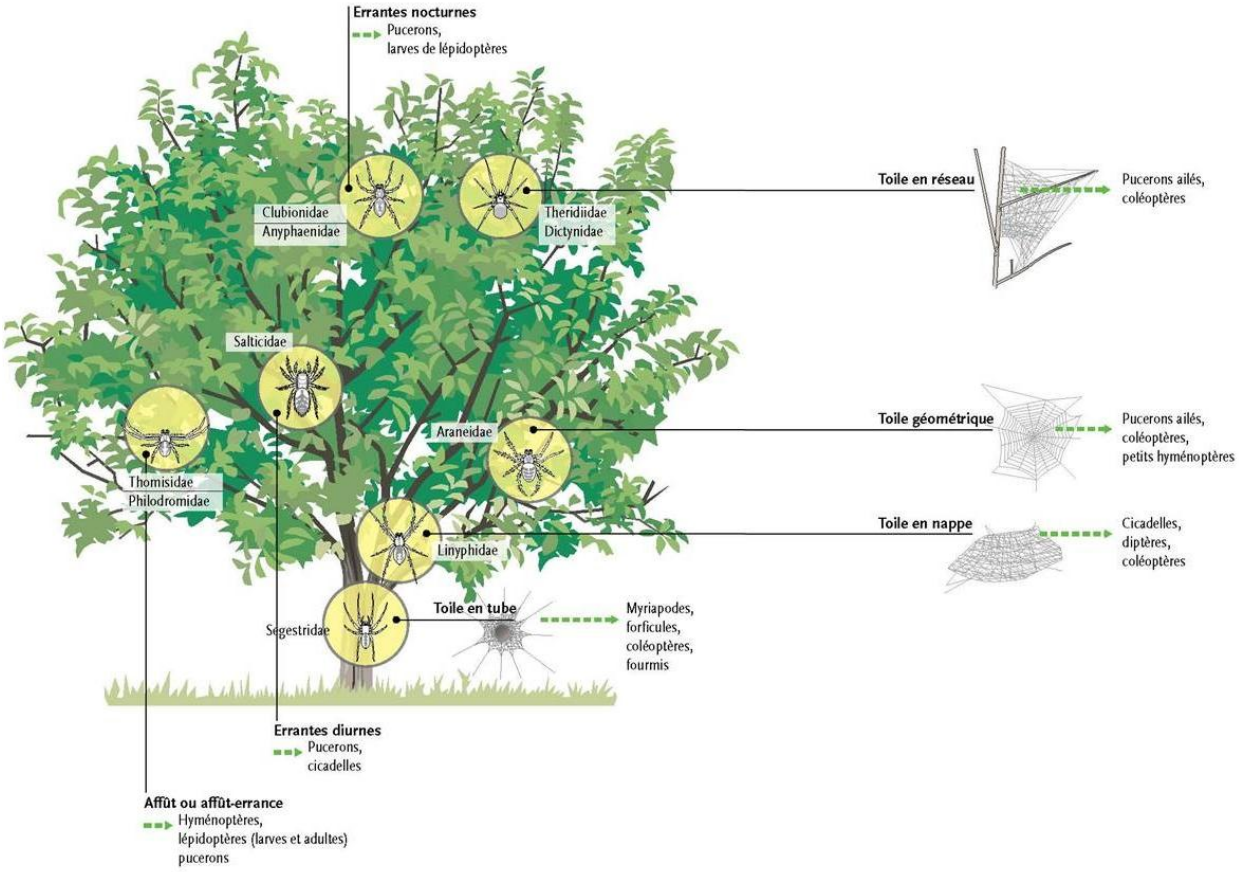


Figure 10 : Localisation des différents groupes d'Araneae dans les pommiers selon leur mode de chasse (avec des exemples des espèces principales) (Marc *et al.*, 1999)

La réponse fonctionnelle (Figure 9) peut être rapide mais elle est limitée : la prédation augmente avec la densité de proie puis atteint un plateau. Celui-ci peut être dû à une saturation nutritionnelle, ou bien au temps nécessaire à la capture et à la consommation de la proie (Riechert et Lockley, 1984). Chez les araignées, ce plateau est haut car elles tuent plus de proies qu'elles n'en consomment (Kajak, 1978). Cela pourrait être lié à leur mode d'alimentation : l'exodigestion. En effet l'araignée mord d'abord pour injecter du venin. Le temps que celui-ci fasse effet, elle peut chercher une autre proie (Riechert et Lockley, 1984).

Certaines caractéristiques des araignées sont donc en faveur de réponses numériques et fonctionnelles intéressantes en lutte biologique.

1.3. Comment utiliser ce potentiel ?

Bien qu'il s'agisse d'un groupe polyphage, il se pourrait que les araignées soient relativement spécialisées. En effet, leur localisation dans l'arbre et leur mode de chasse influence leur régime alimentaire (Marc *et al.*, 1999) (Figure 10). Favoriser la diversité des araignées pourrait donc permettre d'élargir la palette des ravageurs consommés, mais aussi d'exercer un contrôle à différents stades de développement des ravageurs (Marc et Canard, 1997).

Par exemple, le carpocapse pond ses œufs dans les pommiers, qui éclosent en larves appelés « néonates » (0.5 x 3 mm). Celles-ci rampent sur les feuilles et pénètrent rapidement dans les pommes. Elles se développent dans le fruit jusqu'à atteindre le stade L5 (5 x 20 mm) (Audemard, 1976). Quand les larves L5 sortent des pommes, elles sont de nouveau vulnérables. Trois stades de développement du carpocapse pourraient donc être consommés par les araignées. Cependant, des œufs et des larves de carpocapse en fin de développement sont des proies de taille très différentes et les araignées consomment de préférence des proies mesurant 50 à 80% de leur taille (Nentwig et Wissel, 1986). Favoriser la présence d'araignées de tailles différentes pourrait donc être un atout pour limiter le développement du carpocapse en verger de pommiers.

Au Japon, des chercheurs sont parvenus à atteindre des niveaux de population d'araignées élevés dans des rizières durant une période où les proies étaient peu présentes (Kobayashi, 1975). Pour cela, ils ont fourni aux araignées une proie alternative : *Drosophila melanogaster.* Trois facteurs clés ont été identifiés : l'agrégation des araignées, l'augmentation de fécondité grâce à l'apport de nourriture, et enfin la diminution de mortalité. Cependant, même si les araignées étaient plus nombreuses en présence de *Drosophila*, cette différence n'a pas suffi à réduire significativement les populations de ravageurs. Ils évoquent la possibilité de répéter cette méthode sur plusieurs années.

Plusieurs leviers peuvent être mis en jeu pour utiliser le potentiel des araignées. Il est par exemple envisageable de modifier les pratiques phytosanitaires : éviter de traiter durant les périodes de dispersion des juvéniles, ne pas utiliser de produits toxiques pour les araignées… En parallèle, il serait intéressant de trouver des méthodes pour favoriser les araignées en jouant sur l'environnement, les proies alternatives ou encore la structure des habitats. Cela peut passer par la mise en place de zones refuges avec des plantes attirant des proies alternatives des araignées, de bandes enherbées (Wyss, 1996 ; Wyss *et al.*, 1995), ou bien la construction d'abris (Isaia *et al.*, 2010; Riechert et Lockley, 1984).

1.4. Une limite majeure : la prédation intraguilde

La prédation intraguilde est le comportement de prédation d'une espèce (appelée prédateur intraguilde) sur une autre (proie intraguilde) qui utilise des ressources similaires aux siennes (proies extraguildes). La proie et le prédateur intraguilde sont donc de potentiels compétiteurs (Polis *et al.*, 1989). Par exemple, les araignées et les coccinelles consomment une même ressource : les pucerons (proie extraguilde). Si les araignées consomment les coccinelles, il s'agit de prédation intraguilde. Dans cet exemple, l'araignée est le prédateur intraguilde et la coccinelle est la proie intraguilde.

La proie intraguilde n'est pas forcément consommée par le prédateur intraguilde, plusieurs cas existent. La proie peut être tuée puis mangée (prédation intraguilde au sens strict), tuée mais pas consommée, ou bien elle peut même ne pas être tuée. Dans ce dernier cas, la prédation a des effets sublétaux négatifs pour la proie intraguilde (Lucas, 2005).

Le contrôle des ravageurs par les auxiliaires peut-il être remis en cause du fait de la prédation intraguilde ? Les études à long terme et les observations ne permettent pas d'obtenir les mêmes résultats.

Les modélisations à long terme auraient tendance à montrer que la prédation intraguilde n'a pas systématiquement pour conséquence une augmentation des populations de ravageurs (Janssen *et al.*, 2006 ; Rosenheim et Harmon, 2006). Mais ces modèles s'intéressent à des équilibres à long terme et ceux-ci ne peuvent être atteints qu'à une condition : la proie intraguilde doit être plus compétitive pour la ressource que le prédateur intraguilde. Sinon, la proie intraguilde subit la prédation du prédateur intraguilde avec qui elle est de plus en compétition* pour s'alimenter (Rosenheim et Harmon, 2006) : elle disparaît.

En revanche, dans le cas des observations à court terme, il est possible d'étudier des situations dans lesquelles l'équilibre n'est pas atteint. La proie intraguilde peut donc être présente dans le complexe de prédateurs sans être un meilleur compétiteur que le prédateur intraguilde.

Afin d'envisager une régulation à long terme de ravageurs par les araignées, il faudrait donc s'assurer que la prédation intraguilde soit limitée et que lorsqu'elle survient, la proie intraguilde soit plus compétitive pour la ressource que les araignées. Par exemple pour les araignées et les coccinelles : il faudrait que les coccinelles soient plus compétitives que les araignées pour les pucerons.

On peut remarquer que le cannibalisme est un cas particulier de la prédation intraguilde qui existe chez les araignées, mais aussi chez les coccinelles. En effet le cannibalisme est fréquent entre les larves de coccinelle. Celui-ci pourrait augmenter les chances de survie et la vitesse de développement des coccinelles (Michaud, 2003).

Il est possible de limiter la prédation intraguilde et le cannibalisme entre les araignées en aménageant le milieu. Augmenter la complexité de l'habitat permet par exemple de créer des refuges pour la proie intraguilde et donc d'augmenter la prédation sur le ravageur (Finke et Denno, 2006). D'autre part, l'hétérogénéité spatiale (Korenko *et al.*, 2010) peut défavoriser les comportements de cannibalisme. En effet si les araignées chassent dans des habitats différents, les risques de rencontre diminueront.

2. Et la lutte biologique par inondation ?

La lutte biologique inondative consiste à lâcher dans une culture l'antagoniste d'un ravageur multiplié en masse (INRA, 1996). Les araignées pourraient être intéressantes pour cette méthode car elle sont susceptibles de pouvoir réguler les populations de pucerons (Boreau de Roincé *et al.*, 2013) ; il serait notamment possible d'effectuer des lâchers précoces contre les fondatrices des foyers de pucerons. De nombreuses espèces sont présentes en France (1620 d'après Delfosse, 2005), ce qui rendrait possible de chercher des solutions de protection des plantes avec des espèces indigènes. Cependant, il convient de bien connaître les espèces présentes dans les vergers pour identifier les plus efficaces. Toutes n'auront pas le même impact sur un ravageur.

2.1. Est-il envisageable d'élever des araignées ?

Il n'est pas possible à ce jour d'obtenir un grand nombre d'araignées en laboratoire, bien que certains travaux soient encourageants. Des chercheurs sont parvenus à élever des araignées (*Cheiracanthium inclusum*) sur des œufs de lépidoptères (Pfannenstiel, 2008). Ils n'ont pas observé de mortalité chez les araignées. Il semblerait donc que même si le régime des araignées implique plusieurs proies, une seule proie de bonne qualité pourrait suffire à les élever.

Tableau 1 : Utilisation d'araignées en lutte biologique par conservation et par inondation

			Lutte biologique	
			par conservation	par inondation
Potentiel des araignées	Réponse fonctionnelle	Les araignées tuent plus de proies qu'elles n'en consomment	Avantages Intéressant pour réduire les populations de ravageurs à court terme	
	Réponse numérique	Agrégation (court terme)		
		Augmentation de la reproduction (long terme)	Avantage Si les pullulations apparaissent régulièrement, les effectifs d'araignées seront plus importants à la seconde pullulation	Intérêt limité La lutte biologique par inondation est une solution à court terme
Prédateur généraliste	Prédation de différents ravageurs		Avantage Utilisation en préventif contre un cortège de ravageurs	Intérêt limité La lutte biologique par inondation est utilisée en curatif contre un ravageur déterminé
	Prédation intraguilde		Inconvénient Peuvent consommer des auxiliaires	Inconvénient Lâcher d'un grand nombre d'individus susceptibles de consommer des auxiliaires
Conditions pour une application dans les vergers	Modifications de l'itinéraire technique en faveur des araignées		Limite Éviter ou adapter les pratiques qui leur sont défavorables	Limite Uniquement durant la période du lâcher
	Difficultés techniques		Limite Trouver des méthodes pour favoriser une communauté d'araignées régulant les ravageurs	Limite Trouver des méthodes de production industrielle des araignées

2.2. Essais de lâchers d'araignées

En Chine, les araignées seraient utilisées depuis 2000 ans (Marc *et al.*, 1999). Une des méthodes utilisées serait de capturer des araignées là où elles sont abondantes puis de les relâcher ailleurs en fonction des besoins, ce qui aurait permis de réduire de 50-60% l'utilisation de pesticides (Riechert et Lockley, 1984).

2.3. Limites

Les vergers sont des milieux ouverts, moins propices à la lutte biologique que des milieux fermés comme les serres : les araignées peuvent se déplacer librement et quitter la culture. De plus pour être utilisé en lutte biologique inondative, un arthropode doit avant tout pouvoir être produit en masse à des fins commerciales, ce qui n'a encore jamais été réalisé pour les araignées. Il est de plus important que chaque individu consomme un grand nombre de proies afin de limiter le nombre d'individus à relâcher. Cependant des essais ont déjà été réalisés avec d'autres arthropodes et certains se sont révélés fructueux. Des lâchers de coccinelles et de chrysopes ont permis de réduire significativement le nombre de pucerons en verger de pommiers (Hagley, 1989 ; Wyss *et al.*, 1999). Cependant, bien que les dégâts soient plus faibles, il conviendrait de s'intéresser aussi aux dommages (réduction des pertes financière dues au ravageur).

L'utilisation d'auxiliaires peut aussi représenter une contrainte importante pour l'agriculteur : les pratiques doivent être adaptées pour limiter la mortalité des araignées. De plus les conséquences d'un lâcher doivent être vérifiées. Les araignées sont des prédateurs généralistes qui pourraient consommer d'autres espèces que le ravageur visé. Quelles conséquences aurait un lâcher d'araignées pour les autres auxiliaires ? Une prédation intraguilde importante remettrait en cause l'utilisation d'araignées en lutte biologique inondative.

Conclusion

Un bilan des avantages, inconvénients et limites de l'utilisation des araignées en lutte biologique par conservation et par inondation est présenté dans le Tableau 1.

En effet, si les réponses fonctionnelles et numériques des araignées semblent propices à ces deux méthodes, la lutte biologique inondative présente des limites importantes. Les araignées étant des prédateurs généralistes, il n'est pas possible de cibler un ravageur ; de plus l'introduction d'un grand nombre d'individus pourrait avoir des effets négatifs sur les autres auxiliaires (prédation intraguilde). Par ailleurs, selon l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible d'élever des araignées en masse.

Pour développer la lutte biologique par conservation, il faudrait pouvoir augmenter les effectifs d'araignées dans le verger. Le risque de prédation intraguilde est là aussi présent et pourrait compromettre l'utilité de la méthode.

Il parait donc primordial de mieux comprendre la prédation intraguilde afin d'estimer le potentiel des araignées en lutte biologique par conservation et par inondation.

Dans ce mémoire, quatre genres d'araignées ont été étudiées. Leur comportement de prédation a été observé pour deux ravageurs (dont les pucerons) et deux auxiliaires (prédateurs de pucerons) présents en verger de pommiers. Pour cela des araignées capturées en vergers ont été soumises à des tests de prédation en laboratoire.

Genre	Effectifs	Longueur du corps (mm)		Largeur du céphalothorax (mm)	
		Moyenne	sd	Moyenne	sd
Anyphaena	120	6,3	0,62	1,3	0,44
Cheiracanthium	119	6,4	0,66	1,4	0,41
Icius	88	5,2	0,71	1,3	0,47
Philodromus	90	3,1	0,31	1	0,10

sd : écart type de Pearson

Figure 11 : Longueur du corps et largeur du céphalothorax des araignées étudiées

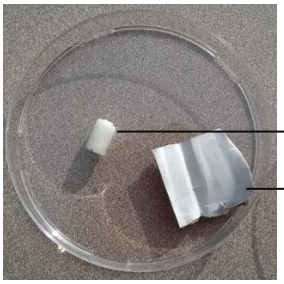


Figure 12 : Exemple de boîte de pétri (avant le début de l'expérience)

Matériel et méthode

Les araignées ont toutes été capturées dans des vergers de pommiers, à différentes périodes de l'année. Afin d'avoir à disposition toutes les proies à différents stades pendant trois mois, des élevages ont été mis en place.

1. Araignées

1.1. Mode de chasse

Les quatre taxons d'araignées étudiés ont des modes de chasse différents. Deux d'entre elles chassent la nuit (*Anyphaena accentuata* et *Cheiracanthium mildei*) et deux le jour (*Philodromus* spp. et *Icius* spp.) Par la suite, les araignées seront nommées selon leur nom de genre.

Les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* chassent à courre alors que les *Icius* chassent à l'affût (Marc *et al.*, 1999). *Philodromus* est généralement aussi considérée comme chassant à l'affût mais nos observations dans le verger et une publication suggèrent que cette araignée chasse à courre (elle se déplace pour trouver ses proies) (Uetz *et al.*, 1999).

Ces différents modes de chasse laissent penser qu'elles ne consomment pas les mêmes types de proies (Marc et Canard, 1997).

1.2. Capture des araignées

Les *Anyphaena* ont été capturées dans le verger d'un producteur de Mollégès (proche de l'INRA d'Avignon), de janvier à mars 2016, à l'aide de bandes pièges placées autour des branches. La plupart des *Cheiracanthium* (70 %) a été capturée par bandes pièges autour des troncs dans 25 vergers de producteurs autour de Mollégès (octobre 2015). Les autres *Cheiracanthium* (30%) ont été capturées par bandes pièges dans un verger du CTIFL de Balandran (fin mars à avril 2016). Les *Icius* et *Philodromus* ont été capturées par bandes pièges et frappage entre mars et avril dans un verger du CTIFL.

1.3. Taille des araignées

Il est possible que la taille des araignées influence leur comportement de prédation. La Figure 11 présente la longueur moyenne du corps des araignées et la largeur de leur céphalothorax. Pour un genre d'araignée donné, la largeur du céphalothorax et la longueur du corps variaient peu (sd < 0,66). Les différences de taille peuvent s'expliquer par l'âge de l'individu, son sexe et son statut nutritionnel. Les *Anyphaena* et *Cheiracanthium* sont des araignées plus grand gabarit que les *Icius* et les *Philodromus*. En effet la médiane de la longueur du corps pour les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* testées est de 6mm alors que la longueur du corps ne dépasse jamais 4 et 6mm respectivement pour les *Philodromus* et les *Icius*.

1.4. Effectifs

Durant l'expérience, 120 *Anyphaena*, 120 *Cheiracanthium*, 120 *Philodromus* et 98 *Icius* ont été testées. Trop peu d'*Icius* ont été capturées, c'est pourquoi 21 araignées de genres appartenant aussi à la famille des Salticidae ont été ajoutées (12 *Heliophanus,* 8 *Pseudicius* et 1 *Carrhotus*).

Les 480 araignées ont été organisées en groupe de 60. Un groupe contient soit des araignées nocturnes, soit des araignées diurnes. Les effectifs ont été également répartis entre les deux espèces concernées. Par exemple, le groupe 1 rassemblait 30 *Anyphanea* et 30 *Cheiracanthium* qui sont des araignées nocturnes. Le groupe 2 rassemblait 30 *Philodromus* et 30 *Icius* qui sont diurnes. Les araignées étaient ainsi réparties dans 8 groupes.



Figure 13 : Zone d'expérimentation adaptée pour les araignées nocturnes



Figure 14 : Larve de carpocapse en fin de développement (sortie de la pomme)
© Pierre Gros

1.5. Alimentation et conditions avant le début de l'expérience

Les araignées capturées avant l'hiver ont été conservées jusqu'en mars à température extérieure. Chaque araignée se trouvait dans une boîte de pétri avec un morceau de carton servant d'abri, retiré au début de l'expérience. L'environnement était maintenu humide avec des cotons trempés dans l'eau (Figure 12). Les caisses dans lesquelles étaient placées les boîtes de pétri renfermaient aussi des tubes (sans bouchon) remplis de cotons humides. En effet, l'hygrométrie est un facteur essentiel de la survie des individus en captivité.

Les araignées étaient alimentées tous les mois avec des pucerons (*Aphis fabae* et *Myzus persicae*) (Homoptera : Aphididae) ou des œufs d'*Ephestia kuehniella* (Lepidoptera : Pyralidae).

À partir de mi-mars, les araignées ont été placées dans une pièce à 17°C. Des pucerons leur étaient donnés une fois par semaine. Il s'agissait de pucerons autres que *D. plantaginea* (utilisé pendant l'expérience).

Les araignées avaient toujours dans leur boîte de pétri un coton humidifié changé à chaque fois qu'elles étaient alimentées.

1.6. Conditions pendant l'expérience

Les araignées ont été soumises à une température de 23 °C et à une photopériode 12:12 à partir du 6 avril. L'expérience a débuté le 8 avril pour le premier groupe. Les araignées diurnes étaient placées à la lumière entre 8h et 20h. Les araignées nocturnes étaient en photopériode inversée avec le jour de 20h à 8h et la nuit de 8h à 20h. Cette organisation nous a permis de tester les araignées nocturnes et diurnes pendant leur période d'activité.

2. Proies

2.1. Elevage de carpocapse

Trois stades de développement du carpocapse ont été testés : des œufs, des larves néonates, et des larves en fin de développement. Les larves néonates sont les larves qui sortent des œufs et pénètrent dans les pommes. Il s'agit d'un stade baladeur, c'est-à-dire que les larves se déplacent et sont exposées à la prédation. Ces larves mesurent environ 1 millimètre de long. Les larves en fin de développement (stade L5) (Figure 14) sortent de la pomme pour chercher un abri, se transformer en chrysalides puis en papillons. Elles sont plus larges et plus longues (4 x 10-20mm). Parmi les larves proposées aux araignées lors de l'expérience, 330 mesuraient 10 mm et 149 mesuraient environ 20 mm de long (stade L3 à L5).

L'élevage de carpocapse de l'INRA d'Avignon (unité PSH) a fourni des feuilles de ponte : les papillons pondent leurs œufs sur des feuilles de papiers sulfurisés.

Environ 10 jours après la ponte (à 23°C), les œufs éclosent et des larves néonates en sortent. Des cotons humidifiés sont placés autour des feuilles afin que les larves ne sèchent pas. Les larves néonates proposées aux araignées au cours de l'expérience venaient tout juste d'éclore (quelques heures) et étaient actives.

Afin d'obtenir des larves en fin de développement, une partie des larves néonates a été déposée dans un milieu (*Stonefly Heliothis diet* de la société Ward's) pendant 2 semaines à 23°C. Chaque larve se trouvait donc dans le puits d'une micro-plaque de marque Sterling® (96 puits) qui contenait assez d'aliments pour son développement. Ces larves étaient sorties du milieu le jour du test de prédation.

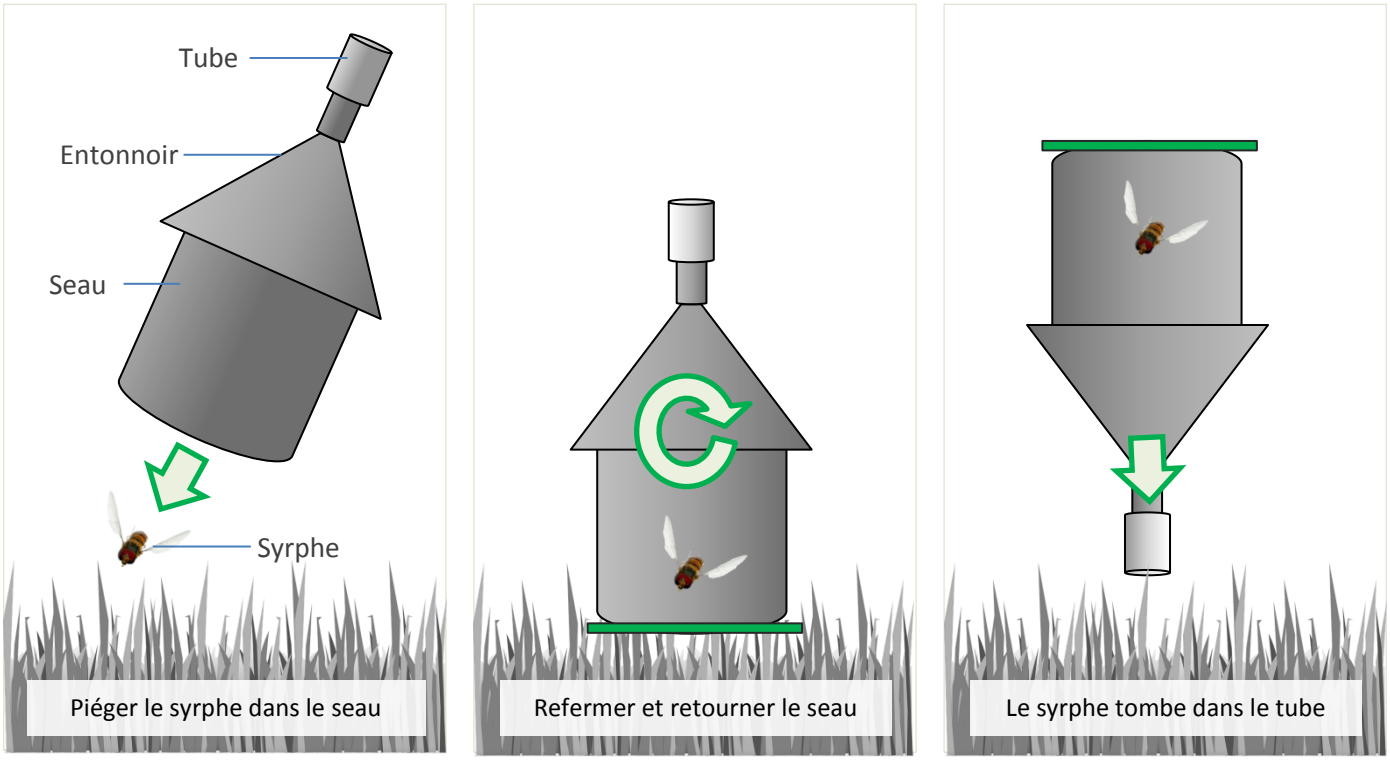


Figure 15 : Méthode de capture des syrphes
(Production personnelle)

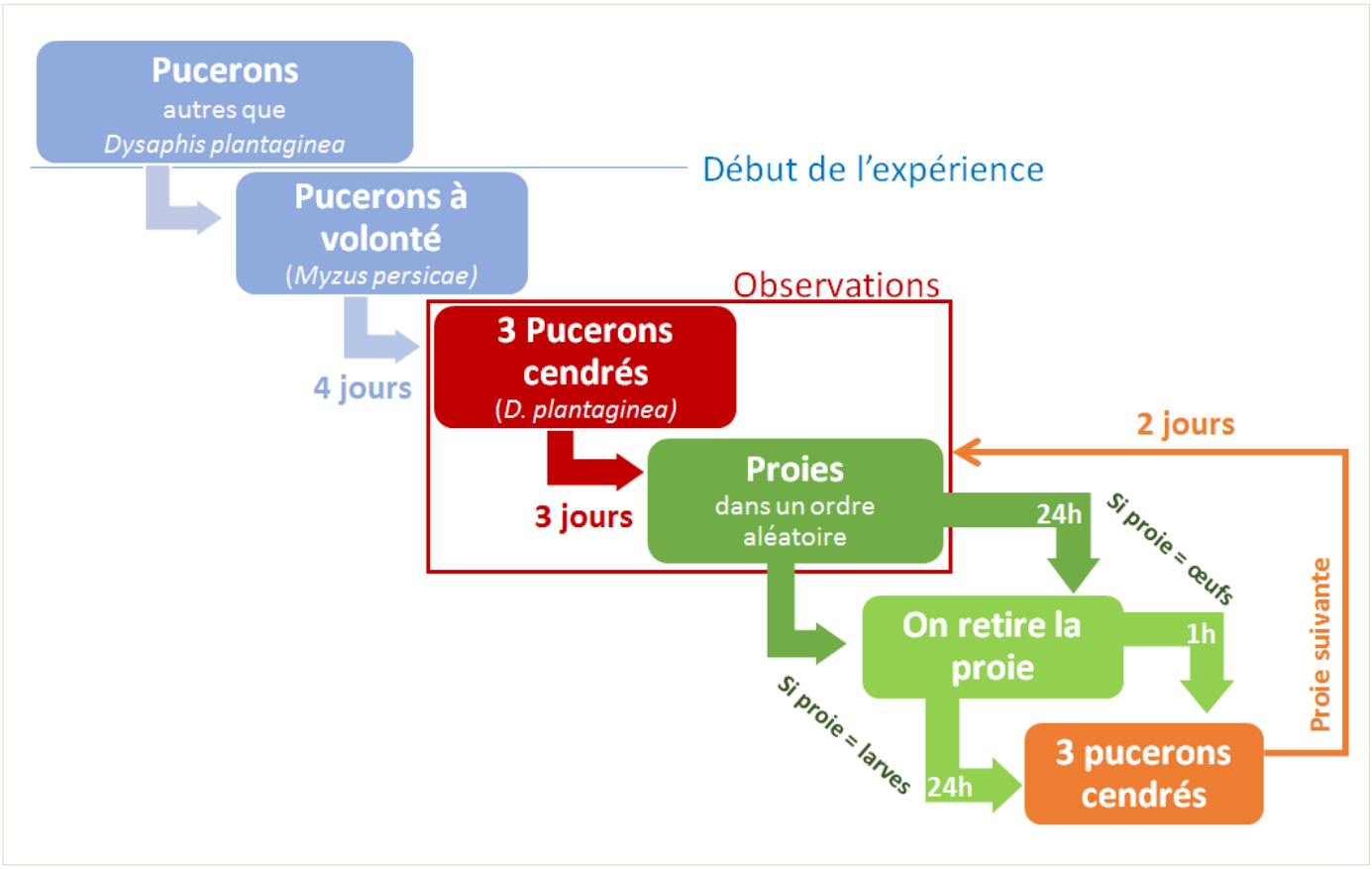


Figure 16 : Déroulement de l'expérience

2.2. Elevage de coccinelles

Les coccinelles (*A. bipunctata*) ont initialement été fournies par Biotop. Durant le transport, elles pouvaient consommer des œufs d'*Ephestia kuehniella* (à volonté). Elles ont ensuite été nourries avec des pucerons (*D. plantaginea*, *Myzus persicae*, et exceptionnellement *Myzus cerasi*).

Les boîtes étaient aérées (présence de grillage sur le couvercle) et contenaient des bandes de papier pliées en accordéon sur lesquelles les coccinelles pondaient. Les œufs étaient récupérés pour être soit utilisés lors des expériences, soit mis à part dans des boîtes jusqu'à leur éclosion. Ensuite, les larves étaient isolées, placées séparément dans des piluliers et nourries deux fois par semaine avec des pucerons. A la fin de l'expérience, lorsque les besoins en larves étaient moins importants, une autre méthode a été utilisée : les pontes étaient déposées dans une même boîte et les larves étaient donc nourries simultanément. Ce procédé augmente la mortalité du fait du cannibalisme mais évite d'avoir à nourrir individuellement chaque larve. Environ la moitié des larves de coccinelles utilisées étaient longues de 3 millimètres. L'autre moitié des larves pouvait mesurer entre 4 et 7 mm (stade L2 à L3).

2.3. Elevage de syrphes

Les syrphes ont été capturés dans les vergers du CTIFL et de l'INRA selon la méthode présentée dans la Figure 15, puis répartis dans des cages en fonction de leur genre : *Episyrphus*, *Syrphus*, *Melanostoma* et *Sphaerophoria* (Diptera: Syrphidae). Fin mars, certains individus capturés étaient gravides, ce qui a rapidement permis d'obtenir des œufs et des larves. Dans les cages se trouvaient des cotons humidifiés, du pollen, un carré de sucre et parfois de la phacélie pour l'alimentation des syrphes adultes. Ceux-ci pondaient sur des plants de poivrons infestés par des colonies du puceron *Myzus persicae* ou des plants de melons infestés d'*Aphis gossypii*. Afin de stimuler la ponte, les plants étaient parfois retirés des cages quelques heures puis replacés.

La grande majorité des larves utilisées (80%) étaient des larves de *Syrphus ribesii* ou d'*Episyrphus balteatus*. Les autres étaient des larves de *Melanostoma* (5%) ou d'autres espèces (15%). Elles mesuraient de 1 à 2 mm de large et environ 10mm de long.

3. Protocole

3.1. Préparation des œufs

Les œufs de carpocapse, une fois pondus sur les feuilles de ponte, ne peuvent être déplacés. Les feuilles ont donc été découpées afin d'obtenir des papiers d'environ 2 x 2 cm sur lesquels se trouvaient 3 œufs.

Les œufs de coccinelles et de syrphe ont aussi été déposés par groupe de trois, au pinceau, sur des morceaux de feuille de ponte vierge, de tailles équivalentes, avant d'être proposés aux araignées.

3.2. Proies testées et observations

Chaque araignée a été testée sur 8 proies différentes :

- 3 pucerons cendrés du pommier (*D. plantaginea*)
- 3 œufs de carpocapse
- une larve de carpocapse néonate
- une larve de carpocapse en fin de développement
- 3 œufs de coccinelle
- une larve de coccinelle
- 3 œufs de syrphe
- une larve de syrphe

La prédation sur le puceron cendré a été observée au début et à la fin de l'expérience. Toutes les autres proies ont été proposées dans un ordre aléatoire, à raison de 2 proies par semaine (Figure 16). Il a été vérifié que pour les proies distribuées dans un ordre aléatoire, l'ordre n'avait pas d'effet sur le comportement de prédation.

Une fois mise en présence de sa proie, l'araignée était observée toutes les 10 minutes pendant environ 10 secondes. Une heure plus tard, la proie était retirée de la boîte de pétri s'il s'agissait d'une larve. S'il s'agissait d'œufs, la proie était laissée jusqu'au lendemain afin d'observer la prédation sur les œufs non seulement après 1h, mais aussi après 24h de mise en présence (Figure 16).

Par la suite, il sera écrit que les araignées ont « plus souvent » consommé une proie A qu'une proie B si le pourcentage d'individus testés ayant consommé la proie A est plus important que le pourcentage d'individus testés ayant consommé la proie B à la fin du test (1h ou 24h).

3.3. Alimentation des araignées

Avant l'expérience

Les araignées étaient nourries avec des pucerons autres que *D. plantaginea*. Quelques jours avant le début de l'expérience (4 jours en moyenne), elles ont pu consommer des pucerons verts du pêcher (*Myzus persicae*) en abondance (plusieurs dizaines d'individus).

Alimentation pendant l'expérience

L'expérience durait plus d'un mois, mais le protocole visait à assurer un état de satiété identique au moment de chaque test, que les proies testées précédemment aient été consommées ou non. Pour cela les araignées étaient nourries avec 3 pucerons (*D. plantaginea*) le lendemain de chaque test (donc 2 fois par semaine). Les cotons étaient humidifiés le jour du test et le jour de la distribution de pucerons soit 4 fois par semaine.

3.4. Organisation dans le temps

Les tests de prédation des 8 groupes d'araignées ont été échelonnés dans le temps. Les groupes ont débuté entre le 8 avril et le 17 mai. Chaque groupe était testé sur 2 proies par semaine : le lundi et le jeudi, ou bien le mardi et le vendredi. Les pucerons (*D. plantaginea*) étaient distribués le lendemain du test. Pour un groupe donné, les proies ont donc été testées sur une période d'environ 4 semaines.

Tableau 2 : Modèles et tests statistiques ayant permis (a) de sélectionner les données et (b) de les analyser

La variable indiqué en gras dans la colonne « Modèles » est la variable étudiée pour répondre à la question. Si une comparaison par paire (glht) a été réalisée, alors ce sont les modalités de la variable en gras qui ont été comparées.

	(a) Questions visant à sélectionner les données	Araignées	Proies	Modèles	Tests	Page
	Q1. Tous les genres de Salticidae ont-ils la même voracité, c'est-à-dire, la même probabilité de consommer les proies ?	Famille des Salticidae	Toutes	Modèle 1 consommation ~ **genre** + proie + (1|ID)	glmer	24
	Q2. Les araignées de certains genres de Salticidae consomment-elles plus certaines proies ?	Famille des Salticidae	Pour chaque proie	Modèle 2 consommation ~ **genre**	chisq	24
	Q3. Les araignées mortes au cours de l'expérience ont-elles eu un comportement de prédation différent ?	Toutes	Toutes	Modèle 3 consommation ~ genre + proie + **mort** + (1|ID)	glmer	26
	Q4. Les araignées mortes x jours après un test ont-elles eu un comportement de prédation différent pendant ce test ?	Toutes	Toutes	Modèle 4 consommation ~ genre + proie + **mort(x)** + (1|ID)	glmer	26
	Q5. Pour un genre donné, les araignées mortes un certain délai x après un test ont-elles eu un comportement de prédation différent des autres pendant ce test ?	Pour chaque genre	Toutes	Modèle 5 consommation ~ proie + **mort(x)** + (1|ID)	glmer	26

	(b) Questions visant à l'analyse des données	Araignées	Proies	Modèles	Tests	Page
Effets des variables principales	Q6. Les proies ont-elles la même probabilité d'être consommée par les araignées ? (**appétence**)	Toutes	Toutes	Modèle 6 consommation ~ genre + **proie** +genre:proie + (1|ID)	glmer	30
	Q7. Les différents genres d'araignées ont-ils consommé les proies aussi fréquemment ? (**voracité**)	Toutes	Toutes	Modèle 6 consommation ~ **genre** + proie + genre:proie + (1|ID)	glmer	30
	Q8. Existe-t-il un intérêt/désintérêt pour certaines proies, particulier aux araignées d'un genre ?	Toutes	Toutes	Modèle 6 consommation ~ genre + proie + **proie:genre** + (1|ID)	glmer	30
Effet de la proie	Q9. Quelles sont les proies les plus/moins consommées ? (**appétence**)	Toutes	Toutes	Modèle 7 consommation~ genre + **proie** + (1|ID)	glmer glht	30
	Q10. Pour chaque genre, quelles sont les proies les plus/moins consommées ?	Pour chaque genre	Toutes	Modèle 8 consommation ~ **proie** + (1|ID)	glmer glht	30
Comparaison des types de proies	Q11. Les araignées de certains genres ont-elles une préférence pour les **ravageurs** par rapport aux **auxiliaires** ?	Pour chaque genre	Toutes	Modèle 10 conso ~ **type** + (1|ID) pour chaque genre	glmer	32
	Q12. Les araignées de certains genres ont-elles une préférence pour les **larves** par rapport aux **œufs** ?	Pour chaque genre	Toutes	Modèle 10 conso ~ **stade** + (1|ID) pour chaque genre	glmer	32
Effet du genre	Q13. Quels genres d'araignées ont eu plus tendance que les autres à consommer les proies ? (**voracité**)	Toutes	Toutes	Modèle 7 consommation~ **genre** + proie + (1|ID)	glmer glht	34
	Q14. La prédation sur chacune des proies (sauf les pucerons) dépend-elle du genre des araignées ?	Toutes	Pour chaque proie (sauf les pucerons)	Modèle 11 consommation ~ **genre**	chisq	34
	Q15. La prédation sur les pucerons dépend du genre des araignées ?	Toutes	Uniquement les pucerons	Modèle 12 consommation ~ **genre** + (1|ordre) + (1|ID)	glmer	34
Comparaison de la prédation exercée par les genres	Q16. Quelles araignées sont les plus susceptibles de consommer les **œufs** de chacune des proies testées ?	Toutes	Pour chacun des œufs testés	Modèle 11 consommation ~ **genre**	chisq glht	36
	Q17.Quelles araignées sont les plus susceptibles de consommer les **larves** de chacune des proies testées ?	Toutes	Pour chacune des larves testées	Modèle 11 consommation ~ **genre**	chisq glht	36
	Q18. Quels genres d'araignées consomment le plus **d'auxiliaires** ? De **ravageurs** ?	Toutes	Soit les auxiliaires, soit les ravageurs	Modèle 7 consommation~ **genre** + proie + (1|ID)	glmer glht	36
Pucerons	Q19. Quelles sont les araignées qui consomment le plus de **pucerons** ?	Toutes	Uniquement les pucerons	Modèle 13 consommation ~ **genre** + (1|ordre) + (1|ID)	glmer glht	38
	Q20. Les araignées consommant le plus de pucerons au début de l'expérience sont-elles aussi celles qui en consomment le plus à la fin ?	Toutes	Pucerons testés soit début, soit à la fin de l'expérience	Modèle 11 consommation ~ **genre**	chisq glht	38
	Q21. Le comportement de prédation vis-à-vis des pucerons a-t-il changé au cours de l'expérience ?	Pour chaque genre	Pucerons testés au début et à la fin de l'expérience	Modèle 14 consommation ~ **ordre** + (1|ID)	glmer glht	38

4. Méthodes d'analyse

a) Variables

Afin d'analyser les données, quatre variables principales décrivent :

- **ID** : l'identifiant de l'araignée
- **proie** : la proie sur laquelle l'araignée a été testée (œufs ou larve de coccinelle, œufs ou larve de syrphe, œufs de carpocapse, larve de carpocapse néonate ou en fin de développement)
- **consommation** : si l'araignée a consommé la proie ou non à la fin du test (valeurs : 0 ou 1)
- **genre** : le genre de l'araignée testée

Pour répondre à des questions particulières, d'autres variables ont été créées :

- **mort** : si l'araignée est morte au cours de l'expérience (valeurs : oui ou non)
- **mort(x)** : si l'araignée est morte dans un délai de x jours après avoir été testée pour la proie (valeurs : oui ou non) (x varie entre 1 et 37 jours)
- **type** : si la proie est un auxiliaire ou un ravageur
- **stade** : le stade de la proie (valeurs : œuf ou larve) (les pucerons ne sont pas pris en compte)
- **ordre** : les proies ont été proposées aux araignées dans un ordre aléatoire (valeurs : 1 à 12, la première et la dernière proie étant des pucerons et les proies 2 à 7 étant les autres proies distribuées dans un ordre aléatoire)

b) Tests utilisés

La variable explicative sera toujours la consommation. Cette variable a une distribution binomiale.

Les araignées ont chacune été testées sur plusieurs proies. Si les données à analyser concernent plusieurs proies, un effet aléatoire doit donc être pris en compte : l'identifiant de l'araignée. Le test utilisé est un modèle linéaire généralisé mixte (glmer sous le logiciel R) (famille binomiale avec une fonction de lien logit). Les variables explicatives varient en fonction de la question posée (Tableau 2).

En revanche pour une proie donnée, les araignées n'ont été testées qu'une seule fois (sauf pour les pucerons). Dans ce cas, l'identifiant n'est plus nécessaire comme effet aléatoire. Le test réalisé est un test du Chi² (chisq avec le logiciel R).

Les pucerons ont été testés deux fois : au début et à la fin de l'expérience. L'ordre et l'identifiant sont donc pris en compte comme effets aléatoires. Si les pucerons sont testés pour un genre donné, seul l'identifiant est compris dans le modèle comme effet aléatoire. Si seuls les pucerons du début ou de la fin de l'expérience sont testés, alors l'ordre et l'identifiant ne sont plus nécessaires en effets aléatoires. Le test utilisé est un test du Chi² (chisq avec le logiciel R).

Les tests ont parfois été suivis d'une comparaison par paire (glht).

c) Règles de décision

Dans le cas d'un modèle linéaire généralisé mixte, l'effet des variables a été testé en comparant les critères d'Akaike (AIC) de deux modèles : le modèle avec la variable et le modèle sans la variable. Tous les ΔAIC ont été calculés en soustrayant l'AIC du modèle avec la variable d'intérêt à l'AIC du modèle sans la variable. Par exemple dans le cas du Modèle 1 (Tableau 2) avec lequel l'effet du genre de l'araignée est testé :

ΔAIC = AIC [conso ~ proie + (1|ID) + (1|ordre)] – AIC [conso ~ proie + **genre** + (1|ID)]

On considère que la variable a un effet significatif si ΔAIC > 2 (Burnham et Anderson, 2010).

Dans le cas des tests du Chi², la significativité est décidée par une valeur de p.value. L'hypothèse nulle (indépendance des variables) est refusée si la p.value est inférieur à 0,05. Une variable aura un effet sur la consommation si la p.value est inférieure à 0,05.

Tableau 3 : Effet du genre des araignées sur la consommation des proies (Modèle 2)
(uniquement pour les 4 genres de la famille des Salticidae)

p.value obtenues pour le Modèle 2 : consommation ~ genre appliquée aux araignées du genre Salticidae pour chaque proie, ou 2bis pour les pucerons (voir modèle 13). En vert, les proies pour lesquelles le genre a un effet significatif.

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée (larve de coccinelle, œufs de syrphe…)	genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée

Proie proposée à l'araignée		p.value (ou ΔAIC)
Adalia bipunctata	3 Œufs	0.7738
	Larve	Aucune prédation observée
Syrphes	3 Œufs	0.5476333
	Larve	0.6678861
Carpocapse	3 Œufs	0.9251648
	Larve néonate	0.5185409
	Larve en fin de développement	0.3830673
Dysaphis plantaginea	3 adultes	ΔAIC = 27

Analyse des données

1. Sélection des individus

Certaines failles du protocole ont été explorées avant de commencer l'analyse, afin de sélectionner les données utilisées par la suite.

1.1. Différence de comportement entre les différents genres de Salticidae

Tout d'abord, plusieurs genres de Salticidae ont participé à l'expérience. (Q1) Tous les genres de Salticidae ont-ils la même voracité, c'est-à-dire la même probabilité de consommer les proies ?

Modèle 1 : consommation ~ genre + proie + (1|ID) (araignées de la famille des Salticidae)

La variable expliquée est la **consommation** de la proie par l'araignée après 1 heure de mise en présence. Les variables explicatives sont le **genre** des araignées (*Anyphaena*, *Icius*, etc.) et la **proie** (larve de syrphe, œufs de syrphe, larve de coccinelle, etc.). Les mêmes araignées ont été testées pour différentes proies : l'effet mixte « **identifiant des individus »** (ID) est ajouté.

Remarque : il a été vérifié au préalable et en utilisant la même méthode que la proie avait un effet significatif sur la consommation (ΔAIC = + 121). Pour cette raison, elle a été conservée lors de l'analyse.

On obtient que le genre des araignées de la famille des Salticidae n'a pas un effet significatif sur leur consommation de proies (ΔAIC = 0,1).

Le genre des Salticidae n'a donc pas d'influence sur leur consommation. (Q2) Mais les araignées de certains genres de Salticidae consomment-elles plus certaines proies ?

Modèle 2 : consommation ~ genre pour chaque proie (araignées de la famille des Salticidae)
Modèle 2bis : consommation ~ genre + (1|ID) + (1|ordre) pour les pucerons (voir Modèle 13)

Quatre genres de Salticidae ont été testés : 98 *Icius*, 12 *Heliophanus*, 8 *Pseudicius* et 1 *Carrhotus*. Étant donné le faible nombre d'individus pour certains genres et le fait que les araignées des différents genres n'ont pas toutes consommé les pucerons aussi souvent, seules les araignées du genre *Icius* seront étudiés par la suite.

Tableau 4 : Effet de la mort de l'araignée, dans un délai de x jours après le test, sur le comportement de prédation de l'araignée (Modèle 4)

(a) Exemples d'AIC obtenus pour le Modèle 4 : consommation ~ genre + proie + mort(x) + (1|ID) pour x = (1, 3, 5, 6)
(b) AIC obtenus pour le modèle : consommation ~ genre + proie + (1|ID)

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée (larve de coccinelles, œufs de syrphe…)	genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée
mort(x) : si l'araignée est morte ou non dans un délai de x jours après le test (x variant de 1 à 37)	

(a)

Délai x après le test	AIC
1 jour	2815
3 jours	2808
5 jours	2800
6 jours	2786

$\Delta AIC = 7$

(b)

AIC	Modèle sans la variable mort(x)
2821	

Valeur minimum obtenue pour x variant entre 1 et 37

Tableau 5 : Effet de la mort de l'araignée dans un délai x après le test sur le comportement de prédation de l'araignée durant le test pour chaque genre d'araignées (Modèle 5)

AIC minimum obtenus pour chaque genre et pour le Modèle 5 : consommation ~ proie + mort(x) + (1|ID) (x variant entre 1 et 37). Le ΔAIC a été calculé en comparant l'AIC minimum obtenu pour le modèle complet et l'AIC du modèle ne prenant pas en compte la mort de l'araignée.

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée (larve de coccinelles, œufs de syrphe…)	genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée
mort(x) : si l'araignée est morte ou non dans un délai de x jours après le test (x variant de 1 à 37)	

Genre	Délai x minimisant l'AIC	AIC	ΔAIC
Anyphaena	6 jours	796	5
Cheiracanthium	12 jours	873	37
Icius	8 jours	448	4
Philodromus	6 jours	580	17

1.2. Différence de comportement lorsque les araignées sont sur le point de mourir

Certaines araignées sont mortes au cours de l'expérience. Or il nous a semblé qu'avant leur mort, celles-ci avait adopté un comportement différent : elles ne se déplaçaient plus et ne consommaient pas les proies. (Q3) Les araignées mortes au cours de l'expérience ont-elles eu un comportement de prédation différent ?

Modèle 3 : consommation ~ genre + proie + mort + (1|ID)

Remarque : il a été vérifié au préalable et en utilisant la même méthode que la proie avait un effet significatif sur la consommation (ΔAIC = 934) ainsi que le genre (ΔAIC = 145). Ces variables ont donc été gardées dans le modèle.

La mort des araignées n'a pas un effet significatif sur leur façon de consommer (ΔAIC = - 3).

Cependant si le comportement de l'araignée n'est perturbé que quelques jours avant qu'elle ne meure, il est possible que l'effet ne soit pas visible avec cette analyse. (Q4) Les araignées mortes x jours après un test ont-elles eu un comportement de prédation différent pendant ce test ?

Modèle 4 : consommation ~ genre + proie + mort(x) + (1|ID)

Des modèles ont été réalisés pour x (le délai entre le test et la mort de l'araignée) variant entre 1 et 37 jours (durée maximale entre la première proie et la fin de l'expérience).

La mort d'une araignée à un certain moment de l'expérience a influencé les résultats des tests précédents. Des exemples de résultats sont présentés dans le Tableau 4. Le modèle qui explique le mieux la consommation est celui qui prend en compte la mort des araignées lorsqu'elle survient dans un délai de 6 jours après le test (ΔAIC = 35).

Il semblerait donc que les araignées aient un comportement de prédation différent des autres jusqu'à 6 jours avant de mourir. Est-ce que les araignées sur le point de mourir n'ont pas consommé les proies durant les 6 jours précédents leur mort ? Ce délai est important. Il est possible que ce soit parce que l'araignée ait cessé de s'alimenter qu'elle soit morte de faim. Si une araignée a systématiquement refusé de se nourrir pendant les tests et n'a pas non plus consommé les pucerons proposés entre les tests, il est possible qu'elle soit morte de faim plus tard pendant l'expérience.

Le même test est maintenant effectué pour chaque genre séparément (Q5). Les genres d'araignées étudiés ici sont donc les *Anyphaena*, les *Cheiracanthium*, les *Icius* et les *Philodromus*.

Modèle 5 : consommation ~ proie + mort(x) + (1|ID) pour chaque genre

Le plus important délai avant la mort pouvant expliquer une différence de prédation chez les individus morts, dépend des taxons d'araignées. (Tableau 5)

Les délais concernés sont aussi longs, voir plus longs pour chaque genre : entre 6 et 12 jours (Tableau 5). Là encore, il n'est pas possible de savoir si l'araignée est morte de faim ou si elle a arrêté de se nourrir à l'approche de sa mort.

De plus, d'après le protocole, toutes les araignées n'ont pas été manipulées le $6^{ième}$ et le $12^{ième}$ jour suivant le test. Il est possible que des araignées soient mortes au $6^{ième}$ jour mais que leur mort n'ait été observée qu'au $8^{ième}$ jour et ne soient donc pas prise en compte. En revanche, toutes les araignées étaient manipulées le lendemain de chaque test puisqu'elles recevaient à ce moment-là les pucerons *D. plantaginea*. Il est donc sûr que les araignées mortes le lendemain du test ont été notées comme telles.

Afin de limiter ce biais sans pour autant mettre de côté des araignées qui refusent des proies par choix et non parce qu'elles sont sur le point de mourir, il a été décidé de ne pas prendre en compte un résultat si l'araignée concernée est morte entre le test et le lendemain du test.

1.3. Lésions des œufs de syrphe et de coccinelle après 24 heures

Selon le protocole, les œufs de syrphe comptabilisés comme consommés 1h ou 24h après la mise en présence avec les araignées étaient les œufs absents ou partiellement vidés de leur contenu.

Afin de valider ce protocole, un test a été réalisé le 29 avril 2016. Des œufs de syrphe ont été placés 24h dans les mêmes conditions que les œufs testés, mais sans araignées. Ils ont été comptés en même temps que les œufs véritablement testés.

Il en est ressorti que les œufs pouvaient paraître vidés de leur contenu après 24h sans avoir été mis en présence d'araignées. Les œufs de syrphe sont particulièrement fragiles et il était nécessaire de les déplacer pour les déposer sur la feuille de ponte, il est donc possible qu'ils se soient vidés à la suite d'une lésion. Il se peut aussi que les œufs se dessèchent plus vite sur la feuille de ponte que sur les feuilles de pommier, plus humides. De plus, les œufs de syrphe pouvaient paraître vidés même sur les feuilles des plantes sur lesquelles ils avaient été pondus ; peut-être le taux d'avortement est-il élevé, du fait de la fragilité de ces œufs.

Les œufs de coccinelles étaient aussi déplacés mais ce n'était pas le cas des œufs de carpocapse. En effet ceux-ci étaient pondus directement sur les feuilles de ponte utilisées comme support pour les œufs pendant l'expérience.

Après ce test, seuls les œufs de syrphe et de coccinelles absents ont été comptabilisés comme consommés après 1 heure et 24 heures, et seules ces données ont été utilisées pour les analyses.

Conclusion

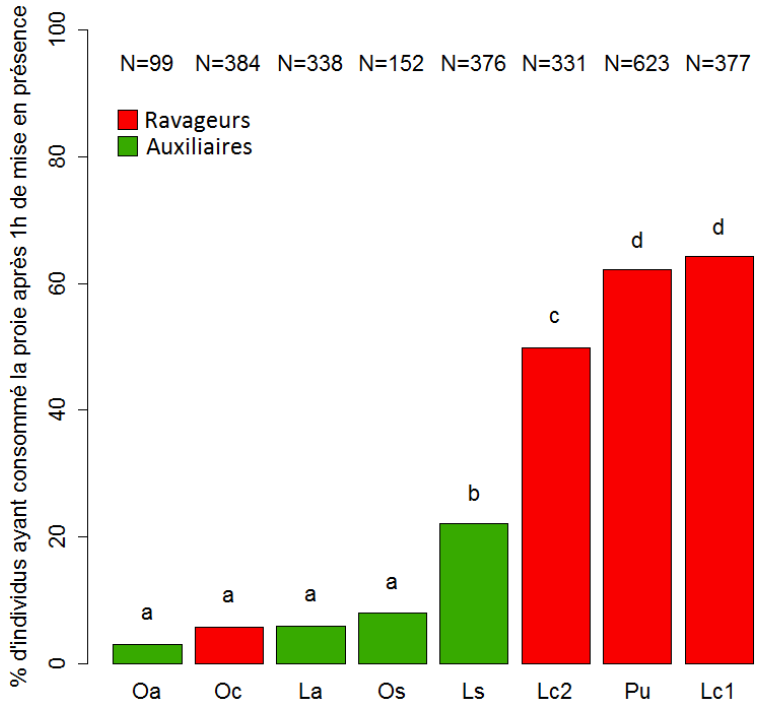
Par la suite, seules les Salticidae du genre *Icius* seront prises en compte dans les analyses. Les tests réalisés dans les 24h avant la mort d'une araignée ne seront pas considérés. En ce qui concerne l'évaluation de la prédation sur les œufs de syrphe et de coccinelle, seules les données obtenues après le 29 avril seront utilisées, c'est-à-dire les observations réalisées avec la méthode œufs présents ou œufs absents et non la méthode œufs vides ou œufs pleins.

Tableau 6 : Effets du genre de l'araignée et de la proie sur la consommation de celle-ci (Modèle 6)

AIC obtenus pour le Modèle 6 : consommation ~ genre + proie + proie:genre + (1|ID) et pour les modèle candidats. En vert, le modèle choisi.

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée (larve de coccinelle, œufs de syrphe…)	genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée

	Modèle	AIC
Modèle 6	consommation ~ genre + proie +proie : genre + (1|ID)	**2351**
Modèles candidats	consommation ~ genre + proie + (1|ID)	**2404**
	consommation ~ proie + (1|ID)	**2593**
	consommation ~ genre + (1|ID)	**3320**
	consommation ~ 1 + (1|ID)	**3469**



Les différences entre les moyennes ont été établies en réalisant un test de comparaison par paires (glht) à la suite du Modèle 7 : consommation ~ genre + proie + (1|ID).

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée	genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée

Oa : œufs de *A. bipunctata* Os : œufs de syrphe Oc : œufs de carpocapse	Pu : puceron (*D. plantaginea)* La : larve d'*A. bipunctata* Ls : larve de syrphe	Lc1 : larve de carpocapse néonate Lc2 : larve de carpocapse en fin de développement

Figure 17 : Comparaison de l'appétence des proies pour les araignées (Modèle 7)

2. Résultats

Après avoir analysé les effets des variables principales (la proie et le genre de l'araignée), l'appétence* des proies sera comparée, puis l'appétence des proies pour chaque genre d'araignée. Enfin la voracité* des genres d'araignées sera comparée, puis la prédation des quatre genres sur chacune des proies ainsi que sur les différents types de proies (œufs/larves, auxiliaires/ravageurs…).

2.1. Effets des variables principales

(Q6 - Q8) Les proies ont-elles la même probabilité d'être consommée par les araignées ? Les différents genres d'araignées ont-ils consommé les proies aussi fréquemment ? Existe-t-il un intérêt/désintérêt pour certaines proies, particulier aux araignées d'un genre ?

Modèle 6 : consommation ~ genre + proie + genre:proie + (1|ID)

Les résultats du modèle complet et des modèles candidats sont présentés dans le Tableau 6. (1) Le genre des araignées a un effet significatif sur le comportement de prédation (ΔAIC = 194) de même que (2) la proie proposée (ΔAIC = 876). L'interaction entre le genre de l'araignée et la proie testée est significative (3) (ΔAIC = 53).

Ce test indique donc que :

(1) Certains genres d'araignées ont une plus grande propension à consommer les proies que d'autres : ils sont plus voraces
(2) Certaines proies sont consommées plus fréquemment que d'autres : elles sont plus appétentes
(3) La consommation d'une proie par un genre donné d'araignée est expliquée par la voracité des araignées de ce genre, par l'appétence intrinsèque à la proie, mais aussi par un intérêt/désintérêt pour la proie particulière aux araignées de ce genre.

2.2. Comparaison de l'appétence des proies pour les araignées étudiées

Dans cette partie, les appétences des différentes proies sont comparées. (Q9) Quelles sont les proies les plus/moins consommées ?

Modèle 7 : consommation ~ genre + proie + (1|ID)

Les résultats de la comparaison par paire apparaissent sur la Figure 17 : les lettres indiquent si les différences de prédation sur les proies sont significatives ou non.

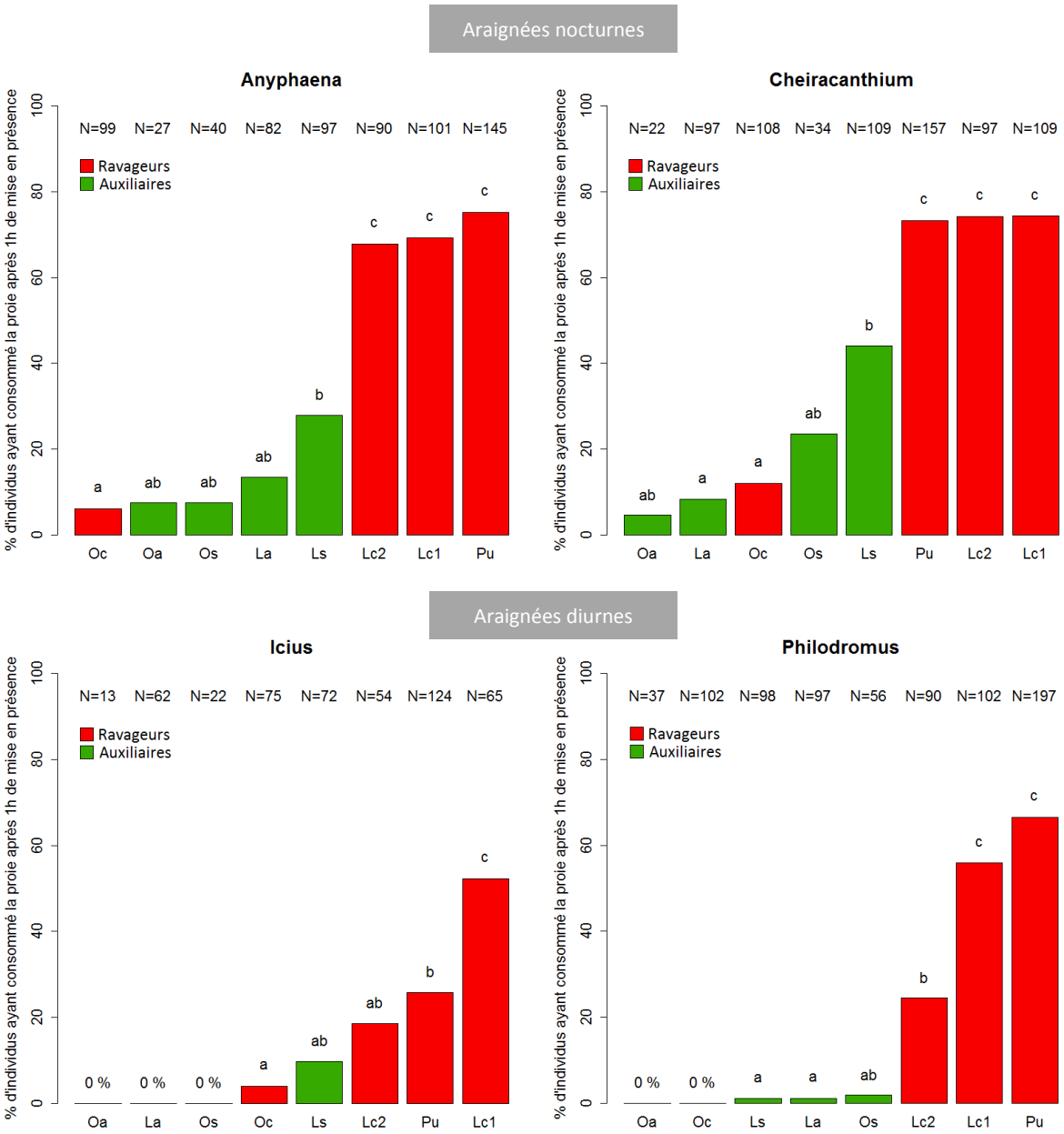
Les proies les plus souvent consommées par les araignées étaient les larves de carpocapse et les pucerons cendrés (*D. plantaginea*) (Figure 17). Environ 60% des araignées testées les ont consommées pendant l'heure d'observation. Les proies les moins souvent consommées étaient les larves de coccinelles et les œufs. Les larves de syrphes n'ont pas été aussi souvent consommées que les larves de carpocapse et les pucerons mais sont plus consommées que les autres proies, c'est-à-dire que tous les œufs et les larves de coccinelle. Les œufs de syrphe, de coccinelle et de carpocapse n'ont pas été consommés différemment par le complexe d'araignées. Tous les auxiliaires testés ont été significativement moins consommés que les ravageurs, mis à part les œufs de carpocapse.

2.3. Comparaison de l'appétence des proies pour chaque genre

(Q10) Pour chaque genre, quelles sont les proies les plus et les moins consommées ? Est-ce que des genres d'araignées ont plus souvent consommé des auxiliaires ou des ravageurs que d'autres ?

Modèle 8 : consommation ~ proie + (1|ID) pour chaque genre d'araignées

Pour chaque genre, la proie a un effet significatif sur la consommation (ΔAIC = 253 pour *Cheiracanthium*, 254 pour *Anyphaena*, 86 pour *Icius* et 376 pour *Philodromus*). La Figure 18 (ci-après) présente, pour chaque genre, le pourcentage d'araignées ayant consommé les proies.



Les différences entre les moyennes ont été établies en réalisant un test de comparaison par paires (glht) à la suite du Modèle 8 : consommation ~ proie + (1|ID) pour chaque genre.

consommation : proie consommée (1) ou non consommée (0) proie : proie proposée		genre : genre de l'araignée ID : identifiant de l'araignée
Oa : œufs de *A. bipunctata* Os : œufs de syrphe Oc : œufs de carpocapse	Pu : puceron (*D. plantaginea)* La : larve d'*A. bipunctata* Ls : larve de syrphe	Lc1 : larve de carpocapse néonate Lc2 : larve de carpocapse en fin

Figure 18 : Comparaison de l'appétence des proies pour chaque genre d'araignées (Modèle 8)

d) Des proies préférentielles similaires pour les quatre genres d'araignées

Pour les 4 genres d'araignées, les proies les plus consommées et les moins consommées sont similaires. Les proies les plus consommées sont là encore les larves de carpocapse et les pucerons. Les proies les moins consommées sont les œufs et les larves de coccinelles. Les larves de syrphe font plutôt partie des proies les moins appréciées, sauf pour *Cheiracanthium*.

Cependant quelques différences peuvent être remarquées : les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* ont exercé une prédation sur toutes les proies proposées alors que les *Icius* et les *Philodromus* n'ont pas consommé certains œufs.

e) Prédation systématique de chaque genre sur au moins un auxiliaire

Chaque genre d'araignées testé a consommé des auxiliaires. Les *Cheiracantium* ont consommé significativement plus de larves de syrphe que de larves de coccinelles. Les *Icius* n'ont pas consommé d'auxiliaires, sauf les larves de syrphe (consommé par environ 10% des *Icius* testées).

f) Une préférence pour les ravageurs

Les araignées de certains genres ont-elles une préférence pour les ravageurs par rapport aux auxiliaires ? (Q10)

Modèle 9 : conso ~ type + (1|ID) pour chaque genre

Le type de proie (auxiliaire ou ravageur) a un effet significatif sur la consommation pour tous les genres d'araignées testées (ΔAIC de 56 pour les *Anyphaena*, de 40 pour les *Cheiracanthium*, de 28 pour les *Icius* et de 105 pour les *Philodromus.*

Les auxiliaires testés étaient donc moins souvent consommés que les ravageurs pour chacun des genres d'araignées.

g) Pas de préférence pour les œufs d'une espèce par rapport à une autre

Pour chacun des genres d'araignées, il n'existe pas de différences significatives de prédation entre les œufs de syrphe, de coccinelle et de carpocapse. Cependant les *Icius* n'ont exercé de prédation que sur les œufs de carpocapse et les *Philodromus* n'ont consommé que des œufs de syrphe. Cependant le nombre d'œufs consommé est faible (moins de 10% pour les *Icius* et moins de 5% pour les *Philodromus*).

h) Préférence pour les œufs plutôt que les larves

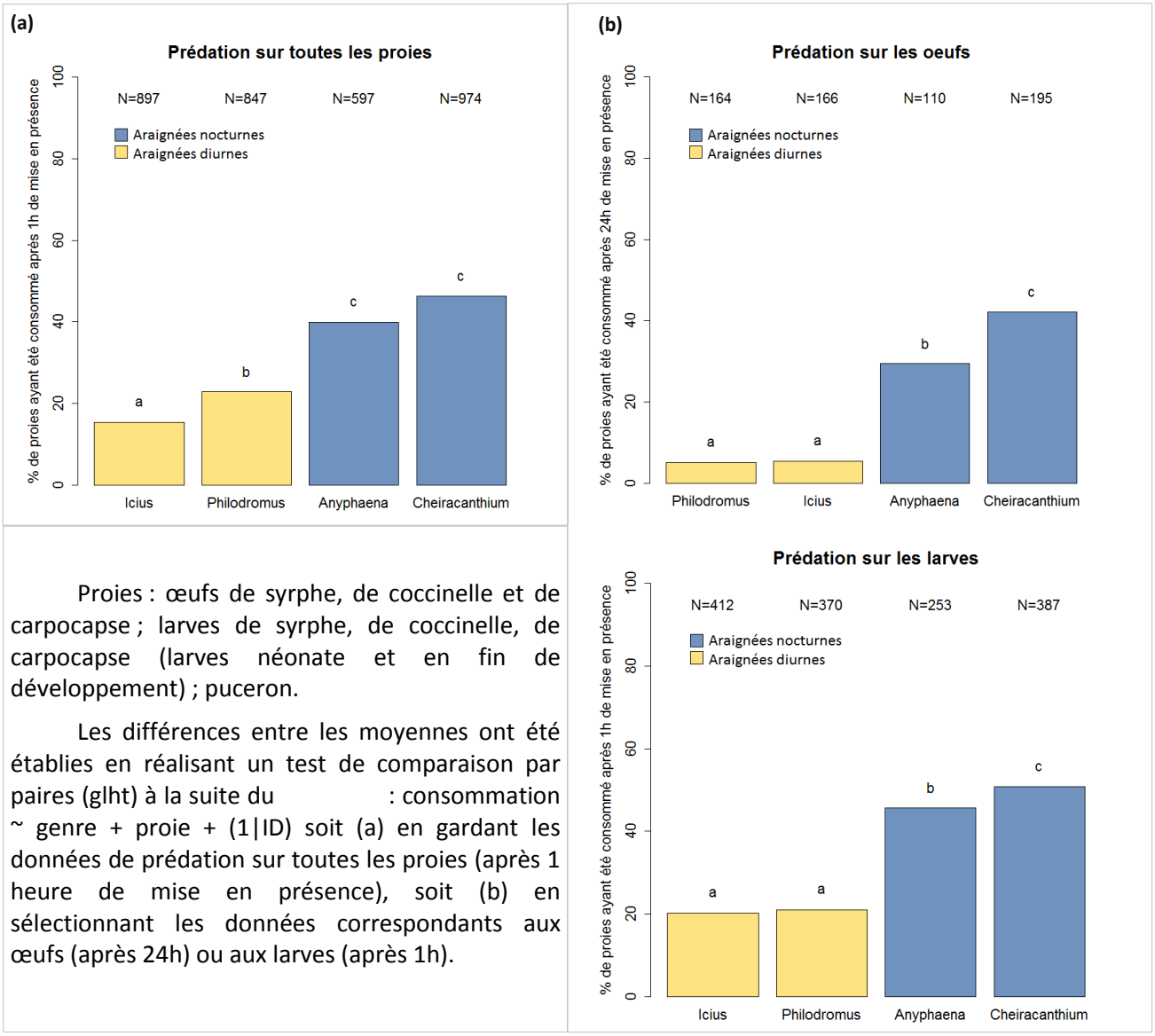
Les araignées de certains genres ont-elles une préférence pour les larves par rapport aux œufs ? (Q11)

Modèle 10 : conso ~ stade + (1|ID) pour chaque genre

Les données sont sélectionnées pour que les proies soient uniquement des œufs et des larves (c'est-à-dire toutes les proies sauf les pucerons).

Le stade (œuf ou larve) a un effet significatif sur la consommation pour tous les genres d'araignées testées (ΔAIC de 91 pour les *Anyphaena*, de 73 pour les *Cheiracanthium*, de 21 pour les *Icius* et de 92 pour les *Philodromus.*

Après 1 heure, les œufs sont moins souvent consommés que les larves pour chacun des genres d'araignées testés.



Proies : œufs de syrphe, de coccinelle et de carpocapse ; larves de syrphe, de coccinelle, de carpocapse (larves néonate et en fin de développement) ; puceron.

Les différences entre les moyennes ont été établies en réalisant un test de comparaison par paires (glht) à la suite du : consommation ~ genre + proie + (1|ID) soit (a) en gardant les données de prédation sur toutes les proies (après 1 heure de mise en présence), soit (b) en sélectionnant les données correspondants aux œufs (après 24h) ou aux larves (après 1h).

Figure 19 : Prédation des araignées sur (a) les proies, (b) les œufs et les larves (Modèle 7)

Tableau 7 : Effets du genre des araignées sur la prédation (Modèle 11 et Modèle 12)

p.value obtenues avec le Modèle 11 : consommation ~ genre pour chaque proie (en rouge si > 0,05). ΔAIC obtenu pour les pucerons avec le Modèle 12 : consommation ~ genre

genre : taxon ID : identifiant de l'araignée consommation : si l'araignée a consommé la proie ordre : ordre du test

Temps de mise en présence	Proie proposée à l'araignée		p.value (ou ΔAIC)
24h	Œufs	Coccinelle	0.3214383
		Syrphe	0.0010327
		Carpocapse	0.002202025
1h	Larves	Coccinelle	0.0006173779
		Syrphe	7.908754e-14
		Carpocapse (néonate)	0.004500395
		Carpocapse (L5)	4.865277e-17
1h	Pucerons	*D. plantaginea*	ΔAIC = 91

2.4. Comparaison de la voracité des araignées

Il a été vu (page 30) que le genre avait un effet significatif sur la consommation. Quels genres d'araignées ont eu plus tendance que les autres à consommer les proies ? (Q12)

Modèle 7 : consommation ~ genre + proie + (1|ID)

Cette méthode est utilisée pour toutes les proies (Figure 19 (a)). La sélection des données obtenues lorsque les proies proposées étaient des œufs ou bien des larves permet d'obtenir les graphiques présentés en Figure 19 (b).

La Figure 19 (a) montre que les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* ont plus souvent attaqués les proies proposées que les *Icius* et les *Philodromus.* Les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* ont tué la proie qu'on leur avait proposée pendant l'heure d'observation dans 40% des cas, contre 20% pour les *Icius* et les *Philodromus*.

Les *Anypheanea* et les *Cheiracanthium* ont attaqué plus souvent la proie qu'il s'agisse d'œufs ou de larves (Figure 19 (b)). Environ 30% des *Anyphaena* et *Cheiracanthium* ont consommé un œuf en moins d'une heure, contre 5 % pour les *Icius* et les *Philodromus*. Elles ont exercé une prédation sur les larves en moins d'une heure dans 50 % des cas pour les *Anypheana et Cheiracanthium* contre 20 % pour les *Icius* et *Philodromus*.

Les *Anypheana* et les *Cheiracanthium* ont consommé plus d'œufs et de larves que les *Icius* et les *Philodromus* au cours de l'expérience. Mais ont-elles aussi consommé plus d'auxiliaires ? Plus de ravageurs ? Les 4 genres d'araignées seront maintenant comparés pour chaque proie testée.

2.5. Comparaison de la prédation des quatre genres d'araignées sur chacune des proies

a) Influence du genre de l'araignée sur la prédation pour chacune des proies testées

La prédation sur chacune des proies dépend-elle du genre des araignées ? (Q13 & Q14)

Modèle 11 : consommation ~ genre pour chaque proie (sauf les pucerons)

Le genre a un effet significatif sur la prédation pour toutes les proies testées (p.value < 0.05), sauf les œufs de coccinelle (p.value= 0.32) (Tableau 7).

Modèle 12 : consommation ~ genre + (1|ordre) + (1|ID)

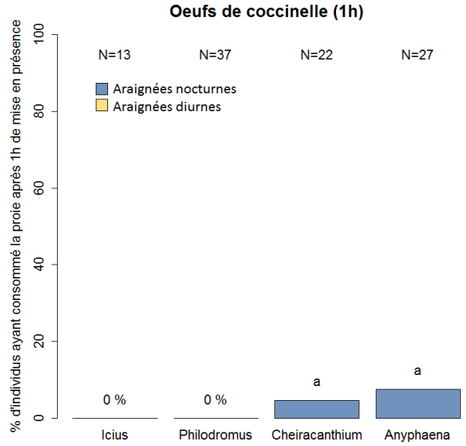
Lorsque la proie est *D. plantaginea*, les araignées ont été testées deux fois : soit au début, soit à la fin de l'expérience (l'identifiant de l'araignée et l'ordre de distribution sont en effet aléatoire).

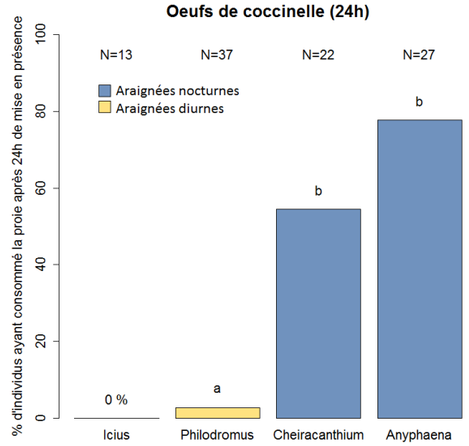
Le genre a un effet significatif (ΔAIC = 91) sur la consommation de pucerons (Tableau 7).

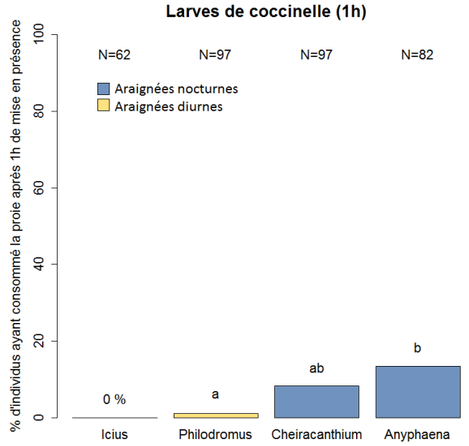
Les quatre genres d'araignées étudiées n'ont donc pas eu le même comportement de prédation vis-à-vis des proies testées, excepté les œufs de coccinelles. Cela signifie que pour les proies testées autres que les œufs de coccinelles, certains genres d'araignées sont plus susceptibles d'exercer une prédation que d'autres.

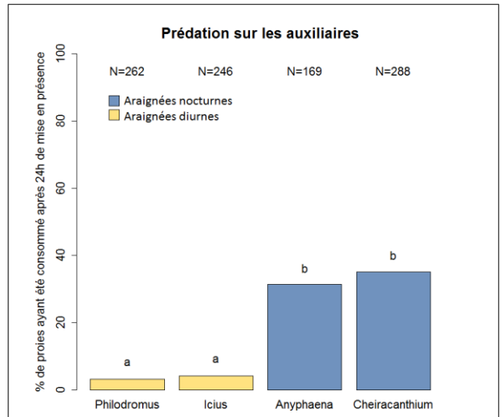
Auxiliaires

Coccinelle

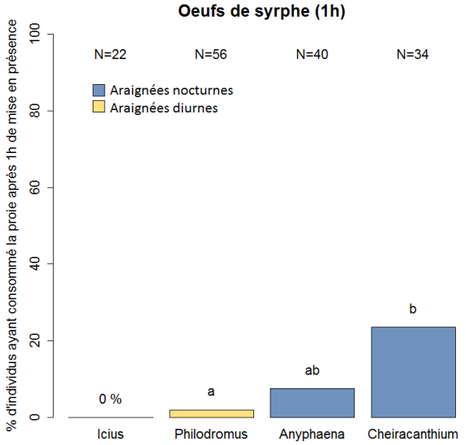


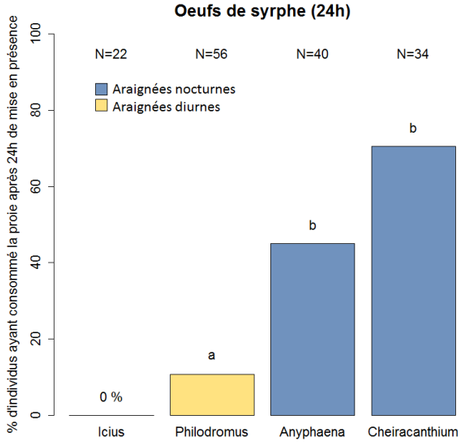


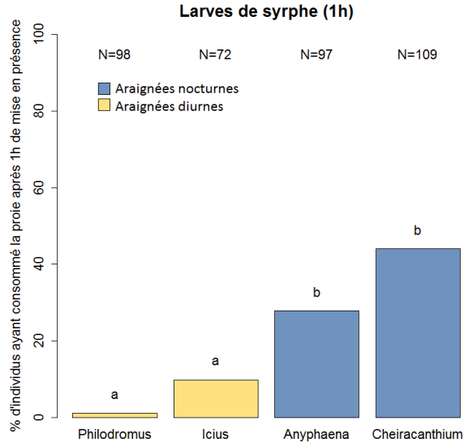


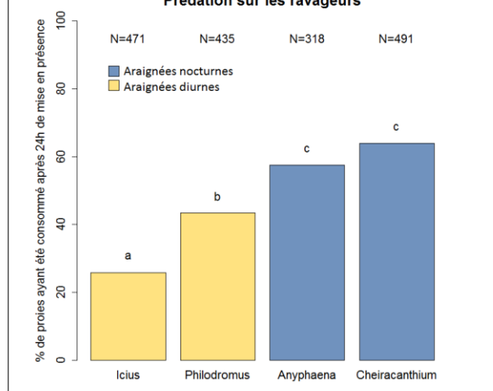


Syrphe



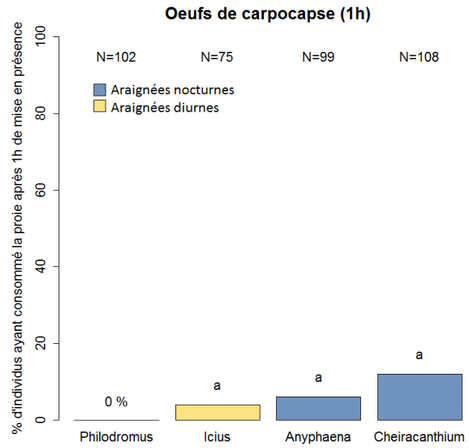


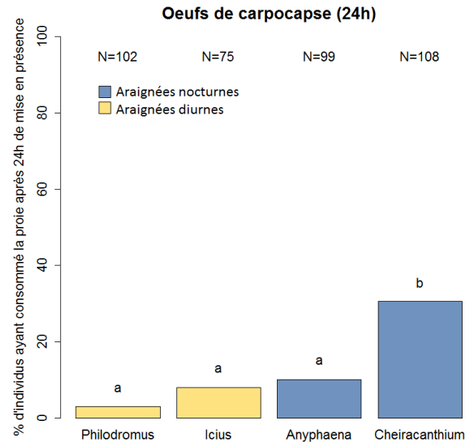


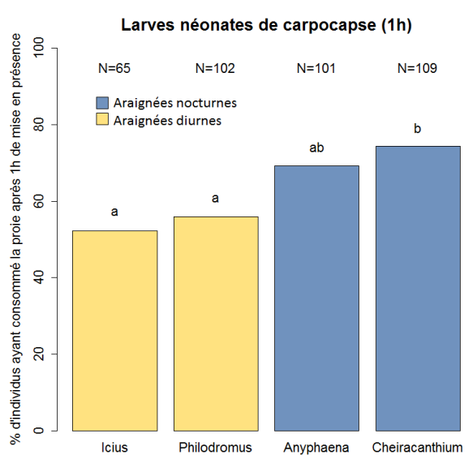


Ravageur

Carpocapse







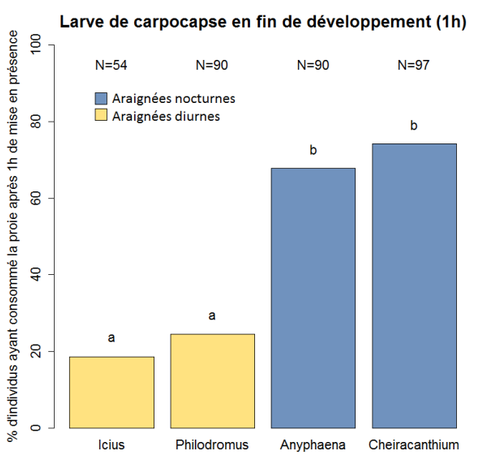


Figure 21 : Prédation sur les ravageurs et les auxiliaires (Modèle 7)

Toutes les proies ont été prise en compte (coccinelle, syrphe, carpocapse, puceron)

Figure 20 : Prédation des araignées sur les œufs de syrphe, coccinelle ou carpocapse (Modèle 11)

Pourcentage d'araignées ayant consommé la proie après 1h et 24h de mise en présence

Figure 22 : Prédation des araignées sur les larves de syrphe, coccinelle ou carpocapse (Modèle 11)

Pourcentage d'araignées ayant consommé la proie après 1h de mise en présence

b) Les œufs

Pour un genre donné, une araignée n'est pas plus susceptible d'attaquer un œuf de syrphe que de coccinelle ou de carpocapse (page 30). Cependant il est possible que certains genres d'araignées aient plus souvent exercé une prédation sur les œufs d'une espèce donnée que d'autres. (Q16) Quelles araignées sont les plus susceptibles de consommer les œufs de chacune des proies testées ? Il serait notamment intéressant de savoir quelles araignées sont les plus susceptibles de consommer les œufs des auxiliaires et les œufs des ravageurs.

Modèle 11 : consommation ~ genre (pour chaque espèce d'œuf testé)

Les résultats sont présentés sur la Figure 20.

La comparaison des genres pour les œufs avaient montré que les *Cheirachanthium* et les *Anyphaena* s'étaient plus attaquées aux œufs que les *Icius* et les *Philodromus* (page 34). La Figure 20 montre que les *Cheiracanthium* et les *Anyphaena* sont les araignées qui ont consommé le plus d'œufs d'auxiliaires (œufs de syrphe et de coccinelle). En ce qui concerne les œufs coccinelles, la différence est significative dès la fin de l'heure d'observation. Pour les œufs de syrphe, l'observation doit être poursuivie jusqu'à 24h pour que la prédation des *Anyphaena* soit significativement plus importante que celle des *Philodromus.*

Les œufs de carpocapse ont été plus souvent consommés par les *Cheiracanthium*, mais cette différence n'est sensible qu'après 24h de mise en présence.

c) Les larves

Quelles araignées sont les plus susceptibles de consommer les larves de chacune des proies testées ? (Q15) Quelles araignées ont le plus souvent consommé les larves d'auxiliaires ? Et de ravageurs ?

Modèle 11 : consommation ~ genre (pour chaque espèce de larve testée)

Les résultats sont présentés sur la Figure 22.

Les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* ont plus souvent consommé les larves de syrphe et les larves de carpocapse en fin de développement que les *Icius* et les *Philodromus*. En effet les *Anyphaena* et *Cheiracanthium* ont exercé une prédation en moins d'une heure sur les larves de syrphe dans 35% des cas contre 5 % pour les *Icius* et *Philodromus* ; dans 70% des cas contre 20% pour les larves de carpocapse en fin de développement.

Les *Anyphaena* consommaient plus souvent les larves de coccinelle et les larves de carpocapse néonates que les *Philodromus* et les *Icius*.

d) Les auxiliaires et les ravageurs

Finalement, quels genres d'araignées consomment le plus d'auxiliaires ? De ravageurs ? (Q16)

Modèle 7 : consommation ~ genre + proie + (1|ID) pour les auxiliaires puis les ravageurs

Les résultats sont présentés sur la Figure 21.

Les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* sont les araignées qui ont consommé le plus souvent de ravageurs, mais aussi d'auxiliaires. En effet lorsque l'on propose un auxiliaire à ces araignées, environ 35% d'entre elles le consomment (en moins d'une heure s'il s'agit d'une larve et en moins de 24 heures pour les œufs). En comparaison, moins de 5% des *Icius* et *Philodromus* consommaient les auxiliaires.

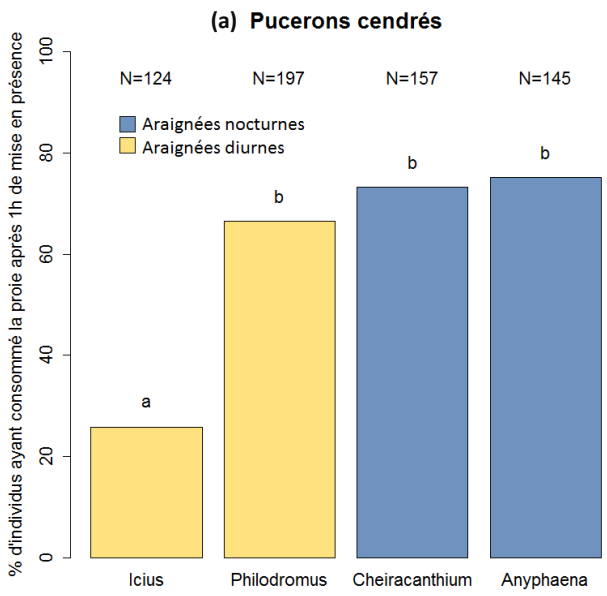
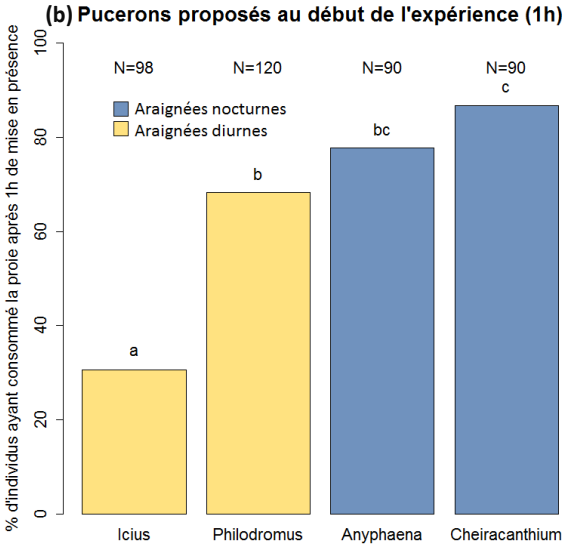
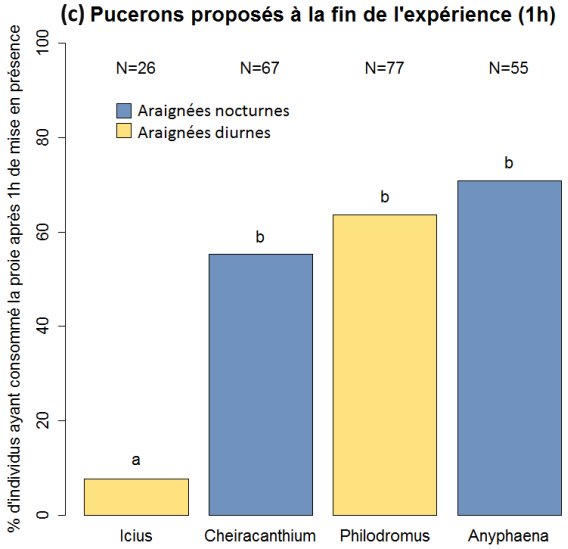


Figure 23 : Prédation exercée par 4 genres d'araignées sur le puceron cendré (Modèle 13)

Pourcentage d'araignées ayant consommé la proie après 1h de mise en présence

Les différences entre les moyennes ont été établies en réalisant un test de comparaison par paire (glht) soit (a) à la suite du Modèle 13 : consommation ~ genre + (1|ordre) + (1|ID) en gardant les données de prédation sur les pucerons au début et à la fin de l'expérience ; soit à la suite du Modèle 11 (consommation ~ genre) en gardant les données de prédation sur (b) les pucerons testés au début de l'expérience ou (c) à la fin de l'expérience.





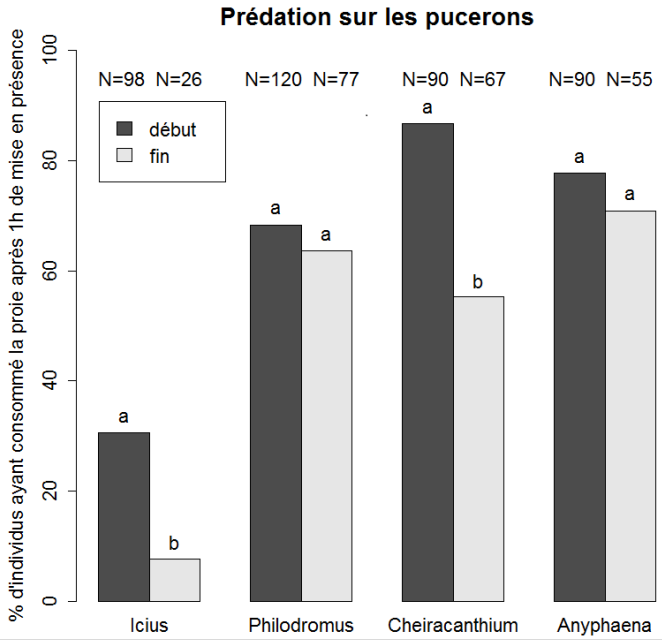


Figure 24 : Comparaison de la prédation exercée sur le puceron cendré au début et à la fin de l'expérience, pour chacun des genres d'araignées testés (Modèle 8)

Pour chaque genre d'araignée, la différence entre les pourcentages d'individus ayant consommé des pucerons au début et à la fin de l'expérience a été déterminée en utilisant le Modèle 9 : consommation ~ ordre + (1|ID).

e) Les pucerons

Certains genres d'araignées consomment plus souvent les pucerons que d'autres (page 34). Mais quelles sont les araignées qui consomment le plus de pucerons ? (Q17)

Modèle 13 : consommation ~ genre + (1|ordre) + (1|ID) pour les pucerons

Le genre (ΔAIC= 91) a un effet significatif. Les résultats de la comparaison des genres sont présentés sur la Figure 23 (a).

Les araignées du genre *Icius* ont moins fréquemment consommé de pucerons *D. plantaginea* que les autres araignées. Autant d'araignées des genres *Anyphaena, Cheiracanthium* et *Philodromus* ont consommés de pucerons durant le temps de l'expérience (1 heure).

Cependant les pucerons cendrés ont été testés deux fois : au début et à la fin de l'expérience. Les araignées consommant le plus de pucerons au début de l'expérience sont-elles aussi celles qui en consomment le plus à la fin ? (Q18)

Modèle 11 : consommation ~ genre pour les pucerons proposés soit début soit à la fin de l'expérience

Le genre à un effet significatif sur la consommation des pucerons au début de l'expérience (p.value = $1{,}44*10^{-16}$) et à la fin de l'expérience (p.value = $1{,}44*10^{-16}$). Les résultats de la comparaison des genres sont présentés sur la Figure 23 (b).

Au début de l'expérience comme à la fin de l'expérience, les *Icius* ont moins souvent consommé de pucerons que les autres genres. Au début de l'expérience, les *Cheiracanthium* ont plus souvent consommé les pucerons proposés que les *Philodromus* ; mais cette différence n'est plus observable à la fin de l'expérience.

Comment expliquer que le comportement relatif des araignées ait changé après l'expérience ? Cela peut être dû à un changement de comportement de la part des araignées de certains genres. Le comportement de prédation vis-à-vis des pucerons a-t-il changé au cours de l'expérience ? (Q19)

Modèle 14 : consommation ~ ordre + (1|ID) pour chaque genre

Les résultats de la comparaison de l'ordre pour chaque genre sont présentés dans la Figure 24. L'ordre de présentation des pucerons a un effet significatif pour les *Cheiracanthium* et les *Icius* (ΔAIC respectivement de 18 et 5) mais pas pour les *Philodromus* et les *Anyphaena* (ΔAIC respectivement de -2 et -1).

Autant de *Philodromus* ont donc consommé les pucerons proposés au début de l'expérience et à la fin de l'expérience. Il en est de même pour les *Anyphaena*. En revanche, moins d'araignées des genres *Cheiracanthium* et *Icius* ont consommé de pucerons à la fin de l'expérience par rapport au début de l'expérience.

Tableau 8 : Comparaison pour chaque genre de la consommation de ravageurs, d'auxiliaires, d'œufs et de larves

Un symbole est d'autant plus grand que la proportion d'araignées ayant consommé ce type de proie lors du test est important. Des tailles différentes de symbole impliquent une différence significative entre deux types de proies.

		Nocturnes		**Diurnes**	
		Cheiracanthium	*Anyphaena*	*Philodromus*	*Icius*
Œufs et larves de coccinelle, œufs et larves de syrphe	**Auxiliaires**				
Œufs et larves de carpocapse, pucerons	**Ravageurs**				
Œufs de coccinelle, syrphe et carpocapse	**Œufs**				
Larves de coccinelle, syrphe et carpocapse	**Larves**				

Tableau 9 : Comparaison des genres d'araignées testées selon leur consommation d'auxiliaires, de ravageurs, d'œufs et de larves

Un symbole est d'autant plus grand que la proportion d'araignées ayant consommé ce type de proie lors du test est important. Des tailles différentes de symbole impliquent une différence significative entre deux genres.

		Nocturnes		**Diurnes**	
		Cheiracanthium	*Anyphaena*	*Philodromus*	*Icius*
Œufs et larves de coccinelle, œufs et larves de syrphe	**Auxiliaires**				
Œufs et larves de carpocapse, pucerons	**Ravageurs**				
Œufs de coccinelle, syrphe et carpocapse	**Œufs**				
Larves de coccinelle, syrphe et carpocapse	**Larves**				
Dysaphis plantaginea	**Pucerons**				

Conclusion

Pour chacun des genres testés, les araignées ont plus souvent consommé les ravageurs que les auxiliaires. Les larves ont aussi été préférées aux œufs (Tableau 8).

Les *Anyphaena* ont plus souvent consommé les proies proposées que les *Icius* et les *Philodromus* (Tableau 9). Cependant, si elles ont consommé plus fréquemment les auxiliaires, elles n'ont pas systématiquement exercé plus de prédation sur les ravageurs. En effet les *Anyphaena* n'ont pas plus souvent consommé les œufs de carpocapse et les larves néonates de carpocapse que les *Philodromus* et les *Icius* ; de plus elles n'ont plus souvent consommé de pucerons que les *Philodromus* (Tableau 9). En revanche elles ont plus souvent consommé les larves de carpocapse en fin de développement.

Les *Cheiracanthium* ont aussi attaqué plus souvent les proies que les *Icius* et les *Philodromus* (Tableau 9). En effet, elles ont plus souvent consommé les ravageurs comme les auxiliaires (à l'exception des larves de coccinelles.

Les *Icius* ont présenté la particularité de n'avoir jamais consommé 3 des 4 proies proposées pour tester la prédation intraguilde. En effet, le seul stade d'auxiliaire consommé par les *Icius* était la larve de syrphe ; aucune prédation n'a été observée sur les œufs de syrphe et de coccinelle ainsi que sur les larves de coccinelle. Les *Icius* paraissent donc avoir un comportement de prédation particulièrement intéressant. Cependant, elles ont moins souvent exercé de prédation sur les pucerons que les 3 autres genres d'araignées (Tableau 9).

Les *Philodromus* se sont distingués car après 4 semaines d'alimentation à base de pucerons (3 pucerons 2 fois par semaine), elles ont aussi souvent consommé les pucerons que des araignées de plus grande taille (les *Anyphaena* et *Cheiracanthium*). De plus, 20% des *Philodromus* ont consommé des larves de carpocapse en fin de développement et 60% des larves néonates de carpocapse. Les *Philodromus* ont significativement plus consommé de ravageurs que d'auxiliaires : moins de 5% des individus ont exercé une prédation sur les auxiliaires testés.

Discussion

Plusieurs points du mémoire seront ici discutés : les résultats obtenus, les biais expérimentaux de l'expérience et enfin, les éclairages que les résultats apportent sur la lutte biologique avec les araignées.

1. Principal résultat discuté

a) Les ravageurs sont plus consommés que les auxiliaires

Les araignées testées ont plus souvent consommés les ravageurs que les auxiliaires (page 30). Même si ce résultat ne permet pas de déterminer si la prédation sur les ravageurs est assez importante pour contrebalancer les conséquences de la prédation intraguilde, il s'agit d'une condition *sine qua non* à l'utilisation d'araignée en lutte biologique.

b) Prédation de nombreux ravageurs

Les quatre taxons testés ont tous consommé du carpocapse et du puceron cendré.

La prédation des larves de carpocapse par les *Philodromus* a été démontré pour la première fois dans cette étude, toutefois, d'autres expériences ont mis en évidence la prédation d'autres larves de lépidoptères par ces araignées (Pérez-Guerrero *et al.*, 2013). Quant aux *Cheiracanthium*, elles peuvent consommer des larves de tordeuses (Mansour *et al.*, 1981 ; Pérez-Guerrero *et al.*, 2013). De plus il a été montré que *Cheiracanthium mildei* pouvait causer une mortalité chez des larves de lépidoptères autrement qu'en exerçant une prédation : en présence de l'araignée, les larves (au premier stade) se dispersent et certaines abandonnent les feuilles (Mansour *et al.*, 1981). Si cette mortalité indirecte existe pour le carpocapse, alors l'impact des araignées est peut-être sous-estimé par les études en laboratoire.

c) Auxiliaire le plus consommé : les larves de syrphe

Parmi les œufs et les larves des deux auxiliaires étudiés, ce sont les larves de syrphe qui ont été les plus consommées par le complexe d'araignées (page 30). Pourquoi celles-ci seraient plus appétentes pour les araignées que les larves de coccinelles ? Plusieurs suppositions peuvent être émises. Les larves de coccinelles contiennent des toxines (Daloze *et al.*). De plus les larves de syrphe étaient peut-être des proies plus faciles à attaquer pour les araignées que les larves de coccinelles car leur cuticule est plus fine et moins rigide. C'est aussi le cas des larves de carpocapse.

Les larves de syrphe ont été moins consommées que les larves de carpocapse. Ceci pourrait être lié au comportement défensif observé chez les syrphes. En effet, il est arrivé que des individus utilisent l'avant de leur corps pour repousser l'araignée. Rien de tel n'a été observé pour les larves de carpocapse.

D'autre part, certaines proies sont nutritionnellement plus intéressantes que d'autres pour les araignées (Toft et Wise, 1999). Il ne peut être exclu que les araignées ait consommé préférentiellement certaines proies pour leur composition. Cependant, aucune information sur la composition nutritionnelle des larves de syrphes, coccinelle et carpocapse n'est disponible à ce jour.

D'autres auxiliaires que les larves de syrphe et de coccinelle peuvent être consommés par ces araignées. Les *Cheiracanthium* peuvent notamment se nourrir de chrysopes (Pérez-Guerrero *et al.*, 2014) et de parasitoïdes (Hogg *et al.*, 2013). Cependant la prédation intraguilde des *Cheiracanthium* sur les parasitoïdes n'influence pas la régulation des pucerons, leurs effets sont additifs car les araignées n'ont pas de préférence pour les proies parasitées (Hogg *et al.*, 2013).

d) Apparition d'une aversion aux pucerons

Il a été montré qu'au début de l'expérience, les *Cheiracanthium* et les *Icius* consommaient plus souvent les pucerons qu'à la fin de l'expérience (page 38). Il est possible qu'après avoir été nourries pendant 4 semaines avec *D. plantaginea*, les araignées se soient lassées de cette proie. En effet il a déjà été montré que des pucerons des céréales pouvaient induire une aversion chez des araignées (Toft, 1997). L'aversion observée dans cette étude était néanmoins plus faible. L'induction d'une aversion pour les pucerons pourrait diminuer l'intérêt de ces araignées pour des méthodes de lutte sur le long terme.

e) Les œufs sont plus consommés par les araignées nocturnes que diurnes

Lorsqu'un prédateur consomme une larve en fin de développement, il empêche cette larve d'atteindre la maturité sexuelle et influence les niveaux de population de la génération suivante. Lorsqu'il consomme un œuf, il empêche non seulement l'individu de se reproduire, mais il l'empêche aussi de causer des dégâts dans le verger (s'il s'agit d'un ravageur) ou d'exercer une prédation sur les ravageurs (s'il s'agit d'un auxiliaire). La prédation à ce stade est donc particulièrement importante.

Tous les genres d'araignées testés ont plus souvent consommés les larves que les œufs (page 32). Ils semblent donc que les larves soient préférées par toutes les araignées testées, diurnes comme nocturnes. Même les larves de carpocapse néonates dont la longueur est de l'ordre du millimètre ont été plus consommées que les œufs. Peut-être les araignées ont-elles une préférence pour les proies en mouvement.

D'autre part, les *Icius* (araignées diurnes) n'ont pas exercé de prédation sur 2 des 3 espèces d'œufs proposées même après 24h de mise en présence. Les *Philodromus* (araignées diurnes) n'ont pas consommé de 2 des 3 espèces d'œufs proposés après 1 heure de mise en présence mais exercent une faible prédation sur tous les œufs testés après 24 heures.

Il se pourrait donc que les araignées nocturnes aient une plus grande tendance à manger les œufs que les araignées diurnes. L'expérience ne permet pas de l'affirmer, car les araignées nocturnes testées étaient aussi celles de plus grand gabarit (page 14) et les plus voraces (page 34), mais cette observation est cohérente avec la littérature. En effet il avait déjà été remarqué que les larves étaient plus consommées par les araignées nocturnes chassant à courre, comme *Anyphaena* et *Cheiracanthium* (Marc et Canard, 1997). Dans cet article, les chercheurs suggèrent que la probabilité de rencontre entre les larves et ces araignées est plus grande car les araignées chassant à courre se déplacent.

f) Consommation d'une proie toxique : les œufs de coccinelle

Les œufs de coccinelles contiennent des toxines, les alcaloïdes (Daloze *et al.*). Pourtant, deux des quatre genres d'araignées testés en ont consommé sans qu'une mortalité ne soit observée : *Cheiracanthium* et *Anyphaena*. Le pourcentage d'individus ayant consommé des œufs de coccinelles est très faible. La consommation d'œufs de coccinelles par des araignées a déjà été observée chez *Araneus diadematus* (Sloggett, 2010).

g) Consommation de proies de grandes taille

Nentwig et Wissel (1986) ont montré que les araignées consommaient préférentiellement les proies mesurant 80% de leur longueur. Cependant, il semble que certaines araignées accordent moins d'importance à la taille de leurs proies que d'autres (Michalko et Pekár, 2014). Durant cette expérience, les proies les plus consommées par les araignées étaient les pucerons et les larves de carpocapse néonates ou en fin de développement. Ces proies ont des longueurs très différentes (de 1 à 20mm). Les araignées testées qui les ont consommées mesuraient entre 3 et 8 mm de long. La taille des proies ne semblent donc pas jouer autant sur la prédation que la proie elle-même. Cependant, les plus grandes proies proposées (les larves de syrphe et les larves de carpocapse en fin de développement) ont été plus consommées par les araignées de grandes tailles (*Anyphaena* et *Cheiracanthium*).

h) Quantification de la consommation de pucerons

Les pucerons ont été l'une des proies préférentielles des araignées (avec les larves de carpocapse). En effet ceux-ci font partie du régime alimentaire des araignées nocturnes chassant à courre telles que les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* et des *Philodromus* (Boreau de Roincé *et al.*, 2013). Le nombre de pucerons que ces araignées sont capables de consommer n'a pas été estimé. Cependant il est connu pour d'autres araignées. Par exemple une Lycosidae, *Pardosa cribata,* consomme environ 3 pucerons par jour (Monzó *et al.*, 2009). *Misumena tricuspidata*, une Thomisidae, en consomme quant à elle 15 par jour (Hukusima et Kondô, 1962). En guise de comparaison, les coccinelles *Coccinella septempunctata* et *Harmonia axyridis*, consomment 38 pucerons par jour (Hukusima et Kondô, 1962).

2. Discussion du protocole expérimental

a) Limites d'une expérience en laboratoire

Si les expériences en laboratoire peuvent permettre de mieux comprendre le comportement de prédation des araignées, les observations doivent cependant être relativisées au vu des connaissances de terrain. Par exemple, les araignées testées ont consommé des larves du carpocapse en laboratoire, mais sont-elles susceptibles de les rencontrer dans le verger ? Les larves néonates de carpocapse ne sont exposées à la prédation que 2 à 5 jours, entre l'éclosion et le moment où elles pénètrent dans une pomme (INRA, 1997). De la même façon, quand les larves de carpocapse en fin de développement quittent les pommes, elles s'abritent dans l'écorce, se fabriquent un cocon ou bien se transforment en chrysalides. D'où l'importance de compléter les informations obtenues en laboratoire par des études sur le terrain.

b) Autres méthodes pour étudier la prédation

En parallèle de cette expérience, la prédation de *Cheiracanthium*, *Phildromus* et *Icius* sur les pucerons, carpocapse, syrphe et coccinelle a été étudiée *in situ*, dans les vergers de pommiers (Boreau de Roincé *et al.*, 2013). Pour ce faire le contenu stomacal d'araignées capturées sur le terrain a été analysé par PCR. Cette méthode permet de savoir ce qu'ont consommé les araignées.

Il est aussi possible d'effectuer des tests en mésocosme. Par exemple en bouturant des branches dans des pots, en les infestant avec des pucerons puis en ajoutant des araignées (Yasuda et Kimura, 2001).

c) Comparaison avec une expérience proche

Michalko et Pekár (2014) ont réalisé une expérience similaire sur environ 120 araignées du genre *Philodromus* (4 espèces différentes). Sept proies ont été testées dans un ordre aléatoire. Les chercheurs ont considéré qu'il y avait prédation si l'araignée attrapait la proie dans les 15 minutes après le premier contact. Dans ce cas, la proie était retirée de la bouche de l'araignée. Si la proie était consommée, alors ils la proie suivante était proposée 24 heures plus tard ; sinon, elle était proposée immédiatement.

Cette méthode a pour avantage de diminuer la durée de l'expérience. Cependant il n'est pas possible de tester un nombre important d'araignées. Pour tester 480 araignées de 4 espèces différentes sur 8 proies, il n'était pas possible d'utiliser ce protocole. C'est pourquoi l'expérience a duré plus longtemps et que les araignées ont été alimentées entre chaque proie testées. Cependant il est arrivé que des araignées meurent pendant l'expérience : toutes les araignées ne pouvaient donc pas être testées pour toutes les proies.

La mort des araignées avait des causes multiples : les araignées sont très sensibles à l'hygrométrie, l'éclairage n'était pas naturel, certaines araignées n'ont peut-être pas consommé les pucerons proposés entre les proies…

d) Statuts nutritionnels

D'autre part les araignées ont été alimentées de la même façon au cours de l'expérience : 8 proies testées dans un ordre aléatoire, plus 3 pucerons deux fois par semaine. Les trois jours de jeûne ont permis d'éviter que les araignées ne consomment pas les proies testées parce qu'elles étaient déjà rassasiées. La distribution régulière de puceron a permis d'éviter que les araignées ne meurent de faim si les proies testées sont refusées. Cependant toutes les araignées n'avaient peut-être pas les mêmes besoins nutritionnels et leurs statuts nutritionnels ne pouvaient donc être parfaitement égaux au moment d'un test. De plus, il est possible que certaines araignées n'aient pas consommé les pucerons entre les tests.

e) Fréquence de rencontre

En laboratoire : Durant un test, l'araignée et la proie était dans une boîte de pétri. Les araignées chassant à courre se déplaçaient régulièrement dans la boîte de pétri. La fréquence de rencontre était donc élevée, sans doute beaucoup plus que dans un verger. Il serait intéressant de tester l'influence de la fréquence de rencontre sur la prédation, et de vérifier si celle-ci varie selon le genre de l'araignée. De plus les déplacements des araignées sont limités en boîte de pétri. Les prédateurs mobiles seraient plus susceptibles d'exercer une prédation intraguilde en boîte de pétri que dans un verger (Björkman *et al.*, 2011).

Sur le terrain : Afin de mieux estimer la part de la prédation intraguilde dans le régime alimentaire de l'araignée il est nécessaire de prendre en compte la probabilité de rencontre des araignées avec les proies dans les vergers. Durant l'expérience, les araignées ont été volontairement mises en contact avec la proie. Mais si certaines proies sont moins abondantes que d'autres dans les vergers, ou bien si certaines proies se cachent, le nombre de proies consommé ne sera pas le même. Des proies comme les larves de coccinelle, qui ont été peu consommé pendant l'expérience de laboratoire, pourraient être très peu consommées sur le terrain si elles rencontrent rarement les araignées.

3. Utilisation des araignées en lutte biologique par conservation

a) Favoriser les araignées de petite taille

Les *Anyphaena* et les *Cheiracanthium* semblent être des araignées généralistes très voraces. Elles sont donc susceptibles d'exercer une prédation intraguilde importante. Les résultats suggèrent que les araignées de petite taille sont moins susceptibles de consommer des auxiliaires. Ces araignées pourraient être réticentes à consommer des proies plus grandes qu'elles. Elles consommeraient donc moins d'auxiliaires tout en exerçant une prédation sur les larves de carpocapse néonates et les pucerons. En lutte biologique par conservation, il pourrait donc être intéressant de chercher à augmenter les populations d'araignées en privilégiant les araignées de petite taille. Cela pourrait être possible car les habitats utilisés par les petites et grandes araignées diffèrent. Dans les bandes pièges, les petites araignées se dissimulent plutôt dans les ondulations les plus faibles (Korenko et Pekár, 2010). Cependant les araignées plus grosses aurait plus de chances de réguler les ravageurs du fait de leur voracité et d'un panel de proies plus large ; un avantage à long-terme qui n'est pas détectable en laboratoire (Hogg et Daane, 2014). Les *Cheiracanthium* seraient notamment susceptibles d'avoir un impact sur l'évolution des populations de ravageurs (Hogg et Daane, 2011), ce qui pourrait être lié à leur voracité.

b) Favoriser les araignées à la sortie de l'hiver et au début du printemps

Certains auxiliaires, en particulier les syrphes et les coccinelles, ne sont présents dans le verger qu'au printemps (Miñarro *et al.*, 2005). C'est donc à cette période que la prédation intraguilde risque d'être la plus forte et de contrebalancer la régulation par d'autres auxiliaires. Cependant les araignées peuvent êtres actives à des températures faibles (Korenko *et al.*, 2010) et consommer les fondatrices avant même que les colonies de pucerons ne se forment. S'il est possible de favoriser les araignées à cette période, le risque de prédation intraguilde sera plus faible. Il serait donc possible de réguler les populations de pucerons au début du printemps avec des effectifs d'araignées assez faibles, qui ne soient pas problématiques ensuite lorsque les auxiliaires arrivent.

c) Favoriser différentes espèces d'araignées

La complémentarité des modes de chasse et de la localisation des araignées serait un atout pour le contrôle des ravageurs. Ils permettraient aux araignées d'exercer une prédation sur de nombreux ravageurs à différents stades (Marc et Canard, 1997). Dans cette étude, la complémentarité des araignées pour la prédation sur le carpocapse a été mise en évidence. Il serait intéressant de jouer sur cette complémentarité et d'observer si des résultats concrets sont obtenus.

d) Et la lutte biologique inondative ?

Les *Icius* ont consommé peu de pucerons pendant l'expérience. Cependant elles n'ont consommé quasiment aucun auxiliaire. Elles pourraient représenter un intérêt pour la lutte biologique inondative si leur faible impact sur la faune auxiliaire est confirmé en verger de pommiers et si leur consommation de pucerons est suffisante pour empêcher les pullulations. Une des difficultés serait de trouver une alimentation pour l'élevage : elles n'ont presque pas consommé d'œufs. Cependant il est possible qu'elles aient une autre proie préférentielle qui n'ait pas été testée.

Moins de 5% des *Philodromus* ont consommé des larves de syrphe. Mais elles ont consommé autant de pucerons que des araignées de plus grandes tailles (*Anyphaena* et *Cheiracanthium*). De plus ces araignées sont actives à des températures faibles, ce qui permettrait des lâchers très tôt dans l'année.

Conclusion générale

Cette expérience a montré que les araignées ont un potentiel de régulation des ravageurs. Plusieurs résultats encourageants peuvent être soulignés. L'étude de la prédation des araignées sur deux ravageurs en verger de pommiers, le puceron *D. plantaginea* et le carpocapse *C. pomonella* a permis de conclure que :

(1) Les araignées ont exercé une prédation importante sur le puceron cendré (*D. plantaginea*)

Environ 80% des *Cheiracanthium*, *Anyphaena* et *Philodromus* ont consommé *D. plantaginea* et 25 % des *Icius*.

(2) les *Anyphaena* et les *Philodromus* n'ont pas exprimé d'aversion pour les pucerons, même après en avoir été nourries pendant 4 semaines

Environ 70-75% des *Philodromus* et des *Anyphaena* ont consommé des pucerons au début de l'expérience comme à la fin de l'expérience. En comparaison, le taux d'*Icius* consommant les pucerons est passé de 20% à moins de 10% et le taux de *Cheiracanthium* a diminué de plus de 20%, passant de plus de 80% à moins de 60%.

(3) Certaines araignées ont exercé une prédation sur tous les stades de développement du carpocapse

Environ 70 % de *Cheiracanthium* et *Anyphaena* ont consommé les larves de carpocapse testées, néonates comme larves en fin de développement (L5). Certaines araignées appartenant à ces deux genres ont aussi consommé des œufs de carpocapse (5-10%).

D'autre part, le risque de prédation intraguilde semble faible, et varie selon les genres d'araignées :

(4) Pour chaque genre d'araignées, les auxiliaires ont été moins consommés que les ravageurs

(5) Les *Icius* n'ont pas consommé de larves de coccinelles, d'œufs de coccinelle et d'œufs de syrphe

Les *Icius* n'ont pas consommé d'auxiliaires si ce n'est les larves de syrphe (environ 10 % des *Icius* testées).

(6) Chacun des auxiliaires testés a été consommé par moins de 5% des *Philodromus*.

Aucune *Philodromus* n'a consommé d'œufs de coccinelle. De plus, moins de 5% des *Philodromus* ont consommé chacun des auxiliaires proposés (œufs et larves de syrphe, larves de coccinelle).

(7) Les larves de syrphe semblent être des auxiliaires plus vulnérables que les larves de coccinelle

Les araignées de tous les genres ont consommé des larves de syrphe et il s'agissait de l'auxiliaire le plus consommé.

La prédation intraguilde, bien que faible, pourrait avoir un impact négatif sur la régulation des populations de ravageurs. En effet, si les araignées consomment moins de pucerons que les coccinelles, il suffit qu'une araignée consomme une coccinelle pour qu'elle ne soit plus utile à la régulation. Toutefois il est possible de limiter la prédation intraguilde en adaptant les méthodes de lutte. Par exemple en favorisant les araignées au début du printemps. À cette période, même un faible nombre d'araignées peut avoir un impact sur les dégâts (prédation sur les fondatrices des colonies de pucerons). De plus les autres auxiliaires ne sont pas encore présents dans le verger (les températures étant trop faibles).

En lutte biologique par conservation, il semble donc qu'il soit intéressant de favoriser la présence d'une diversité d'araignées dans les vergers au début du printemps. Si l'objectif est de contrôler le puceron cendré, peut-être faudrait-il chercher à favoriser des araignées de petite taille. Celles-ci sont susceptibles de manger les pucerons mais consomment peut-être moins d'auxiliaires que des araignées de grande taille. En ce qui concerne le carpocapse, il est nécessaire de vérifier sur le terrain que les araignées ont bien la possibilité de rencontrer les larves. Ces résultats pourront être précisés par des expériences *in situ* dans les vergers. Les résultats des analyses PCR devraient permettre de confronter les résultats obtenus en laboratoire à la réalité du terrain.

Cette expérience s'est intéressée aux comportements individuels de prédation de quatre genres d'araignées présents en verger de pommiers. Il serait maintenant intéressant de se pencher sur l'impact d'un complexe d'araignées sur le puceron cendré et le carpocapse. Des expériences en mésocosme pourraient par exemple permettre d'évaluer si favoriser les araignées au début du printemps peut permettre une régulation, du fait de la prédation sur les fondatrices, tout en prenant en compte les effets du cannibalisme entre araignées.

Bibliographie

Agreste (2012). Les traitements phytosanitaires en 2012.

Agreste (2013). Surface nationale du verger en 2013.

Audemard, H. (1976). Etude démoécologique du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.) en verger de pommiers de la basse vallée du Rhône. Univ. Tours.

Benoît, M., Cardon, J.-C., Corroyer, B., Lebon, G., Dupont, N., et Corroyer, N. (2009). Le carpocapse des pommes : situation et lutte possible en Normandie en verger cidricole biologique.

Björkman, C., Johansson, H., et Snäll, T. (2011). Spatial distribution of interacting insect predators: Possible roles of intraguild predation and the surrounding habitat. Basic Appl. Ecol. *12*, 516–522.

Boreau de Roincé, C., Ricard, J.-M., Garcin, A., Jay, M., Mandrin, J.-F., Lavigne, C., et Bouvier, J.-C. (2010). Lutte biologique par conservation de la biodiversité : fonctionnalités des auxiliaires vertébrés et invertébrés dans le contrôle des ravageurs du pommier (1ère partie). Infos CTIFL.

Boreau de Roincé, C., Lavigne, C., Mandrin, J.-F., Rollard, C., et Symondson, W.O.C. (2013). Early-season predation on aphids by winter-active spiders in apple orchards revealed by diagnostic PCR. Bull. Entomol. Res. *103*, 148–154.

Burnham, K.P., et Anderson, D.R. (2010). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (New York, NY: Springer).

conseil-veto.com, Appétence : définition.

Daloze, D., Braekman, J.-C., et Pasteels, J.M. Ladybird defence alkaloids: Structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). CHEMOECOLOGY *5–6*, 173–183.

Delfosse, E. (2005). Le nombre d'espèces d'Arachnides répertoriées en France et dans le monde (Arthropoda : Arachnida). Bull. D'Arthropoda 9–15.

Dictionary.com, Define Competition.

Dictionary.com, Define Predation.

Dictionary.com, Define Voracity.

FAO (2007). Glossary for phytosanitary terms. Int. Stand. Phytosanitary Meas. *5*.

Finke, D.L., et Denno, R.F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. Oecologia *149*, 265–275.

FranceAgriMer (2012). Observatoire des exploitations fruitières / données 2011. *Fruits et légumes*.

franceTVinfo (2016). Cash Investigation. Produits chimiques : nos enfants en danger.

Gurr, G., Wratten, S.D., et Altieri, M.A. (2004). Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods (Collingwood, Vic.; Wallingford [Oxfordshire: CSIRO Pub. ; CABI Pub.).

Hagley, E.A.C. (1989). Release of *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae) for control of the green apple aphid *Aphis pomi* Degeer (Homoptera: Aphididae). Can. Entomol. *121*, 309–314.

Hebets, E.A., Wesson, J., et Shamble, P.S. (2008). Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. Anim. Behav. *76*, 355–363.

Hogg, B.N., et Daane, K.M. (2011). Diversity and invasion within a predator community: impacts on herbivore suppression: Exotic spider impacts in a crop system. J. Appl. Ecol. *48*, 453–461.

Hogg, B.N., et Daane, K.M. (2014). The roles of top and intermediate predators in herbivore suppression: contrasting results from the field and laboratory: Herbivore suppression by a top predator. Ecol. Entomol. *39*, 149–158.

Hogg, B.N., Wang, X.-G., Levy, K., Mills, N.J., et Daane, K.M. (2013). Complementary effects of resident natural enemies on the suppression of the introduced moth *Epiphyas postvittana*. Biol. Control *64*, 125–131.

Holling, C.S. (1959). The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. Can. Entomol. *XCI*.

Hukusima, S., et Kondô, K. (1962). Further Evaluation in the Feeding Potential of the Predaceous Insects and Spiders in Association with Aphids Harmful to Apple and Pear Growing, and the Effect of Pesticides on Predators. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. *6*, 274–280.

INRA (1996). Lutte biologique, www7.inra.fr.

INRA (1997). Carpocapse des pommes et des poires, www7.inra.fr.

INRA (2014). La carpovirusine, un virus comme bio-insecticide, www.spe.inra.fr.

INRA (2015). Encyclop'Aphid : l'encyclopédie des pucerons - *D. plantaginea*, www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons.

INRA (2016). Guide Eco-Fruits - Lutte biologique par conservation, ephytia.inra.fr.

Isaia, M., Beikes, S., Paschetta, M., Sarva, S., Jakesavalu, J., et Badino, G. (2010). Spiders as potential biological controllers in apple orchards infested by *Cydia* spp. Lepidoptera: Tortricidae). 24th Eur. Congr. Arachnol. Bern 77–88.

Janssen, A., Montserrat, M., HilleRisLambers, R., Roos, A.M. de, Pallini, A., et Sabelis, M.W. (2006). Intraguild Predation Usually does not Disrupt Biological Control. Trophic Guild Interact. Biol. Control 21–44.

Kajak, A. (1978). Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions. Ekol. Pol.

Kobayashi, S. (1975). The effect of *Drosophila* Release on the Spider Population in a Paddy Field. Appl. Entomol. Zool. *10*, 268–274.

Korenko, S., et Pekár, S. (2010). Is there intraguild predation between winter-active spiders (Araneae) on apple tree bark? Biol. Control *54*, 206–212.

Korenko, S., Pekár, S., et Honěk, A. (2010). Predation activity of two winter-active spiders (Araneae: Anyphaenidae, Philodromidae). J. Therm. Biol. *35*, 112–116.

Landis, D.A., Wratten, S.D., et Gurr, G.M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. Annu. Rev. Entomol. *45*, 175–201.

Lucas, É. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. EJE *102*, 351–364.

Mansour, F. (1987). Spiders in sprayed et unsprayed cotton fields in Israel, their interactions with cotton pests and their importance as predators of the Egyptian cotton leaf worm, Spodoptera littoralis. Phytoparasitica *15*, 31–41.

Mansour, F., Rosen, D., et Shulov, A. (1980). Functional response of the spider *Chiracanthium mildei* [Arachnida: Clubionidae] to prey density. Entomophaga *25*, 313–316.

Mansour, F., Rosen, D., et Shulov, A. (1981). Disturbing effect of a spider on larval aggregations of *Spodoptera littoralis* . Entomol. Exp. Appl. *29*, 234–237.

Marc, P. (1993a). Analyse de facteurs eco-etho-physiologiques impliques dans les capacites predatrices des araneides : application a la lutte contre des ravageurs en milieu arbustif d'interet agronomique.

Marc, P. (1993b). Essais préliminaires d'utilisation d'Aranéides contre l'Anthonome du pommier *Anthonomus pomorum* L. (Coleoptera: Curculionidae) dans un verger non traité. Univ. Rennes.

Marc, P., et Canard, A. (1997). Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. Agric. Ecosyst. Environ. 229–235.

Marc, P., Canard, A., et Ysnel, F. (1999). Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. Agric. Ecosyst. Environ. *74*, 229–273.

Michalko, R., et Pekár, S. (2014). Is different degree of individual specialization in three spider species caused by distinct selection pressures? Basic Appl. Ecol. *15*, 496–506.

Michaud, J.P. (2003). A comparative study of larval cannibalism in three species of ladybird. Ecol. Entomol. *28*, 92–101.

Miñarro, M., Hemptinne, J.-L., et 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.

Monzó, C., Mollá, Ó., Castañera, P., et Urbaneja, A. (2009). Activity-density of Pardosa cribata in Spanish citrus orchards and its predatory capacity on Ceratitis capitata and Myzus persicae. BioControl *54*, 393–402.

Nentwig, W., et Wissel, C. (1986). A comparison of prey lengths among spiders. Oecologia *68*, 595–600.

Pekár, S., Michalko, R., Loverre, P., Líznarová, E., et Černecká, Ľ. (2015). Biological control in winter: novel evidence for the importance of generalist predators. J. Appl. Ecol. *52*, 270–279.

Pérez-Guerrero, S., Gelan-Begna, A., Tamajón, R., et Vargas-Osuna, E. (2013). Potential predation of non-webbuilding spider assemblage on cotton pests *Helicoverpa armigera* and *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). Biocontrol Sci. Technol. *23*, 335–347.

Pérez-Guerrero, S., Gelan-Begna, A., et Vargas-Osuna, E. (2014). Impact of *Cheiracanthium pelasgicum* (Araneae: Miturgidae) and *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) intraguild predation on the potential control of cotton pest *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Biocontrol Sci. Technol. *24*, 216–228.

Pfannenstiel, R.S. (2008). Development of the cursorial spider, *Cheiracanthium inclusum*(Araneae: Miturgidae), on eggs of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Entomol. Sci. *43*, 418–422.

Polis, G.A., Myers, C., et Holt, R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. Annu. Rev. Ecol. Syst. *20*, 297–330.

Ricard, J.-M., Boreau de Roincé, C., Mandrin, J.-F., Garcin, A., Jay, M., Lavigne, C., et Bouvier, J.-C. (2012). Ricard et al 2012 (3ème partie) Info 285p30-36.pdf. INFOS CTIFL 30–36.

Riechert, S.E., et Lockley, T. (1984). Spiders as biological control agents. Annu. Rev. Entomol. *29*, 299–320.

Rosenheim, J.A., et Harmon, J.P. (2006). The Influence of Intraguild Predation on the Suppression of a Shared Prey Population: An Empirical Reassessment. Trophic Guild Interact. Biol. Control 1–20.

Sloggett, J.J. (2010). Predation of ladybird beetles by the orb-web spider *Araneus diadematus* . BioControl *55*, 631–638.

Toft, S. (1997). Acquired food aversion of a wolf spider to three cereal aphids: Intra- and interspecific effects. Entomophaga *42*, 63–69.

Toft, S., et Wise, D.H. (1999). Growth, development, and survival of a generalist predator fed single- and mixed-species diets of different quality. Oecologia *119*, 191–197.

Uetz, G.W., Halaj, J., et Cady, A.B. (1999). Guild structure of spiders in major crops. J. Arachnol. 270–280.

Wyss, E. (1996). The effects of artificial weed strips on diversity and abundance of the arthropod fauna in a Swiss experimental apple orchard. Agric. Ecosyst. Environ. *60*, 47–59.

Wyss, E., Niggli, U., et Nentwig, W. (1995). The impact of spiders on aphid population in a strip-managed apple orchard. J. Appl. Entomol. *119*, 473–478.

Wyss, E., Villiger, M., Hemptinne, J.-L., et Müller-Schärer, H. (1999). 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. Entomol. Exp. Appl. *90*, 167–173.

Yasuda, H., et Kimura, T. (2001). Interspecific interactions in a tri-trophic arthropod system: effects of a spider on the survival of larvae of three predatory ladybirds in relation to aphids. Entomol. Exp. Appl. *98*, 17–25.

Préférences alimentaires des araignées : prédation des ravageurs et prédation intra-guilde en verger de pommiers

Blandine Polturat

Résumé

Les araignées sont des prédateurs généralistes. Leurs modes de chasse variés leur permettent d'exercer une prédation sur différents stades de développement de nombreux ravageurs. Cependant, elles s'attaquent aussi à des insectes auxiliaires, comme les coccinelles. Le bilan entre consommation de ravageurs et consommation d'auxiliaires conditionne l'utilisation des araignées pour la régulation des ravageurs. Dans cette étude, des tests de prédation en laboratoire ont été réalisés afin d'étudier la prédation de quatre genres d'araignées (*Anyphaena, Cheiracanthium, Icius* et *Philodromus)* sur deux auxiliaires et deux ravageurs : le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*), le carpocapse (*Cydia pomonella)*, la coccinelle *Adalia bipunctata* et les syrphes (Syrphidea). Les araignées ont exercé une prédation importante sur le puceron cendré (70% des *Anyphaena*, *Cheiracanthium* et *Philodromus* en ont consommé). De plus les *A*nyphaena et les *Philodromus* n'ont pas exprimé d'aversion pour les pucerons, même après en avoir été nourries pendant 4 semaines. Certaines araignées ont exercé une prédation sur trois stades de développement du carpocapse (œuf, larve néonate, larve en fin de développement). D'autre part, le risque de prédation intraguilde semble faible : pour chaque genre d'araignées, les auxiliaires ont été moins consommés que les ravageurs. Parmi les auxiliaires, les larves de syrphe ont été plus fréquemment consommées que les larves de coccinelles. Ces résultats sont discutés dans l'optique d'évaluer le potentiel de régulation des ravageurs par les araignées en verger, et le risque de prédation intra-guilde associé.

Mots-clés : araignées, prédation intraguilde, lutte biologique, coccinelle, syrphe, puceron, carpocapse

Abstract

Spiders are generalist predators. Their various hunting strategies allow them to limit pests of different species and at different development stages. However, spiders also consume beneficial insects like ladybirds. The use of spiders for biological control depends on the balance between the consumption of pests and beneficial insects. In this study, predation tests in laboratory conditions have been conducted in order to understand the predation behaviour of four spiders (genus: *Anyphaena, Cheiracanthium, Icius* and *Philodromus*) on two pests and two beneficial insects: the aphid *Dysaphis plantaginea*, the codling moth *Cydia pomonella*, the ladybird *Adalia bipunctata* and hoverflies (Syrphidae). Numerous spiders (70% of the *Anyphaena*, *Cheiracanthium* and *Philodromus*) consumed *D. plantaginea*. Furthermore, the *Anyphaena* and the *Philodromus* consumed as many aphids before and after being fed with it during 4 weeks. Some spiders consumed three development stages of the codling moth (egg, neonat larva, full-grown larva). Elsewhere, the risks of intraguild predation seems low: for each spider's genus tested, beneficial insects were less consumed than pests. Among beneficial insects, hoverfly's larvae was consumed more frequently than ladybird's larvae. These results are discussed in order to evaluate the potential of spiders in biological control and the risks of intraguild predation.

Keywords : spiders, intraguild predation, biological control, ladybird, hoverfly, aphid, codling moth