



Spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes influences generalist natural enemies and the potential for biological pest control

Colette Bertrand

► To cite this version:

Colette Bertrand. Spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes influences generalist natural enemies and the potential for biological pest control. Agricultural sciences. Université de Rennes, 2015. English. NNT: 2015REN1S161 . tel-01520767

HAL Id: tel-01520767

<https://theses.hal.science/tel-01520767>

Submitted on 11 May 2017

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

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



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Colette Bertrand

préparée dans les unités de recherche U.R.INRA 0980 SAD-Paysage et
U.M.R CNRS 6553 ECOBIO
Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

**L'hétérogénéité
spatiale et temporelle
des paysages
agricoles influence
les auxiliaires
généralistes des
cultures et le
potentiel de contrôle
biologique des
ravageurs**

**Thèse soutenue à Rennes
le 10 décembre 2015**

devant le jury composé de :

Sandrine PETIT

Directrice de Recherche, INRA Dijon
Rapporteur

Marc DUFRÈNE

Professeur, Université de Liège
Rapporteur

Yann CLOUGH

Chercheur, Université de Lund
Examineur

Aude BARBOTTIN

Chargée de Recherche, INRA Grignon
Examineur

Jacques BAUDRY

Directeur de Recherche, INRA Rennes
Directeur de thèse

Françoise BUREL

Directrice de Recherche, CNRS Rennes
Co-directrice de thèse



L'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles influence les auxiliaires généralistes des cultures et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs

Spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes influences generalist natural enemies and the potential for biological pest control

Thèse présentée et soutenue par Colette BERTRAND



Si cada día cae
dentro de cada noche,
hay un pozo
donde la claridad está encerrada.
Hay que sentarse a la orilla
del pozo de la sombra
y pescar luz caída
con paciencia.

Pablo Neruda

Si chaque jour
tombe dans chaque nuit
il existe un puits
où la clarté se trouve enclose.
Il faut s'asseoir sur la margelle
du puits de l'ombre
pour y pêcher avec patience
la lumière qui s'y perdit.

Remerciements

Merci à Albert Einstein, qui a su résumer en quelques lignes ce que tout bon thésard pourrait choisir de mettre comme citation de thèse (sans jamais oser bien évidemment) : "La théorie, c'est quand on sait tout et que rien ne fonctionne. La pratique, c'est quand tout fonctionne et que personne ne sait pourquoi. Ici, nous avons réuni théorie et pratique : Rien ne fonctionne... et personne ne sait pourquoi!". Mais ce travail de thèse ne s'est pas fait grâce à Einstein... Et beaucoup de personnes ont contribué de près ou de loin à faire en sorte que ça fonctionne quand même un peu!, et à donner du sens à cette thèse et aux trois ans que j'ai passé sur Rennes.

Un grand merci à mes deux **directeurs de thèse, Jacques et Françoise** : Merci de m'avoir offert l'opportunité de mener à bien ce travail de thèse. Merci pour votre confiance, vos conseils, vos relectures et tous vos commentaires enrichissants. Merci aussi pour les moments de convivialité en dehors de l'ambiance travail, que vous êtes toujours prêts à partager avec ceux qui vous entourent.

Merci à **Sandrine Petit et Marc Dufrêne**, d'avoir accepté la lourde tâche de lire et d'évaluer mon travail, ainsi qu'à **Yann Clough et Aude Barbottin** qui ont accepté d'être membres de mon jury de thèse : je sais que les échanges et discussions que j'aurai avec vous autour de ce travail seront l'occasion pour moi d'en apprendre d'avantage.

Merci également aux membres de mon comité de thèse, **Aude Vialatte, Annie Ouin, Anne Le Ralec, Luc Barbaro et Sylvie Guiet** : mes deux comités de thèse ont été des moments clés dans l'avancée de mon travail; merci pour ces échanges enrichissants qui m'ont permis d'y voir plus clair, mais également de me sentir plus confiante.

Merci à l'ensemble du **consortium FarmLand** : je mesure la chance que j'ai eu d'être intégrée dans cette dynamique, et j'ai énormément appris de vous tous. Ce projet a été pour moi l'occasion de faire des belles rencontres scientifiques... et aussi humaines! Merci notamment à **tous ceux qui ont contribué à l'acquisition des données** dans chacune des régions (la liste est longue, mais je sais que vous vous reconnaitrez) : sans vous pas de données, et sans données = ... (là vous imaginez un gros trou vide avec vraiment Rien dedans). Merci à **Clélia**, qui s'est acquittée de la lourde tâche (et ce n'est pas fini...) de gestion du projet : merci notamment pour ta patience malgré nos flots continus de mails "y'a un problème!", "je crois que ça ne va pas être possible", "je ne suis pas d'accord", "je sais qu'on en a déjà discuté mais". Merci à **Assu**, pour m'avoir transmis son savoir de SIGiste et sans qui la sélection des paysages Rennais ne serait toujours pas achevée! Merci à **David et François**, pour avoir passé du temps à me procurer des données cartos (que je n'ai malheureusement pas pu utiliser), et répondu à chacun de mes mails avec patience. Je tiens à remercier tout particulièrement les **FarmLands Girls** (Romain Carrié je ne t'oublie pas!) : c'était réconfortant d'être à plusieurs dans la même galère! et je ne garde que de bons souvenirs de nos petites réunions à comité réduit. Merci enfin (et surtout) à **Romain Georges** : ton organisation, ton efficacité et ton enthousiasme ont fait que "*(FarmLand Rennes?)*" devienne "FarmLand Rennes, we did it!!", et le tout toujours dans la bonne humeur (quoique un peu moins après une heure à me regarder rire à côté de la kangoo dans le fossé :-)

Merci à l'ensemble des **agriculteurs** qui ont gentiment accepté que j'investisse leurs parcelles! Merci surtout à l'ensemble des personnes qui m'ont aidé de près ou de loin pour mon terrain, mes déters, ou mes démarches administratives : **Eléonore Marais, Diab Al Hassan, Olivier Jambon, Cyril Courtial, Charlène Puzin, Xavier Lair, Gérard Savary, Jean Luc Roger, Stéphane Saubin**, (et bien sûr **carabes, araignées, pucerons, Kangoo et 307**). Merci notamment à **Lea Leclercq et Meichun Duan**, qui ont su faire de ma deuxième année de terrain un moment (presque) de détente! Et merci aussi à **Marie** : avec toi chantant à tue-tête sur Nostalgie et chassant aimablement les poules du chemin, les relevés d'occupation du sol sous la pluie sont presque des souvenirs agréables!

Merci à mon unité d'accueil, **le SAD-Paysage** (ou dois-je maintenant l'appeler PROUT ou BIG-P ou ...?) et ceux qui sont passé par ses murs pendant mes trois années de thèse : **Elven, Jean Luc, Bénédicte, Maryvonne, Gilles, Nausicaa, Gérard, Stéphanie, Hugues, Audrey, Elisa, Ghislaine, Marie-Do, Alexandra, Julien, Camille, Marie, Rémi, Jacques, Christophe, Bernadette, Alexandre et Claudine** (heureusement que je connais le plan du couloir par cœur, que c'est une petit unité et que vous n'êtes pas 80... la liste aurait été plus compliquée!) : votre gentillesse, votre accueil, et la bonne humeur qui règne font que je me suis sentie avec vous un peu comme à la maison. J'ai d'ailleurs un peu de mal à l'idée de devoir abandonner ma chambre et notre salon... euh pardon : mon bureau et la salle café. Merci à tous ceux qui nous ont fourni en chouquettes et mots fléchés. Merci à **Ghislaine**, pour son efficacité et ses précieux conseils administratifs, mais également pour tous nos papotages "hors travail". Merci à **Alexandre, Audrey et Stéphanie**, pour les quelques relectures de thèse ou articles, mails en allemand, conversations statistiques ou agronomiques. Merci à **Béné, Audrey, Hugues, Gilles, et Julien** pour tous les moments d'amitié extra-boulot partagés, qui m'ont permis d'oublier un peu ma thèse le temps d'une soirée! Merci surtout à **Elven** : les soirées avec toi c'est traquenard, mais pour le coup, même si on ne dirait pas comme ça, c'est salutaire! Merci enfin à **Marie et Camille**, pour tous les moments bisounours : avec vous, et en toute circonstance, on rigole et on voit la vie en rose, en jaune et en vert (et tout ça juste en buvant du sirop de fraise!). Je n'ai plus qu'une chose à ajouter... **départ cantine! et tournée de frites générale!**

Spéciale dédicace à **Popo, Lulu, Lisa, Candou, Stéph et Ben** : Bon, on ne peut pas dire que vous soyez directement responsables du déroulement de ma thèse pendant ces trois ans à Rennes... Mais vous êtes encore est toujours là, malgré la distance et nos parcours si différents! Les moments passés avec vous c'est toujours comme un grand bol d'air frais.

Papa, Maman, Marianne et Simon : Si j'en suis là aujourd'hui, c'est en grande partie grâce à vous. Merci de m'accompagner (et de me supporter) depuis bientôt 29 ans. "Bisovs" à tous les quatre!

Merci enfin à **Guillaume** : je suis heureuse d'avoir pu partager au quotidien cette expérience avec toi. C'est une deuxième page qui se tourne, mais je sais que ce n'est encore que le début d'une belle aventure!

Sommaire

REMERCIEMENTS	5
SOMMAIRE	7
INTRODUCTION GENERALE	11
1. AGRICULTURE ET BIODIVERSITE	12
1.1. <i>Les effets négatifs et positifs de l'agriculture sur la biodiversité</i>	12
1.1.1. Les paysages agricoles sont source de biodiversité	12
1.1.2. Les effets négatifs de l'intensification agricole sur la biodiversité.....	13
1.2. <i>La biodiversité des espaces agricoles est source de services écosystémiques</i>	15
2. LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS EN GRANDES CULTURES CEREALIERES	17
2.1. <i>Les ravageurs des céréales et leurs ennemis naturels</i>	17
2.1.1. Principaux ravageurs des céréales.....	17
2.1.2. Auxiliaires spécialistes et auxiliaires généralistes des ravageurs herbivores.....	18
2.1.3. Les coléoptères carabiques et les araignées, des auxiliaires généralistes efficaces	19
2.2. <i>Des facteurs biotiques influencent la prédation des ravageurs par les auxiliaires généralistes</i>	22
2.2.1. Le taux de prédation est fonction de facteurs propres à chaque individu	22
2.2.2. Le taux de prédation est fonction de la structure des communautés d'auxiliaires	23
2.2.3. Le taux de prédation est fonction de la structure des communautés de proies	24
2.3. <i>Des facteurs environnementaux influencent les communautés d'auxiliaires généralistes, et par conséquent le contrôle biologique des ravageurs</i>	25
3. L'HETEROGENEITE DES PAYSAGES AGRICOLES ET SON INFLUENCE SUR LES AUXILIAIRES GENERALISTES ET LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS	28
3.1. <i>L'écologie du paysage et le concept d'hétérogénéité</i>	28
3.2 <i>Effets connus de la surface d'habitats semi-naturels sur les auxiliaires généralistes des cultures et sur le contrôle biologique des ravageurs</i>	29
3.3. <i>Le rôle de l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la mosaïque des cultures</i>	32
3.3.1. Les surfaces cultivées, une mosaïque d'habitats diversifiés susceptible d'influencer les auxiliaires des cultures et le contrôle biologique des ravageurs.....	32
3.3.2. L'hétérogénéité temporelle, une dimension négligée.....	34
4. PROBLEMATIQUE GENERALE DE LA THESE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT	36
4.1. <i>Positionnement de ce travail dans le cadre du projet de recherche FarmLand</i>	36
4.2. <i>Questions et hypothèses de recherche</i>	37
4.3. <i>Organisation du manuscrit</i>	39
CHAPITRE I. METHODOLOGIE	43
1. INTRODUCTION AU CHAPITRE I.....	44
2. PRESENTATION DES DIFFERENTS SITES D'ETUDE	44
2.1. <i>Etude de terrain 'FarmLand 2013' : des paysages agricoles sélectionnés dans 7 régions européennes</i>	44
2.1.1. Présentation des sept régions	44
2.1.2. 380 parcelles de céréales échantillonnées dans 203 paysages agricoles de 1km ²	48
2.1.3. Présentation des paysages sélectionnés	48
2.2. <i>Etude de terrain 'FarmLand 2013' : Sélection des paysages et des parcelles de céréales échantillonnées - cas particulier de la région 'Armorique'</i>	49

2.2.1. Présentation de la zone d'étude	49
2.2.2. Sélection de parcelles de céréales dans 27 paysages agricoles de 1km ²	49
2.2.3. Présentation des paysages sélectionnées	52
2.3. Etude de terrain 'ZAA 2014' : Sélection de 21 parcelles de blé sur la Zone Atelier Armorique	54
2.3.1. Présentation du site atelier de Pleine-Fougères	54
2.3.2. Méthode de sélection des parcelles de blé	55
2.3.3. Présentation des parcelles de blé sélectionnées	56
3. METHODES D'ECHANTILLONNAGE DES DONNEES BIOLOGIQUES	58
3.1. Echantillonnage et identification des coléoptères carabiques et des araignées	58
3.1.1. Méthode de piégeage et plan d'échantillonnage	58
3.1.2. Identification des arthropodes	59
3.2 Estimation du potentiel de contrôle biologique.....	60
4. METHODES STATISTIQUES.....	61
4.1. Données disponibles	61
4.2. Corrélation et régression linéaire	61
4.3. Random forests.....	63
4.4. Analyses multivariées	63
CHAPITRE II. AVANT-PROPOS : RELATIONS ENTRE LES COMMUNAUTES D'AUXILIAIRES GENERALISTES ET LES TAUX DE PREDATION DE PUCERONS DANS LES PARCELLES DE CEREALES	65
PREAMBULE : CONCEPTS DE BASE SUR LES SYSTEMES PROIE-PREDATEUR	66
INTRODUCTION AU CHAPITRE II : OBJECTIFS ET METHODOLOGIE.....	69
RESUME DU CHAPITRE II	71
1. INTRODUCTION	72
2. MATERIEL ET METHODES.....	74
2.1. Récolte des données	74
2.2. Analyse des données.....	76
2.2.1. Relations entre les communautés de carabes et d'araignées piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons	76
2.2.2. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons	77
3. RESULTATS	78
3.1. Description du jeu de données.....	78
3.2. Relations entre les communautés d'auxiliaires piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons.....	79
3.3. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons.....	80
4. DISCUSSION.....	81
4.1. Relations entre les communautés d'auxiliaires piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons.....	81
4.2. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons.....	82
5. CONCLUSION	83
CHAPITRE III. INFLUENCE DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES PAYSAGES AGRICOLES SUR LES AUXILIAIRES GENERALISTES DES CULTURES ET LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS.....	85
INTRODUCTION AU CHAPITRE III : OBJECTIFS ET METHODOLOGIE.....	86

RESUME DU CHAPITRE III	89
1. INTRODUCTION	91
2. MATERIAL AND METHODS	93
2.1. <i>Study regions and landscape selection within regions</i>	93
2.2. <i>Characterization of landscape spatial heterogeneity</i>	94
2.3. <i>Sampling design and data collection</i>	96
2.4. <i>Statistical analyses</i>	97
3. RESULTS	98
4. DISCUSSION	100
ACKNOWLEDGEMENTS	102
CHAPITRE IV. VARIABILITE INTRA-ANNUELLE DE L'INFLUENCE DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES PAYSAGES AGRICOLES SUR LES AUXILIAIRES GENERALISTES ET LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS	103
INTRODUCTION AU CHAPITRE IV : OBJECTIFS ET METHODOLOGIE	104
RESUME DU CHAPITRE IV	107
1. INTRODUCTION	109
2. MATERIALS AND METHODS	111
2.2. <i>Sampling protocol</i>	112
2.3. <i>Landscape descriptors</i>	114
2.4. <i>Data analysis</i>	114
2.4.1. <i>Predator assemblages and BCP across the season</i>	114
2.4.2. <i>The effect of mean field size on predator assemblages and BCP</i>	115
3. RESULTS	116
3.1. <i>Predator communities</i>	116
3.1.1. <i>Description of the assemblages and changes across the season</i>	116
3.1.2. <i>Effects of mean field size</i>	117
3.2. <i>Biological control potential</i>	120
4. DISCUSSION	121
5. CONCLUSIONS	123
ACKNOWLEDGEMENTS	124
CHAPITRE V. INFLUENCE DE L'HETEROGENEITE TEMPORELLE DE LA MOSAÏQUE DES CULTURES SUR LES AUXILIAIRES GENERALISTES ET LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS	125
INTRODUCTION AU CHAPITRE V : OBJECTIFS ET METHODOLOGIE	126
RESUME DU CHAPITRE V	129
1. INTRODUCTION	131
2. MATERIAL AND METHODS	133
2.1. <i>Study site</i>	133
2.2. <i>Sampling design and data collection</i>	133
2.3. <i>Characterization of the spatial and temporal heterogeneity of the cultivated area</i>	135
2.4. <i>Statistical analyses</i>	139
3. RESULTS	144
3.1. <i>Effects of spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on carabid abundance, evenness and species richness</i>	144
3.2. <i>Effects of spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on the species composition of carabid assemblages</i>	147

4. DISCUSSION.....	149
5. CONCLUSIONS.....	152
ACKNOWLEDGEMENTS	153
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	155
1. BILAN DES CONNAISSANCES PRODUITES.....	157
1.1. <i>La mosaïque agricole joue un rôle important pour les auxiliaires des cultures</i>	157
1.2. <i>L'hétérogénéité de configuration des paysages : une composante essentielle</i>	158
1.3. <i>Temporalité des relations entre paysage et biodiversité</i>	159
1.4. <i>L'effet de l'hétérogénéité des paysages varie en fonction des groupes d'espèces considérés, qui différent par leurs traits d'histoire de vie</i>	161
2. PRENDRE EN COMPTE L'HETEROGENEITE DES PAYSAGES AGRICOLES, LIMITES ET PERSPECTIVES.....	163
2.1. <i>Comment caractériser l'hétérogénéité des paysages? Le choix des métriques</i>	163
2.1.1. Hétérogénéité spatiale	163
2.1.2. Hétérogénéité temporelle	167
2.2. <i>Vers une approche fonctionnelle des paysages agricoles</i>	167
2.3. <i>Hétérogénéité de la mosaïque des cultures : prendre en compte les pratiques agricoles</i>	168
3. PERSPECTIVES CONCERNANT L'EVALUATION DES EFFETS DE L'HETEROGENEITE DU PAYSAGE SUR LES COMMUNAUTES D'AUXILIAIRES ET LE CONTROLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS	171
4.1. <i>Etudier la dynamique des populations d'auxiliaires</i>	171
4.2. <i>Comment mesurer le contrôle biologique des ravageurs ?</i>	172
4. CONCLUSION ET PERSPECTIVES CONCERNANT LA PROTECTION INTEGREE DES CULTURES ET L'AMENAGEMENT DES PAYSAGES AGRICOLES	175
BIBLIOGRAPHIE	177
ANNEXES.....	193
ANNEXE I.1.....	194
ANNEXE I.2.....	195
ANNEXE I.3.....	197
ANNEXE II.1.....	199
ANNEXE III.1.....	202
ANNEXE III.2.....	209
ANNEXE IV.1.....	210
ANNEXE IV.2.....	214
ANNEXE V.1.....	217
ANNEXE V.2.....	219
ANNEXE VI.....	221
INDEX DES TABLEAUX.....	223
INDEX DES FIGURES.....	224

Introduction générale

1. Agriculture et biodiversité

Le concept de 'biodiversité' est apparu dans les années 1980 et a été popularisé suite au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992. La Convention sur la Diversité Biologique, adoptée au cours de ce sommet, définit la biodiversité comme la « *variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes* ». Dans le cadre de ce manuscrit, nous nous intéresserons plus particulièrement à la diversité spécifique (ou diversité entre espèces), qui se définit comme le nombre d'espèces différentes, leur nature et leur abondance dans un écosystème donné.

Le Sommet de la Terre à Rio représente une étape importante dans la prise de conscience générale de l'érosion de la biodiversité. Cette dernière est menacée par les activités humaines, et certains auteurs parlent même d'une 'sixième crise d'extinction de la biodiversité' (Ceballos *et al.*, 2015). Le taux actuel de disparition des espèces est le plus élevé jamais enregistré avec entre 17 000 et 100 000 espèces qui disparaîtraient chaque année. Selon L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, <http://www.iucn.org/fr/>), la perte et la dégradation des habitats sont les principales causes de déclin de 85% des espèces en danger.

Les surfaces agricoles abritent une grande partie de la biodiversité de la planète (Pimentel *et al.*, 1992). En Europe de l'ouest, elles couvrent près de 50% du territoire (FAOSTAT, <http://faostat3.fao.org/home/F>), et constituent donc des zones clés quant aux enjeux de protection de la biodiversité. En Allemagne par exemple, 75% des espèces en danger sont localisées dans des zones gérées par l'agriculture et la sylviculture (Tscharntke *et al.*, 2005). L'agriculture entretient donc des relations étroites avec la biodiversité : elle peut la menacer ou contribuer à la maintenir, elle peut également en bénéficier.

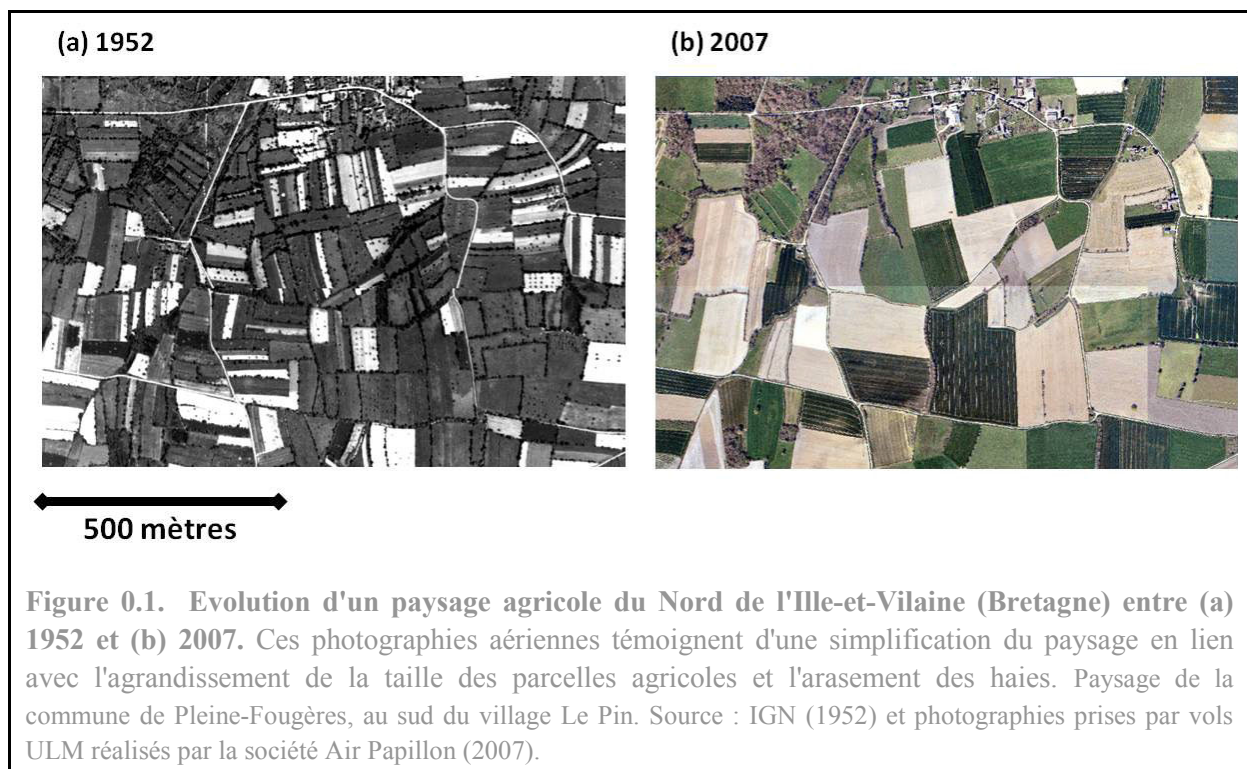
1.1. Les effets négatifs et positifs de l'agriculture sur la biodiversité

1.1.1. Les paysages agricoles sont source de biodiversité

Il est possible de distinguer deux types de biodiversité dans les milieux agricoles : la biodiversité agricole, qui correspond à la biodiversité domestique planifiée par l'agriculteur (plantes cultivées et animaux d'élevage), et la biodiversité sauvage, dont certaines espèces peuvent jouer un rôle déterminant dans le fonctionnement de l'agro-écosystème (comme par exemple les pollinisateurs ou les vers de terre). Les paysages agricoles favorisent en effet de nombreuses espèces sauvages qui se sont adaptées à cette forme très répandue d'utilisation des terres. La déprise des terres agricoles, qui conduit à un enfrichement et une fermeture des

paysages, est d'ailleurs considérée comme une menace pour la biodiversité (Moreira and Russo, 2007). Les terres agricoles sont caractérisées par un niveau de ressources alimentaires important, comme par exemple une forte biomasse ou des fruits dont sont susceptibles de bénéficier beaucoup d'espèces (Tscharntke *et al.*, 2005). Les populations de bourdons ou d'abeilles, dont les abondances sont très dépendantes de celles des fleurs, sont ainsi fortement favorisées par la présence de cultures entomophiles. Le colza, par exemple, fournit de grandes quantités de nectar ou de pollen (Westphal *et al.*, 2003). Mais les transformations profondes des paysages agricoles au cours des dernières décennies posent de graves problèmes environnementaux et seraient à l'origine du déclin de cette biodiversité sauvage.

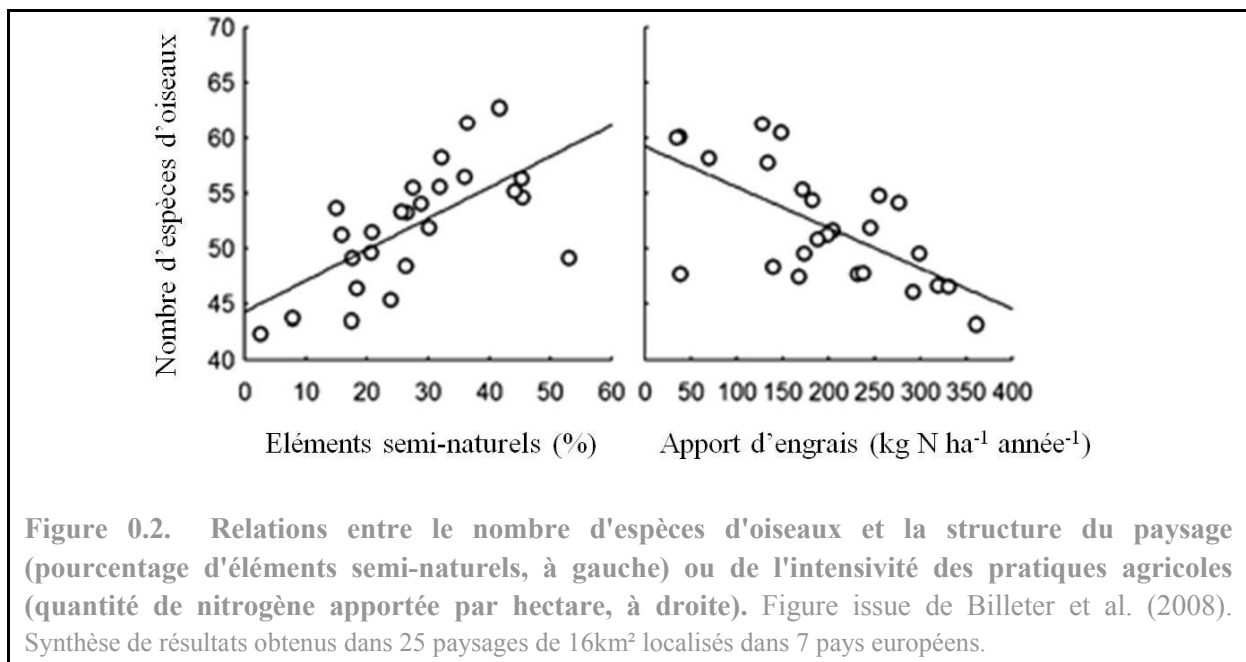
1.1.2. Les effets négatifs de l'intensification agricole sur la biodiversité



Dans les pays occidentaux, à partir de la seconde moitié du 20^{ème} siècle, l'intensification de l'agriculture a été caractérisée par un ensemble de modifications des pratiques agricoles et des exploitations (Robinson and Sutherland, 2002; Tscharntke *et al.*, 2005) : développement des pesticides et des fertilisants d'origine chimique, raccourcissement des rotations, diminution de la diversité des cultures et utilisation de variétés à fort rendement, mécanisation des outils et augmentation de la taille du parcellaire. Elle a permis d'augmenter très fortement les rendements et la production agricole (Matson *et al.*, 1997; Stoate *et al.*, 2001), et de répondre ainsi à la demande croissante de nourriture de la part d'une population mondiale de plus en plus nombreuse. L'intensification de l'agriculture entraîne des changements de

l'utilisation des terres et une forte modification de la structuration des paysages (**Figure 0.1**). Les exploitations agricoles se spécialisent et la diversité des éléments cultivés dans le paysage diminue. La conversion en terres arables d'éléments semi-naturels, l'arasement des haies et l'augmentation de la taille du parcellaire conduisent à une simplification des paysages (Robinson and Sutherland, 2002).

Ces modifications des systèmes agricoles et des paysages sont aujourd'hui considérées comme l'une des causes majeures de l'érosion de la biodiversité (Matson *et al.*, 1997; Stoate *et al.*, 2001; Benton *et al.*, 2003; Tschamntke *et al.*, 2005).



Des études montrent par exemple que :

- Les insecticides induisent des effets létaux et sub-létaux sur un large éventail d'organismes, compromettant le bon fonctionnement des écosystèmes (e.g. Desneux *et al.*, 2007; Geiger *et al.*, 2010).
- Les labours profonds et répétés causent des mortalités directes chez certains groupes comme les vers de terre (Le Roux *et al.*, 2008).
- L'utilisation d'engrais est corrélée à une réduction du nombre d'espèces de plantes rencontrées dans les parcelles agricoles. En diminuant la disponibilité des graines d'adventices et l'abondance de beaucoup d'espèces d'insectes, les engrais ont également un effet négatif sur le nombre d'espèces d'oiseaux (Billeter *et al.*, 2008) (**Figure 0.2**).
- La diminution du pourcentage d'éléments semi-naturels dans les paysages agricoles a un impact négatif sur le nombre d'espèces de plantes, d'oiseaux et d'arthropodes (e.g.

Billeter *et al.*, 2008) (**Figure 0.2**). L'homogénéisation des paysages conduit à une banalisation des communautés par une diminution des espèces rares et une augmentation des espèces communes (Le Roux *et al.*, 2008).

Outre la disparition d'espèces uniques et irremplaçables, l'érosion de la biodiversité sauvage des milieux agricoles compromet de nombreux services rendus par la nature à l'agriculture, avec des conséquences économiques souvent négligées.

1.2. La biodiversité des espaces agricoles est source de services écosystémiques

Les bénéfices pour l'agriculture du maintien de la biodiversité sont nombreux, notamment via les 'services écosystémiques' que cette biodiversité fournit en milieu agricole. La notion de services écosystémiques est définie par Daily (1997) comme « *les conditions et les processus par lesquels les écosystèmes [...] maintiennent ou améliorent la vie humaine* ». Cette approche anthropocentrée de la biodiversité a été fortement popularisée dans les années 2000, suite au lancement par l'ONU du Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005) dont l'objectif était d'évaluer les conséquences des modifications des écosystèmes sur le bien-être humain.

En milieu agricole, les arthropodes occupent une place importante dans la biodiversité totale des cultures, et beaucoup sont à l'origine de fonctions écologiques conduisant à des services écosystémiques dits de soutien ou de régulation. On estime par exemple aujourd'hui que la production de près de 85% des espèces cultivées en Europe est directement dépendante de la pollinisation entomophile (Williams, 1994). Dans le monde la valeur économique de l'activité pollinisatrice des insectes est chiffrée à 153 milliards d'euros (Gallai *et al.*, 2009). Ce service de pollinisation, assuré essentiellement par les abeilles, permet d'augmenter les rendements et d'améliorer la qualité des récoltes. Dans le contexte actuel de réduction de l'usage des produits phytosanitaires en Europe (cf. politiques environnementales adoptées par l'Union Européenne - directive européenne 2009/128/CE), la régulation naturelle des ravageurs par des arthropodes prédateurs est un autre exemple de service de régulation d'intérêt.

Le contrôle biologique - ou lutte biologique - est défini par l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB, <http://www.iobc-global.org/index.html>) comme l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés aux cultures par des ravageurs ou des maladies. Il existe aujourd'hui trois formes principales de contrôle biologique (Eilenberg *et al.*, 2001): par introduction, par inoculation ou inondation, ou par conservation. Les deux premières méthodes consistent à introduire dans l'environnement - de façon durable ou ponctuelle - des ennemis des ravageurs (dits 'auxiliaires'). Elles sont généralement utilisées en cultures pérennes ou sous serre. La lutte biologique par conservation ('conservation biological control') est quant à elle définie par Eilenberg *et al.* (2001) comme une « *modification de l'environnement ou des pratiques existantes pour protéger et favoriser les*

populations d'ennemis naturels (déjà présents dans les parcelles cultivées ou leur environnement) afin de réduire l'impact des ravageurs sur les cultures ».

Dans le cadre de cette thèse nous nous intéresserons plus précisément au contrôle biologique par conservation. L'objectif est de mieux gérer les populations d'auxiliaires en manipulant l'habitat à l'intérieur ou à l'extérieur des parcelles agricoles (voir Landis *et al.*, 2000). Cet objectif passe par une bonne connaissance des facteurs qui influencent les communautés d'auxiliaires concernées et leur potentiel de contrôle biologique.

2. Le contrôle biologique des ravageurs en grandes cultures céréalières

L'Union Européenne est l'un des plus grands producteurs mondiaux de céréales. En 2012, les céréales - dont le blé représente pratiquement la moitié de la production - occupaient plus de 50% des terres cultivées (Eurostats, <http://ec.europa.eu/eurostat/fr>). Les cultures céréalières sont donc des zones clés quant aux objectifs de protection de la biodiversité et de réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires tout en maintenant un niveau de production agricole élevé.

2.1. Les ravageurs des céréales et leurs ennemis naturels

2.1.1. Principaux ravageurs des céréales

Tableau 0.1. Principaux ravageurs du blé et de l'orge en zone tempérée. Source: www.fiches.arvalis-infos.fr

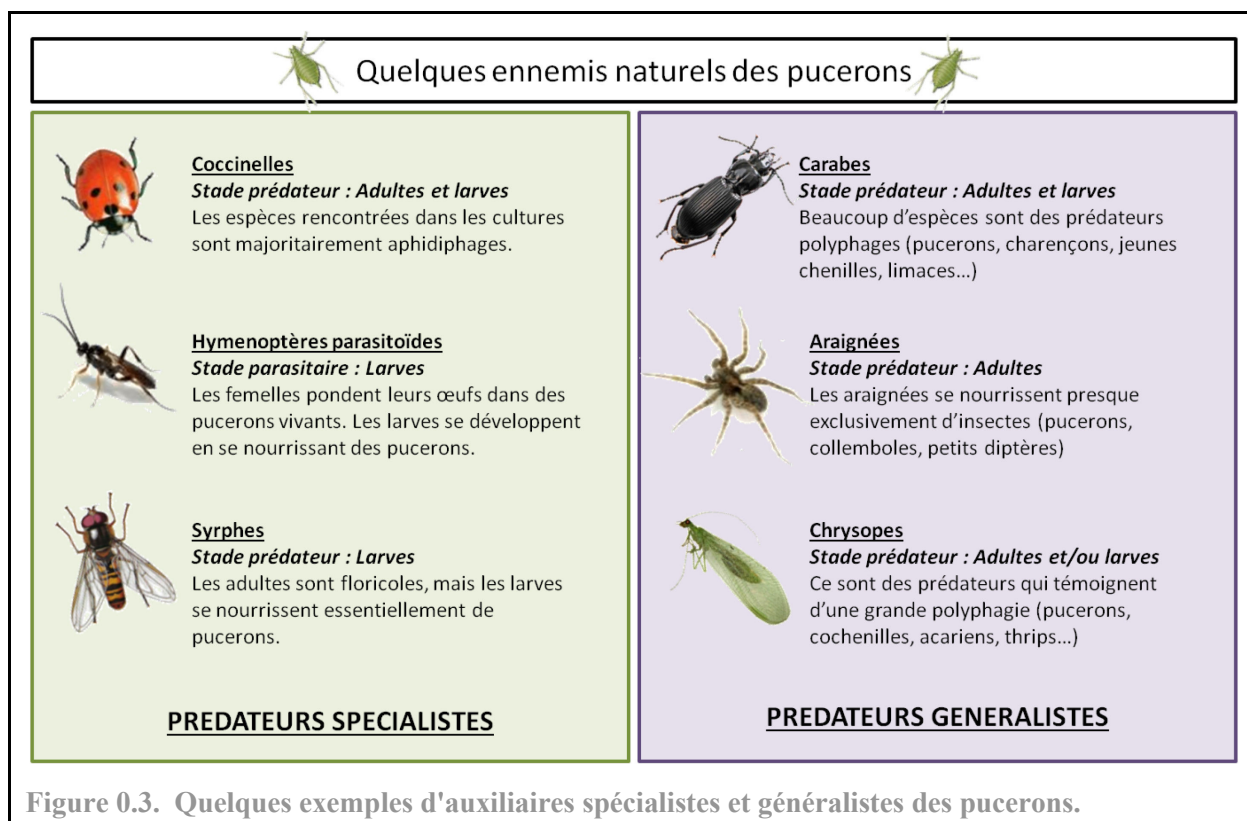
Ravageurs		Période de nuisibilité	Dégâts occasionnés
Limaces (Gastéropodes)	Limace grise (<i>Deroceras reticulatum</i>)	Automne	Germes dévorés à la levée; Jeunes plantules consommées
	Limace noire (<i>Arion hortensis</i>)		
Pucerons (Hémiptères)	Puceron des épis (<i>Sitobion avenae</i>)	Printemps	Prélèvement de la sève des épis
	Puceron du feuillage (<i>Metopolophium dirhodum</i>)	Printemps	Prélèvement de la sève des feuilles
	Puceron vecteur JNO (<i>Rhopalosiphum padi</i>)	Automne	Prélèvement de la sève des feuilles / transmission du virus de la Jaunisse Nanisante de l'Orge
Cicadelles (Hémiptères)	<i>Psammotettix alienus</i>	Automne	Prélèvement de la sève des feuilles / transmission du virus des pieds chétifs
Cécidomyies (Diptères)	Cécidomyie jaune (<i>Contarinia tritici</i>)	Printemps	Les larves consomment les fleurs (étamines et ovaires) et les grains
	Cécidomyie orange (<i>Sitodiplosis mosellana</i>)		
Mouches (Diptères)	Mouche mineuse (<i>Agromyza sp.</i>)	Printemps	Piqûres de nutrition sur les feuilles
Tordeuses (Lépidoptères)	Tordeuse des céréales (<i>Cnephasia pumicana</i>)	Printemps	Les larves s'attaquent aux tiges et au contenu des épillets
Criocères (Coléoptères)	Lemas (<i>Oulema melanopa</i> et <i>Oulema lichenis</i>)	Printemps	Adultes et larves consomment les feuilles

Les ravageurs des céréales sont nombreux et regroupent des gastéropodes, des insectes, des acariens et des nématodes. Les dommages qu'ils occasionnent peuvent être de plusieurs types: consommation des feuilles et des fruits, succion de la sève, attaque des racines ou transmission de pathogènes. Le **Tableau 0.1** présente les principaux ravageurs du blé et de l'orge dans les zones tempérées. On retiendra essentiellement les pucerons, qui comptent

parmi les ravageurs les plus importants des plantes cultivées en milieu tempéré (avec des attaques possibles à l'automne, au printemps ou pendant l'été), ainsi que les limaces (la limace grise et la limace noire) qui peuvent poser problème sur les plantules à l'automne.

2.1.2. Auxiliaires spécialistes et auxiliaires généralistes des ravageurs herbivores

Deux classes d'ennemis naturels attaquent les ravageurs herbivores: des auxiliaires spécialistes qui se nourrissent d'une ou d'un petit nombre d'espèces, et des auxiliaires généralistes qui possèdent un spectre de proies beaucoup plus large (**Figure 0.3**).



Plusieurs études font l'hypothèse qu'un contrôle efficace des ravageurs ne serait possible que lorsqu'il existe une forte spécificité des proies (Symondson *et al.*, 2002a). Cependant, beaucoup d'arthropodes sont des prédateurs polyphages. Une alimentation variée est supposée accroître leur fécondité, longévité, survie ou taux de développement (Oelbermann and Scheu, 2002; Harwood *et al.*, 2009). Le rôle qu'ils peuvent avoir en tant qu'auxiliaires des cultures est aujourd'hui mieux connu, et des travaux ont prouvé que des assemblages ou guildes de prédateurs généralistes sont susceptibles d'engendrer un contrôle efficace des populations de ravageurs. Symondson *et al.* (2002a) montrent ainsi que dans à peu près 75% des études publiées, les prédateurs généralistes induisent des réductions significatives des abondances de ravageurs.

Les parcelles agricoles sont des milieux peu stables (voir Murdoch, 1975), dans lesquelles le comportement de prédation opportuniste des auxiliaires généralistes présente un grand intérêt. Ils sont en mesure d'exploiter rapidement les ressources alimentaires disponibles, et persistent dans les habitats même lorsqu'une proie donnée est absente. Leur présence relativement constante pourrait permettre de maintenir un grand nombre de ravageurs à de faibles densités, ou du moins contribuer à ralentir les phases de croissance rapide des populations de ravageurs (bien souvent responsables d'attaques importantes) (Murdoch *et al.*, 1985).

Les auxiliaires généralistes les plus étudiés, et qui dominent dans nos régions agricoles, sont les araignées et les coléoptères carabiques (**voir Encadré 1**). Les araignées se nourrissent presque exclusivement d'insectes (Nyffeler and Sunderland, 2003), et les carabes présentent des régimes alimentaires variés selon les espèces, mais essentiellement polyphages (**voir Encadré 2**) (Lovei and Sunderland, 1996; Kromp, 1999). *Pterostichus melanarius* serait par exemple une espèce ultra-généraliste, tout comme *Pterostichus madidus* qui est capable de consommer des mollusques, chilopodes, araignées, acariens, collemboles, pucerons, chenilles ou diptères (Dajoz, 2002).

2.1.3. Les coléoptères carabiques et les araignées, des auxiliaires généralistes efficaces

2.1.3.1. Contrôle biologique des pucerons

Selon Chiverton (1986) et Riechert and Bishop (1990), les carabes et les araignées entraînent une régulation des populations de pucerons de type "top-down", permettant d'aboutir à une diminution des dégâts occasionnés sur les plantes ou une diminution des pertes de rendement. Près de 80% des études menées en milieu agricole témoignent d'une réduction significative des populations de pucerons par des auxiliaires généralistes. Les dégâts occasionnés sur les cultures sont quant à eux limités dans 50% des cas (Symondson *et al.*, 2002a). Bien qu'étant considérés comme de la nourriture de mauvaise qualité pour les prédateurs généralistes (Toft, 2005), les pucerons représentent tout de même 10 à 60% des proies des araignées linyphiides dans le blé et le maïs (Nyffeler and Sunderland, 2003). Les individus consommés par les carabes ou les araignées sont essentiellement ceux qui tombent du feuillage sous l'effet du vent et de la pluie, ou suite au phénomène de thanatose qui leur permet d'échapper aux parasitoïdes. Cette prédation limite considérablement le nombre de pucerons susceptibles de regrimper et recoloniser les plantes (Winder, 1990). Le taux de chute des pucerons est d'ailleurs un facteur considéré comme crucial pour l'efficacité du contrôle biologique par les carabes. Il est assez variable selon la culture, et est plus important au printemps lorsque les densités de pucerons dans les parcelles sont encore faibles (Kromp, 1999).

ENCADRE 1.

Cycle de vie des araignées

(Öberg 2007 ; Roberts 2010)

Les araignées sont un groupe très diversifié d'arthropodes prédateurs, pouvant présenter des exigences écologiques et des traits d'histoire de vie contrastés. Suivant les espèces, la longévité d'une araignée varie de quelques mois à plusieurs années. En milieu agricole la plupart des espèces arrivent à maturité et se reproduisent au cours d'une année.

Dans nos régions, deux des familles les plus communes en milieu agricole sont les Linyphiidae et les Lycosidae, qui diffèrent par leurs modes de dispersion et leur stratégies de chasse. Les linyphiides sont généralement de petites araignées qui capturent leurs proies grâce à des toiles. Elles se reproduisent du printemps à l'automne et hivernent à différents stades de développement. Elles se dispersent dans les airs attachées à des fils de soie (ballooning), ce qui leur permet de parcourir de grandes distances. Les lycosides sont des araignées qui chassent à courre. En plus d'attraper leurs proies en déplacement, elles peuvent aussi restées tapies et attendre que la proie vienne à elles. Elles se dispersent en marchant. La plupart des lycosides se reproduisent au printemps ou à l'été, et hivernent au stade d'immatures. Après la reproduction et la ponte, les femelles tissent de solides cocons de soie dans lesquelles elles transportent leurs oeufs jusqu'à éclosion. Les nouveau nés demeurent au cours de la première semaine regroupés sur l'abdomen de leur mère.

Cycle de vie des coléoptères carabiques

(Dajoz 2002 ; Holland 2002)

La durée de vie des individus dépend des espèces, mais est généralement d'un à deux ans. Dans nos régions, les carabes peuvent être séparés en deux grands groupes fonctionnels en fonction de leur période de reproduction. Les reproducteurs de printemps hivernent sous forme adulte. Ils reprennent leur activité et se reproduisent au printemps, pondent et permettent un développement larvaire et une émergence de la nouvelle génération d'adultes avant l'hiver. Les reproducteurs d'automne sont quant à eux caractérisés par une activité plus tardive et une reproduction à l'automne. La nouvelle génération passe l'hiver dans le sol sous forme larvaire avant de terminer son développement et d'émerger l'année suivante. Il existe cependant de nombreuses stratégies intermédiaires. Dans l'ensemble des cas, les individus présentent deux ou trois stades larvaires puis un stade nymphal suivi du stade adulte. Les larves sont relativement peu mobiles et représentent un stade critique pour la survie des populations.

Les espèces rencontrées en milieu agricole présentent des exigences écologiques et des traits d'histoire de vie très différents. Certaines espèces sont inféodées aux milieux boisés, tandis que d'autres ont besoin des cultures pour compléter leur cycle de vie. La taille des individus, qui varie selon les espèces de quelques millimètres à plusieurs centimètres, conditionne les capacités de déplacement au sol (les plus grandes espèces pouvant parcourir des distances plus importantes que les petites). Mais les capacités de dispersion dépendent avant tout de la capacité qu'ont les individus de voler, et les espèces peuvent être brachyptères, dimorphiques ou macroptères. Les modes trophiques varient aussi selon les espèces, qui peuvent être herbivores, omnivores ou carnivores. Mais la plupart d'entre elles sont polyphages.

ENCADRE 2.

LES ARAIGNEES – PREDATEURS GENERALISTES EN MILIEU AGRICOLE

(Nyffeler and Sunderland 2003 ; Roberts 2010)

Les communautés d'araignées que l'on retrouve dans les espaces cultivés sont largement dominées par les Linyphiidae, suivies des Lycosidae.

Linyphiidae

Toiles en nappe
Circulent à l'envers sur le dessous
Nappes tissées près du sol ou dans les plantes basses



Erigone atra
1 – 3 mm

Lycosidae

« Araignées-loups »
Araignées errantes
Vivant au niveau du sol pour la plupart,
chassent parfois dans les plantes basses



Pardosa prativaga
4 – 6 mm

Plus de 90% des individus sont trouvés près du sol.

Les araignées sont des arthropodes prédateurs qui se nourrissent presque exclusivement d'insectes. En milieu agricole leur régime est essentiellement composé de pucerons, de collemboles et de petits diptères, même si l'on retrouve également quelques proies de taille plus importante comme des coléoptères, des hétéroptères ou des lépidoptères.

LES CARABES – PREDATEURS GENERALISTES EN MILIEU AGRICOLE

(Dajoz 2002 ; Kromp 1999)

Pterostichus melanarius, *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis*, *Metalina lampros* et *Trechus quadristriatus* font partie des principales espèces de coléoptères carabiques que l'on retrouve dans les milieux cultivés.

Pterostichus melanarius

Emergence des adultes en été
Espèce prédatrice à tous les stades de développement. Régime varié : limaces, coléoptères, pucerons, lépidoptères, mouches.



12 – 19 mm

Poecilus cupreus

Activité des adultes au printemps
Prédateurs d'insectes, de limaces, d'araignées et d'acariens. Complète son régime alimentaire par des végétaux.



10 – 12 mm

Les larves sont essentiellement carnivores (à 90%) et présentent des régimes plus stricts que les adultes. Ces derniers sont souvent des prédateurs polyphages (limaces, escargots, pucerons, larves de diptères et de taupins, chenilles, etc.), mais 20% d'entre eux présentent des régimes mixtes, phytophages ou spécialistes collemboles.

2.1.3.2. Contrôle biologique des limaces par les carabes

Des études au laboratoire comme au champ montrent que *P. melanarius*, actif de juin à septembre, est un prédateur efficace des limaces (Symondson *et al.*, 2006). L'analyse du contenu stomacal de l'ensemble des individus piégés de juillet à septembre dans des parcelles agricoles montre que plus de 80% d'entre eux ont consommé des limaces (Symondson *et al.*, 1996). L'effet sur la croissance des populations est surtout décelable sur le long terme (d'une année sur l'autre) et non à l'échelle d'une saison (Symondson *et al.*, 2002b). Les larves de carabes jouent un rôle plus important et efficace que les adultes. D'autres espèces de carabes, comme *P. madidus*, sont également en mesure de limiter les populations de limaces et de réduire les dégâts occasionnés aux cultures (Asteraki, 1993).

2.2. Des facteurs biotiques influencent la prédation des ravageurs par les auxiliaires généralistes

Les résultats des études en conditions naturelles visant à prouver l'efficacité des carabes et des araignées comme agents de contrôle des ravageurs restent contradictoires. Les effets peuvent être temporaires, faibles ou nuls (Holland and Thomas, 1997; Vichitbandha and Wise, 2002; Lang, 2003). En pratique, les relations entre prédateurs, tout comme celles qu'ils entretiennent avec leurs proies, sont difficiles à prévoir, d'autant plus dans des systèmes complexes tels que les systèmes agricoles soumis à des changements biotiques et abiotiques rapides.

2.2.1. Le taux de prédation est fonction de facteurs propres à chaque individu

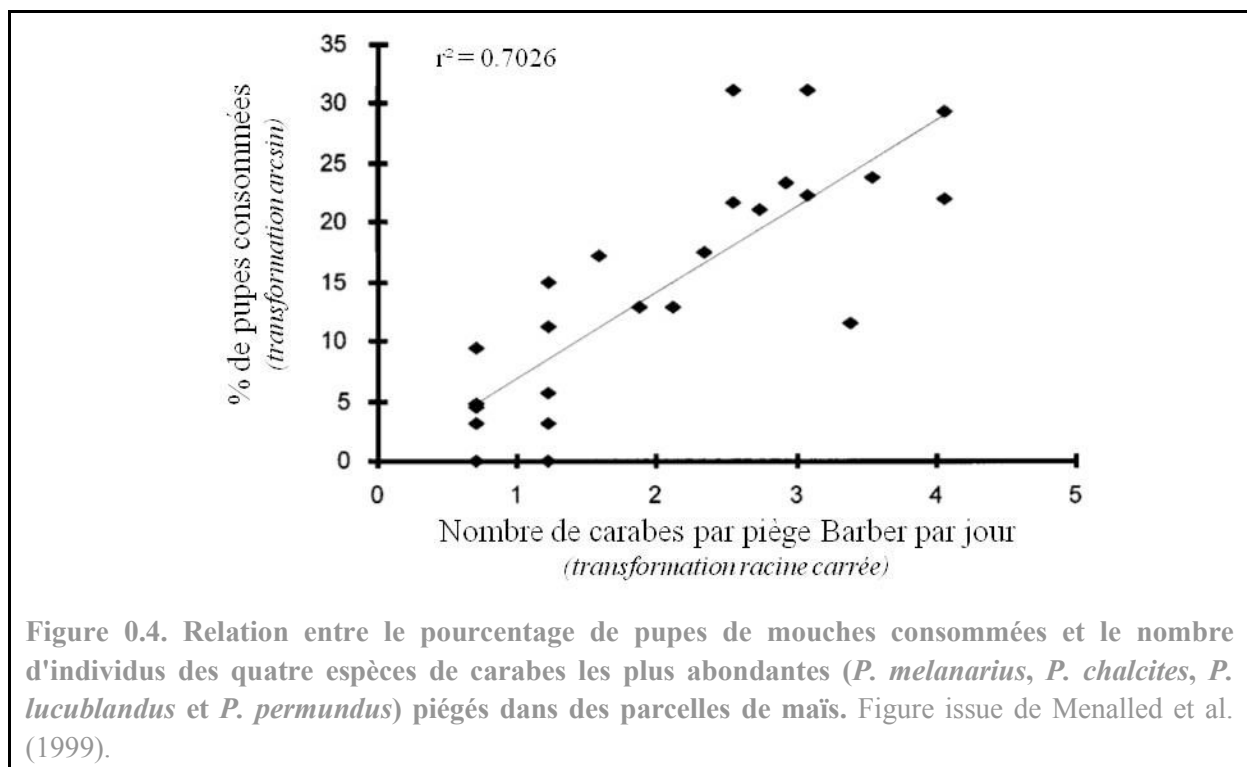
La prédation exercée par jour par un auxiliaire dépend de plusieurs facteurs tels que sa taille, son âge, son sexe, ou encore son état de satiété :

- Chez les araignées, les femelles linyphiides ont des taux de consommation de pucerons supérieurs à ceux des mâles (Harwood *et al.*, 2004).
- Lang *et al.* (1999) trouvent une corrélation positive entre la taille des carabes et celle des cicadelles consommées. Les espèces de carabes de moyenne et de grande taille sont également des prédateurs potentiels des limaces, tandis que celles de petite taille ne semblent pas s'y attaquer (Ayre, 2001).
- L'état de satiété est un facteur clé du comportement alimentaire : les individus affamés consomment un nombre de proies supérieur et sont moins sélectifs (mais voir Lang and Gsödl, 2001).

2.2.2. Le taux de prédation est fonction de la structure des communautés d'auxiliaires

2.2.2.1. Abondance des individus

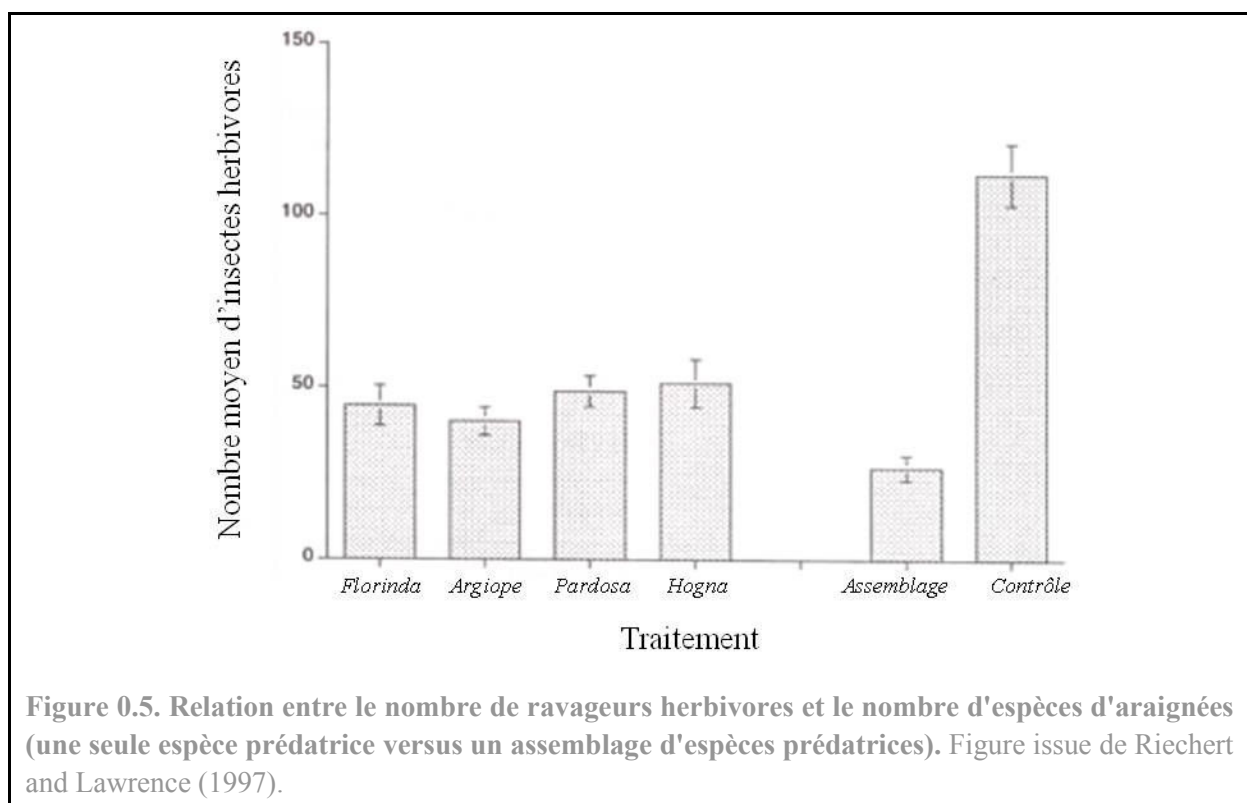
L'efficacité du contrôle biologique des ravageurs est fortement dépendante de l'abondance des auxiliaires (Chang and Snyder, 2004; Östman, 2004). Menalled *et al.* (1999) montrent que le taux de prédation observé sur des pupes de mouches est positivement corrélé au nombre de carabes présents dans des parcelles de maïs (**Figure 0.4**). Oelbermann and Scheu (2009) montrent qu'une augmentation de l'abondance des araignées dans des parcelles de blé conduit à une réduction des dégâts occasionnés par les pucerons. L'influence de l'abondance des auxiliaires dépend cependant de la disponibilité en proies alternatives (voir section 2.2.3; Oelbermann and Scheu, 2009; Renkema *et al.*, 2012), ou du moment de la saison considéré (Östman, 2004).



2.2.2.2 Richesse de la communauté

Le contrôle biologique des ravageurs dépend également de la richesse de la communauté d'auxiliaires. Même si une seule espèce peut induire des réductions significatives du nombre de ravageurs (e.g. Riechert and Lawrence, 1997), des groupes plus diversifiés - présentant des périodes d'activité, des exigences écologiques et des stratégies d'alimentation différentes -

sont plus à même d'engendrer un contrôle biologique efficace pour une plus large gamme de proies (Marc and Canard, 1997). Riechert and Lawrence (1997) montrent ainsi qu'un assemblage d'espèces d'araignées est presque deux fois plus efficace pour contrôler des ravageurs herbivores que ne le sont chacune des espèces dominantes prises séparément (**Figure 0.5**). Cependant, la compétition et la prédation intra-gilde peuvent nuire à l'efficacité du contrôle biologique (Rosenheim *et al.*, 1995; Straub *et al.*, 2008). L'influence de la diversité des ennemis naturels peut être variable au cours de la saison (Snyder and Wise, 2001), et la relation entre la richesse de la communauté et l'efficacité du contrôle biologique est avant tout dépendante du contexte et des groupes auxiliaires - proies considérés (Straub and Snyder, 2006; Straub *et al.*, 2008).



2.2.3. Le taux de prédation est fonction de la structure des communautés de proies

2.2.3.1. Abondance et disponibilité des proies

On estime qu'en conditions naturelles les araignées consommeraient en moyenne un organisme proie par jour. Cependant, lorsqu'elles sont nourries *ad libitum* en laboratoire, les taux de prédateurs sont largement supérieurs. La disponibilité en proies serait donc un facteur pouvant moduler le comportement alimentaire des prédateurs (Samu, 1993; Nyffeler and Sunderland, 2003). La prédation est densité dépendante : les prédateurs concentrent leur effort

de capture là où les proies sont abondantes. Des espèces de carabes comme *P. melanarius* présentent ainsi des réponses agrégatives à de fortes densités de limaces ou de pucerons (Bohan *et al.*, 2000; Winder *et al.*, 2005). Plus la proie est rare, plus sa capture est coûteuse pour le prédateur. Beaucoup de prédateurs se concentrent donc sur les proies les plus abondantes. Quand la proie devient rare, le prédateur change de proie. L'efficacité de la prédation sur un ravageur donné serait donc avant tout dépendante de la proportion qu'il occupe dans la disponibilité totale en proies.

2.2.3.2. Diversité des proies (nature et qualité)

Une alimentation variée a un effet positif sur la fitness des auxiliaires (Harwood *et al.*, 2009). L'augmentation de la fécondité et de la survie des individus - et donc des abondances - se traduit par un effet positif sur le contrôle biologique. La diversité des proies peut également attirer les auxiliaires généralistes et favoriser leur survie dans les cultures lorsqu'un ravageur donné est absent ou peu abondant (Riechert and Lockley, 1984; Östman, 2004). Mais les résultats des études à ce sujet sont mitigés. Lorsque plusieurs proies sont présentes, les auxiliaires généralistes sont à même d'effectuer des choix alimentaires plus sélectifs, ou de substituer une proie par une autre en fonction des abondances relatives de chacune d'entre elles (von Berg *et al.*, 2009). En fonction de leur nature, la présence de proies alternatives peut réduire l'efficacité du contrôle biologique envers un ravageur en particulier (Koss and Snyder, 2005; Symondson *et al.*, 2006; Renkema *et al.*, 2012).

Les interactions proies-prédateurs restent difficiles à prévoir. Même dans des systèmes de cultures simples il peut y avoir des dizaines d'espèces de proies disponibles. Leur abondance absolue et relative, ainsi que le spectre d'espèces, sont susceptibles de changer rapidement dans le temps en réponse à la prédation et à d'autres facteurs biotiques ou abiotiques. Les espèces de prédateurs varient aussi au cours de la saison, et n'ont pas toutes les mêmes comportements alimentaires (Chiverton, 1987).

2.3. Des facteurs environnementaux influencent les communautés d'auxiliaires généralistes, et par conséquent le contrôle biologique des ravageurs

Les conditions climatiques ou microclimatiques telles que la température et l'humidité influencent la présence et l'abondance des auxiliaires dans un habitat donné (Lovei and Sunderland, 1996). L'augmentation de la température au sein d'une parcelle agricole induit une activité plus importante des auxiliaires (susceptible d'augmenter significativement les taux de consommation des ravageurs) (Kromp, 1999). Cependant, les relations température - activité varient d'une espèce à une autre. Chez les carabes, *Nebria brevicolis* est efficace contre les limaces à une température de 8°C, tandis que des espèces comme *P. madidus* et

Pseudoophonus rufipes sont plus efficaces quand les températures atteignent les 20°C (Ayre, 2001).

Les conditions microclimatiques au sein d'une parcelle sont en partie dépendantes de la structure de la végétation. Cette dernière - notamment la hauteur et la densité du couvert - varie au cours de la saison en lien avec la phénologie de la culture. Ces variations peuvent affecter les communautés de prédateurs, leur mobilité et dispersion, ainsi que la disponibilité en proies (Carcamo and Spence, 1994; Honek and Jarosik, 2000; Thomas *et al.*, 2006). La hauteur du couvert par exemple, modifie l'accessibilité aux proies pour les arthropodes rampants, tout comme les interactions intra-guildes (Snyder and Wise, 2001).

Les pratiques agricoles telles que le travail de la terre, l'usage de produits phytosanitaires, ou la nature du couvert et des rotations sont d'autres facteurs importants à prendre en considération (Carcamo and Spence, 1994; Thomas and Jepson, 1997; Holland and Luff, 2000; Sunderland and Samu, 2000) (voir **Annexe 0.1**). La structure du paysage alentour et son hétérogénéité spatio-temporelle sont également des variables environnementales qui affectent la structure et la composition des communautés d'auxiliaires et le contrôle biologique des ravageurs (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013). La **Figure 0.6** synthétise l'ensemble des facteurs biotiques et environnementaux susceptibles d'influencer les communautés d'auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs.

Dans le cadre de cette thèse nous nous intéresserons tout particulièrement à l'effet de l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage sur les communautés d'auxiliaires généralistes et sur les taux de prédation de ravageurs.

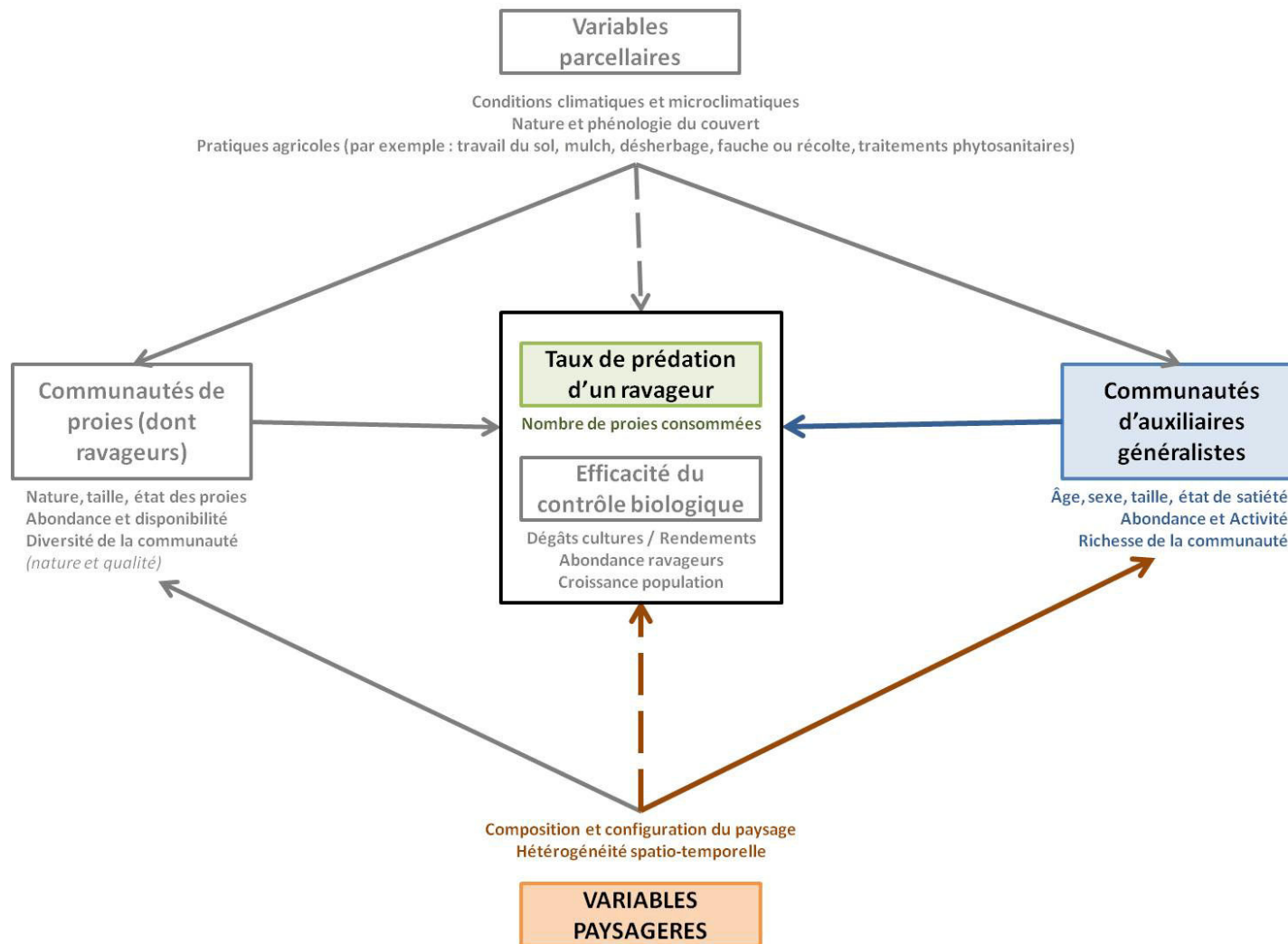
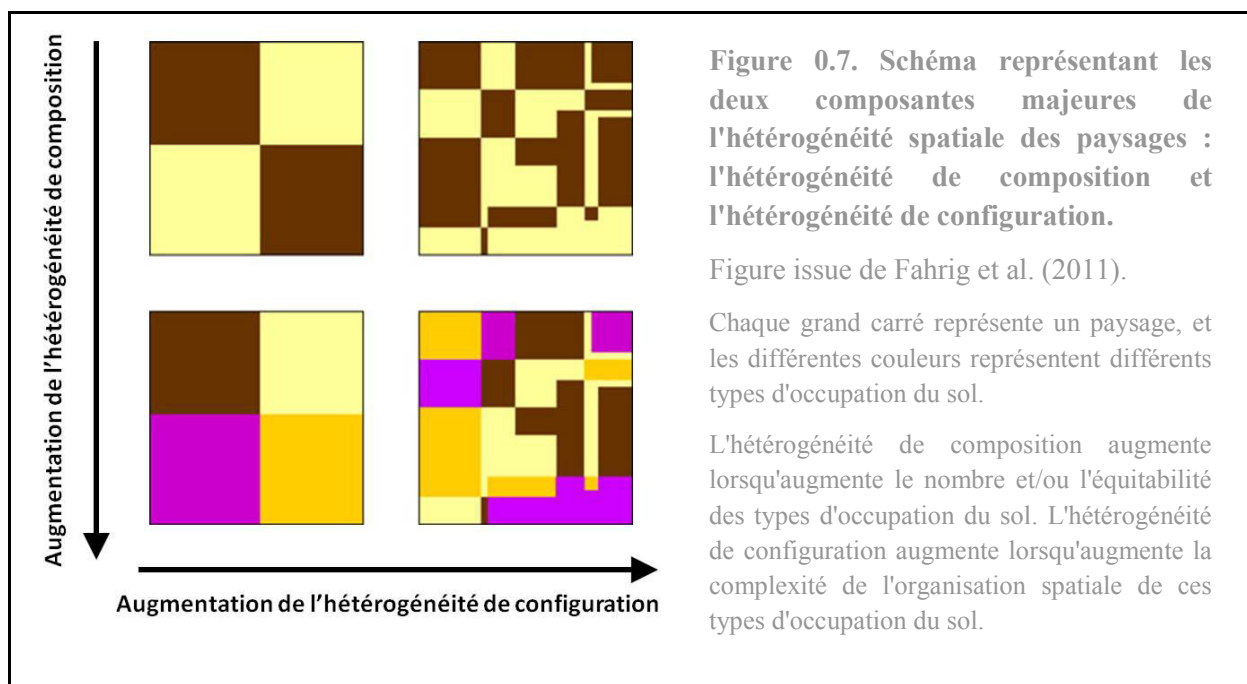


Figure 0.6. Schéma des principaux facteurs biotiques et environnementaux influençant la fonction de prédation (taux de prédation d'un ravageur) ou l'efficacité du contrôle biologique en milieu agricole. Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons plus précisément à l'influence de variables paysagères (en orange) sur les communautés d'auxiliaires (en bleu) et sur la fonction de prédation (en vert).

3. L'hétérogénéité des paysages agricoles et son influence sur les auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs

3.1. L'écologie du paysage et le concept d'hétérogénéité

L'écologie du paysage, telle qu'on la connaît de nos jours, est une discipline récente ayant émergé dans les années 1980, avec la création en 1982 de la société internationale d'écologie du paysage (IALE - International Association for Landscape Ecology). C'est une discipline issue de divers champs disciplinaires tels que l'écologie et la géographie, et qui a pour objectif de comprendre les relations entre la structure et l'organisation des paysages et les processus écologiques qui s'y déroulent (Burel and Baudry, 1999). Le paysage y est vu comme « *un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines* » (Burel and Baudry, 1999). L'hétérogénéité est donc une notion clé en écologie du paysage. Les paysages sont considérés comme spatialement hétérogènes car ils sont composés d'un mélange d'écosystèmes et de types d'usage des sols. En contexte agricole, on distingue par exemple différents types de cultures, des éléments semi-naturels (bois, prairies permanentes ou haies), des zones bâties et des surfaces en eau. L'hétérogénéité spatiale d'un paysage est définie selon deux composantes (Fahrig *et al.*, 2011) (**Figure 0.7**) : l'hétérogénéité de composition, qui prend en compte la diversité des types d'occupation du sol, et l'hétérogénéité de configuration, qui prend en compte la complexité de l'arrangement spatial des ces différents types d'occupation du sol.



Mais l'hétérogénéité d'un paysage est à la fois spatiale et temporelle. Les paysages sont dynamiques, car soumis à des perturbations biotiques ou abiotiques, anthropiques ou naturelles (Burel and Baudry, 1999). En contexte agricole, les activités humaines - plus précisément l'agriculture - sont le moteur principale de la dynamique des paysages (**voir Figure 0.1**). L'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages régule différents processus écologiques tels que les mouvements des individus (Forman, 1995), et joue donc un rôle clé dans la dynamique et la persistance des populations (**voir Encadré 3**). Le choix de l'échelle d'étude - qui fait référence à la résolution et à l'étendue spatiale ou temporelle prises en compte - est l'une des préoccupations majeures de l'écologie du paysage (Wiens, 1989). L'hétérogénéité d'un paysage ainsi que son impact sur les processus écologiques qui s'y déroulent dépendent de l'échelle à laquelle le système étudié est représenté (e.g. Turner *et al.*, 1989; Jackson and Fahrig, 2014).

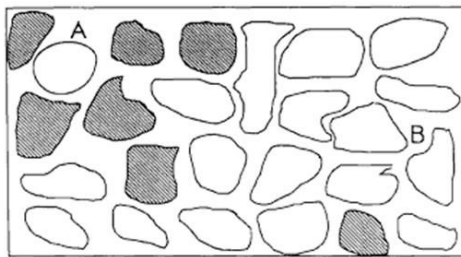
Les métriques paysagères employées dans la littérature visant à caractériser l'hétérogénéité des paysages agricoles sont le plus souvent des mesures de l'hétérogénéité spatiale, et plus particulièrement de l'hétérogénéité de composition. Cette dernière est très souvent caractérisée par le pourcentage d'éléments semi-naturels ou non agricoles (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). La dimension temporelle, les surfaces agricoles, tout comme la fonctionnalité des différents couverts, sont peu prises en compte (Fahrig *et al.*, 2011; Uuemaa *et al.*, 2013).

3.2 Effets connus de la surface d'habitats semi-naturels sur les auxiliaires généralistes des cultures et sur le contrôle biologique des ravageurs

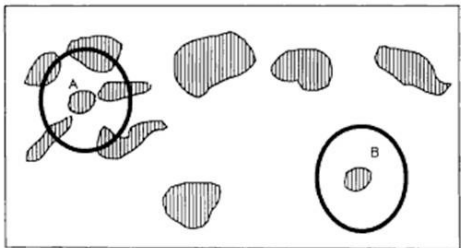
Beaucoup de travaux montrent que la richesse et/ou l'abondance des ennemis naturels des ravageurs sont positivement corrélées à la quantité d'habitats semi-naturels dans le paysage (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). En contexte agricole - où les cultures sont sujettes à des perturbations importantes et fréquentes qui sont susceptibles de les rendre périodiquement défavorables (Thorbek and Bilde, 2004) - les habitats semi-naturels (bois, haies, prairies permanentes, bandes enherbées ou bordures de champs) sont des sources de nourriture, des zones d'hivernation ou des zones refuges nécessaires à la dispersion et à la survie des espèces (e.g. Dennis and Fry, 1992; Landis *et al.*, 2000; Rusch *et al.*, 2010). Les arthropodes rencontrés dans les parcelles agricoles peuvent présenter des mouvements de colonisation cycliques par migration entre les cultures et les habitats semi-naturels adjacents (Wissinger, 1997; Rand *et al.*, 2006) (**Figure 0.8**). Certaines espèces peuvent être rares ou absentes dans les parcelles cultivées si leur capacité de dispersion est inférieure à la distance à parcourir pour atteindre ces éléments non-cultivés (Tschardtke and Brandl, 2004).

ENCADRE 3.**Processus écologiques liés aux mouvements des individus et affectant la dynamique des populations à l'échelle du paysage****(Dunning et al. 1992)**

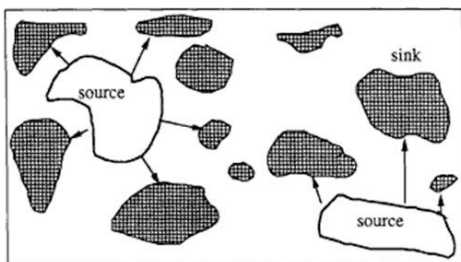
Dunning *et al.* (1992) considèrent que l'hétérogénéité de composition et l'hétérogénéité de configuration sont les deux composantes essentielles d'un paysage. Ces deux composantes affectent quatre grands types de processus écologiques qui peuvent influencer la dynamique des populations ou la structure des communautés à l'échelle d'un paysage : la complémentation, la supplémentation, les relations sources-puits et l'effet voisinage.

**La complémentation**

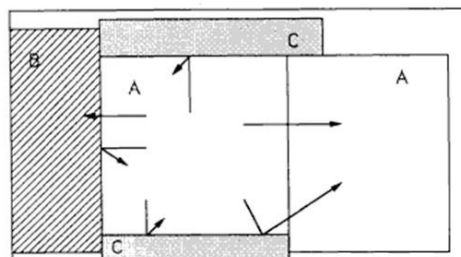
Au cours de son cycle de vie, une espèce requiert aux moins deux ressources différentes (e.g. pour l'alimentation, la reproduction ou l'hivernation), non substituables et fournies par deux habitats différents (tâches grises vs. blanches). L'espèce doit se déplacer entre ces deux types d'habitats : les déplacements sont favorisés dans les paysages où les deux types d'habitats sont proches (zone A vs. zone B).

**La supplémentation**

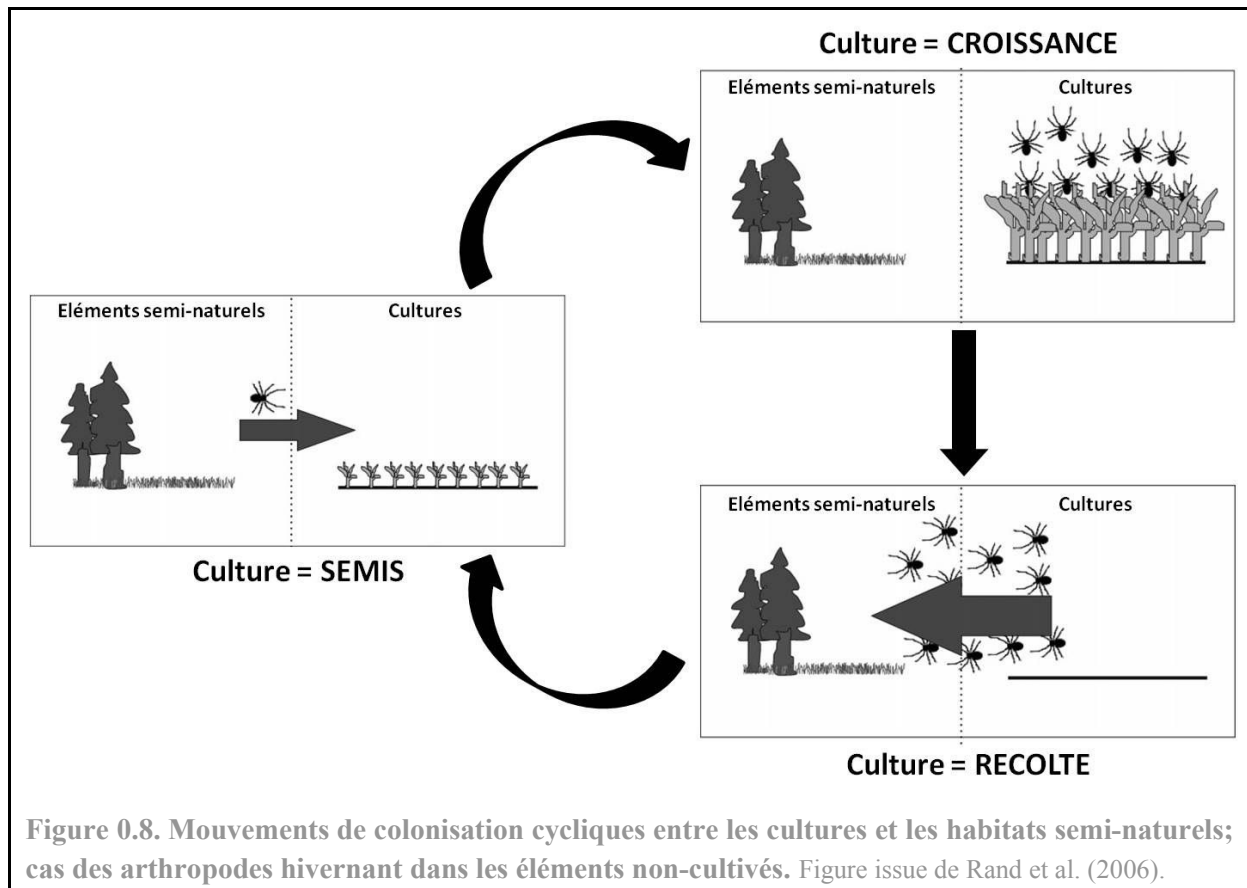
Les habitats (tâches grises) contiennent des ressources qui permettent à une espèce d'accomplir son cycle de développement, mais ces ressources (e.g. patches A et B) sont présentes en quantités limitées. L'espèce doit se déplacer entre tâches d'habitats substituables : le maintien de l'espèce est possible si des tâches d'habitats substituables sont accessibles (zone A vs. zone B).

**Les relations sources-puits**

L'espèce occupe deux types d'habitats : les tâches blanches (tâches sources) où le taux de reproduction de la population est supérieur au taux de mortalité, et les tâches grises (tâches puits) où le taux de reproduction est inférieur au taux de mortalité. La survie d'une population au sein des tâches puits dépend de l'immigration d'individus provenant de tâches sources.

**L'effet voisinage**

L'abondance d'une espèce dans une tâche d'habitat donnée est affectée par les tâches contigües. Les effets bordure sont un type d'effet de voisinage. Les individus qui se dispersent (flèches) d'une tâche centrale d'habitat A se déplacent dans les tâches voisines si les bordures sont perméables (e.g. bordures entre deux tâches A) ou semi-perméables (e.g. bordures entre tâches A et B). Les individus ne sont pas capables de coloniser les tâches d'habitat C dont les bordures sont imperméables.



Il faut cependant garder à l'esprit que la présence d'habitats semi-naturels dans les paysages n'est pas toujours favorable à l'ensemble des espèces : la réponse des espèces est fonction de leurs exigences écologiques. Dans le cas des coléoptères carabiques, les espèces qui se reproduisent à l'automne hivernent pour la plupart au stade larvaire dans les milieux cultivés; la présence et l'abondance de ces espèces dans les parcelles sont ainsi moins dépendantes de la proximité d'habitats semi-naturels (Purtauf *et al.*, 2005b). Les bordures de champs telles que les haies peuvent jouer un rôle de barrière et entraver la mobilité de certaines espèces d'arthropodes (Mauremooto *et al.*, 1995; Thomas *et al.*, 1998), ce qui peut conduire à une diminution considérable de leur abondance dans les parcelles agricoles (Gardiner *et al.*, 2010; Al Hassan *et al.*, 2012).

Les études concernant l'influence des habitats semi-naturels sur l'efficacité du contrôle biologique des ravageurs sont moins fréquentes. La plupart s'intéressent essentiellement aux effets du paysage sur les populations de ravageurs, mais rares sont les études qui évaluent les effets sur les dégâts observés ou le rendement des cultures (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Plus de la moitié des études recensées par Veres *et al.* (2013) témoignent malgré tout d'un effet négatif de la surface en habitats semi-naturels sur les populations de ravageurs et positif sur l'efficacité du contrôle biologique. Lorsque l'hétérogénéité du paysage n'est pas à l'origine d'une diminution des populations de ravageurs et d'une augmentation de l'efficacité du

contrôle biologique, les raisons évoquées par les auteurs sont les suivantes (Schmidt *et al.*, 2004) :

- Le contexte paysager peut influencer de façon simultanée les ravageurs et leurs ennemis naturels. Le taux de prédation peut être augmenté, mais si la densité de ravageurs augmente simultanément, le résultat sur les rendements ou les dégâts causés aux cultures peut être nul voir négatif (Thies *et al.*, 2005).
- En favorisant la richesse de la communauté de prédateurs, l'hétérogénéité du paysage peut augmenter la compétition et la prédation intra-gilde.
- L'hétérogénéité du paysage peut favoriser la diversité des proies, ce qui peut influencer le choix alimentaires des prédateurs et le taux de prédation vis-à-vis d'un ravageur donné.

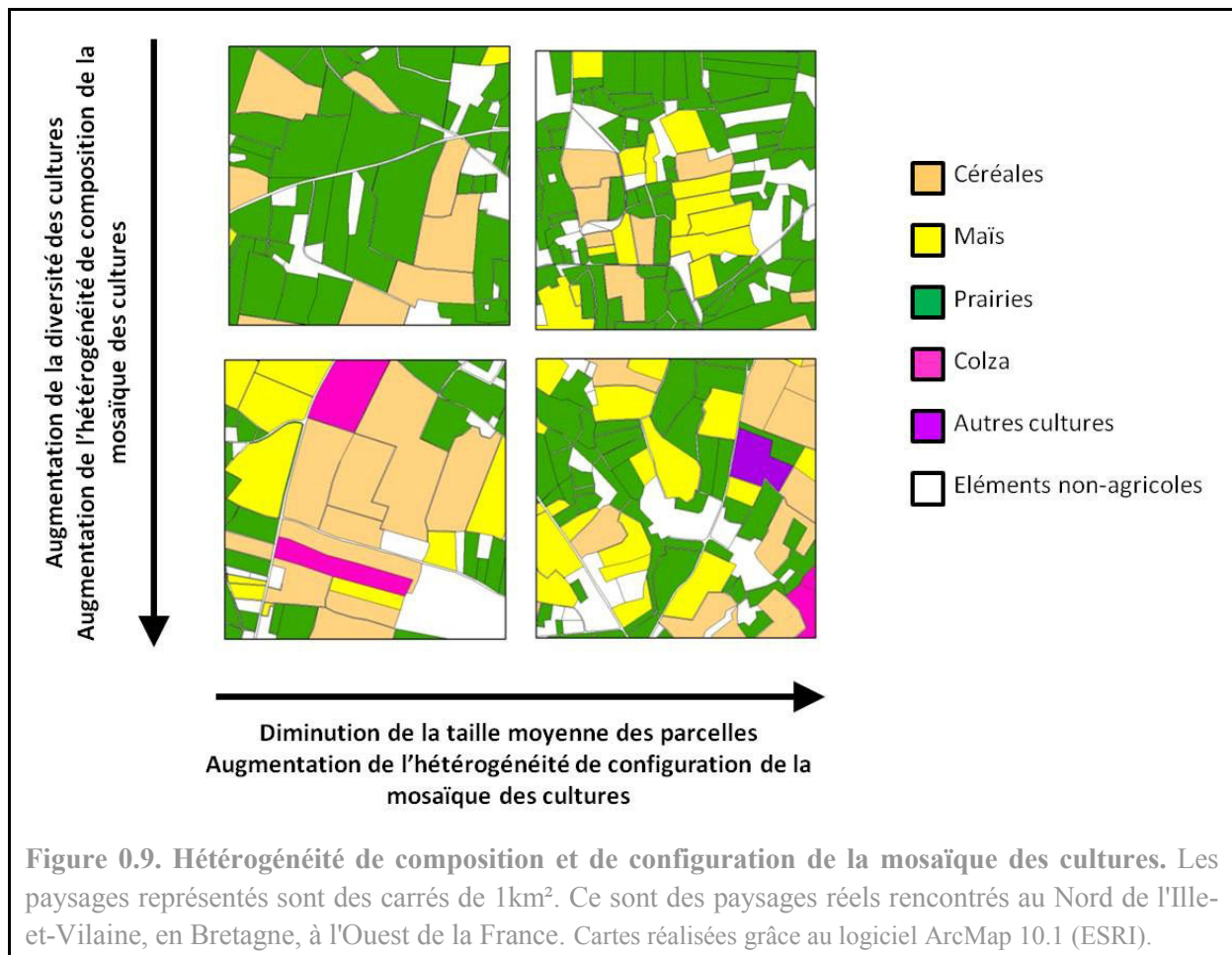
3.3. Le rôle de l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la mosaïque des cultures

3.3.1. Les surfaces cultivées, une mosaïque d'habitats diversifiés susceptible d'influencer les auxiliaires des cultures et le contrôle biologique des ravageurs

La notion de paysage a beaucoup évolué depuis les années 1980. En s'appuyant sur la théorie de la biogéographie insulaire, Forman and Godron (1981) définissaient au départ le paysage selon le modèle de tâche - corridor - matrice. Dans les paysages agricoles, les surfaces boisées étaient les tâches et les éléments linéaires boisés tels que les haies les corridors. Les terres cultivées étaient quant à elles considérées comme une matrice homogène, neutre voir défavorable car soumise à de nombreuses perturbations. Avec la prise en compte de la 'matrice' dans les processus écologiques, le modèle 'habitat-matrice' a évolué vers le concept de 'mosaïque paysagère', qui prend en compte la diversité des éléments du paysage (Duelli, 1997). Dans les paysages agricoles, cela conduit à s'intéresser également à l'hétérogénéité de composition et de configuration des éléments cultivés. Les parcelles agricoles passent d'un statut de matrice neutre ou défavorable à un statut de mosaïque d'habitats dans lesquels certaines espèces peuvent s'alimenter, se reproduire et se disperser (Wallin, 1989; Wissinger, 1997; Noordhuis *et al.*, 2001; Rand *et al.*, 2006).

La composition de la mosaïque agricole peut être caractérisée par la diversité des cultures présentes dans le paysage, et la configuration par la taille moyenne du parcellaire ou par la longueur totale des bordures de parcelles (Fahrig *et al.*, 2011) (**Figure 0.9**). Ces deux composantes de l'hétérogénéité spatiale des cultures peuvent influencer la richesse spécifique et la fitness des arthropodes, ainsi que le contrôle biologique des ravageurs (e.g. Östman *et al.*, 2001a; Östman *et al.*, 2001b; Palmu *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015). Mais l'influence de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque agricole reste encore de nos jours mal connue, et peu

de travaux se sont intéressés aux effets indépendants de la composition et de la configuration des éléments cultivés (Fahrig *et al.*, 2011).



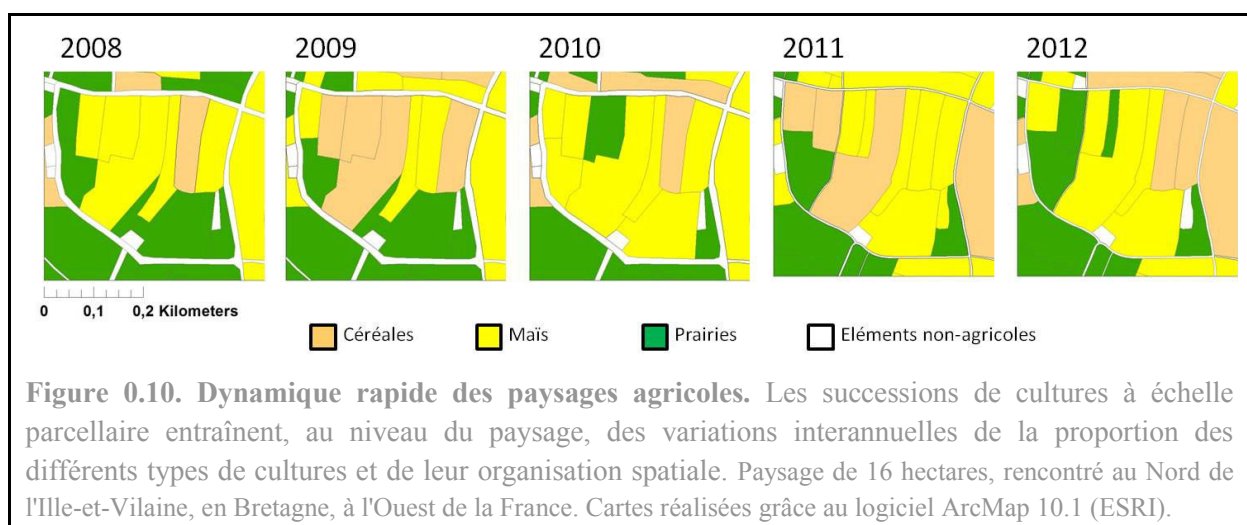
Dans le cadre de cette thèse nous supposons que l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque agricole a un effet positif sur la biodiversité des parcelles cultivées. Une diversité de cultures plus importante (hétérogénéité de composition) offre des habitats et des ressources pour une plus grande quantité d'espèces. Un arrangement spatial plus complexe de ces cultures (hétérogénéité de configuration) est favorable aux espèces qui utilisent plusieurs types de cultures au cours de leur cycle de développement (complémentation; Dunning *et al.*, 1992).

3.3.2. L'hétérogénéité temporelle, une dimension négligée

A l'issu du 7^{ème} congrès mondial d'écologie du paysage (IALE 2007), Metzger (2008) fait le constat que « *la dimension temporelle n'est pas suffisamment prise en compte. (...) Seulement un tiers des études évaluent les changements des paysages sur deux ans ou plus. Ceci pourrait-être une limite, car la structure du paysage passé peut affecter les processus écologiques présents, et car il y a souvent un décalage entre les changements observés et les réponses des organismes et des processus écologiques* ».

Des études ont en effet montré que l'histoire des paysages, même sur du très long terme, peut affecter la biodiversité actuelle : Dupouey *et al.* (2002) montrent par exemple que du fait de changements importants et irréversibles dans la nature et la structure du sol, la mise en culture de certaines terres à l'époque des romains impacte encore de nos jours les communautés de plantes des forêts s'étant reformées sur ces terres. Des organismes plus mobiles, comme les coléoptères carabiques, sont également affectés par l'histoire des paysages : Petit and Burel (1998) ont montré que la distribution d'une espèce de carabe forestière (*Abax parallelepipedus*) était mieux expliquée par des mesures de la connectivité du réseau de haies en 1958, que par des mesures de la connectivité des haies au moment de l'échantillonnage des insectes.

Dans les paysages agricoles, à des échelles beaucoup plus courtes, les dynamiques rapides du paysage, et notamment les changements continuels de l'arrangement et de la composition des types de couverts engendrés par les successions culturelles (**Figure 0.10**), peuvent également influencer les communautés d'arthropodes (Vasseur *et al.*, 2013). Les travaux de Le Féon *et al.* (2013) montrent par exemple que l'abondance et la richesse spécifique des abeilles solitaires sont influencées par la proportion de parcelles intégrant au moins un an de prairie dans la succession culturelle des cinq dernières années.



Concernant les ennemis naturels des ravageurs, quelques études ont montré que des changements d'une année sur l'autre dans la proportion d'un type de culture en particulier étaient à l'origine d'effets de concentration ou de dilution des populations de ravageurs et de prédateurs dans le paysage, du fait des modifications de la disponibilité et distribution des ressources alimentaires (Thies *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2013; Schneider *et al.*, 2015). Mais les effets de l'hétérogénéité temporelle interannuelle des surfaces cultivées restent encore de nos jours mal connus, et peu de travaux prennent en compte la dynamique de l'ensemble de la mosaïque des cultures (ensemble des couverts).

Dans le cadre de cette thèse nous supposons que la dynamique rapide de la mosaïque des cultures influence la structure et la composition des communautés d'auxiliaires. Les successions culturelles déterminent en effet, pour les communautés étudiées, la disponibilité et l'accessibilité dans le temps de ressources cultivées favorables (voir Vasseur *et al.*, 2013). La survie d'une espèce dépend de sa capacité à trouver et coloniser au fil des années de nouveaux patchs de ressources dans le paysage.

4. Problématique générale de la thèse et organisation du manuscrit

Cette thèse se situe dans une suite de travaux menés au sein des unités de recherche SAD-Paysage (INRA) et ECOBIO (CNRS), avec une progression allant de travaux dont le questionnement était presque uniquement accès sur les milieux semi-naturels et leur influence sur la persistance d'espèces forestières dans les paysages agricoles (e.g. Burel, 1989; Petit and Burel, 1998), vers des travaux plus récents dont le questionnement prend pleinement en compte la mosaïque des cultures et les pratiques agricoles associées (configuration de la mosaïque, successions culturales, itinéraires techniques) (e.g. Le Féon, 2010; Duflot, 2013; Puech, 2014). Cette thèse s'inscrit également dans le cadre du projet de recherche FarmLand, présenté ci-dessous.

4.1. Positionnement de ce travail dans le cadre du projet de recherche FarmLand

Comme nous l'avons évoqué dans cette introduction, les surfaces agricoles couvrent près de 50% du territoire européen, et constituent des zones clés quant aux enjeux de protection de la biodiversité. De nombreux travaux ont montré que la proportion d'éléments semi-naturels dans les paysages agricoles favorise la biodiversité et les services écosystémiques. Ces résultats ont conduit à la mise en œuvre de politiques agricoles encourageant le développement de zones semi-naturelles en marge ou à l'intérieur des parcelles, ce qui nécessite de sacrifier une partie de la surface de production et en limite l'application. Fahrig *et al.* (2011) ont suggéré que l'hétérogénéité spatiale des cultures elles-mêmes pourrait également influencer la biodiversité et les services écosystémiques. Si les effets de l'hétérogénéité des cultures sont avérés, il serait alors possible d'envisager la mise en place de nouvelles orientations de gestion des paysages agricoles.

C'est dans ce contexte qu'est né le projet de recherche FarmLand (financé par ERA-Net BiodivERsA; <http://farmland-biodiversity.org/index.php/fr/>). Son objectif est d'étudier dans quelles mesures des modifications de la composition et de la configuration des cultures sont possibles et si de telles modifications pourraient avoir un effet bénéfique sur la biodiversité et les services écosystémiques des paysages agricoles.

Le projet comprend trois volets principaux (**Figure 0.11**):

- 1) Comprendre les relations entre l'hétérogénéité de la mosaïque des cultures et la biodiversité des paysages agricoles (représentée par 7 taxa : abeilles, syrphes, papillons, oiseaux, carabes, araignées, plantes).

- 2) Comprendre comment ces effets de la structure du paysage sur la biodiversité ont une incidence sur les services écosystémiques (en prenant l'exemple de la pollinisation et du contrôle biologique des ravageurs).
- 3) Comprendre comment cette nouvelle connaissance affecte les représentations mentales des différents acteurs qui gèrent les paysages agricoles (agriculteurs notamment), et co-construire avec eux des recommandations sociales, économiques et écologiques qui permettraient d'améliorer la biodiversité et les services écosystémiques des espaces de production agricole.

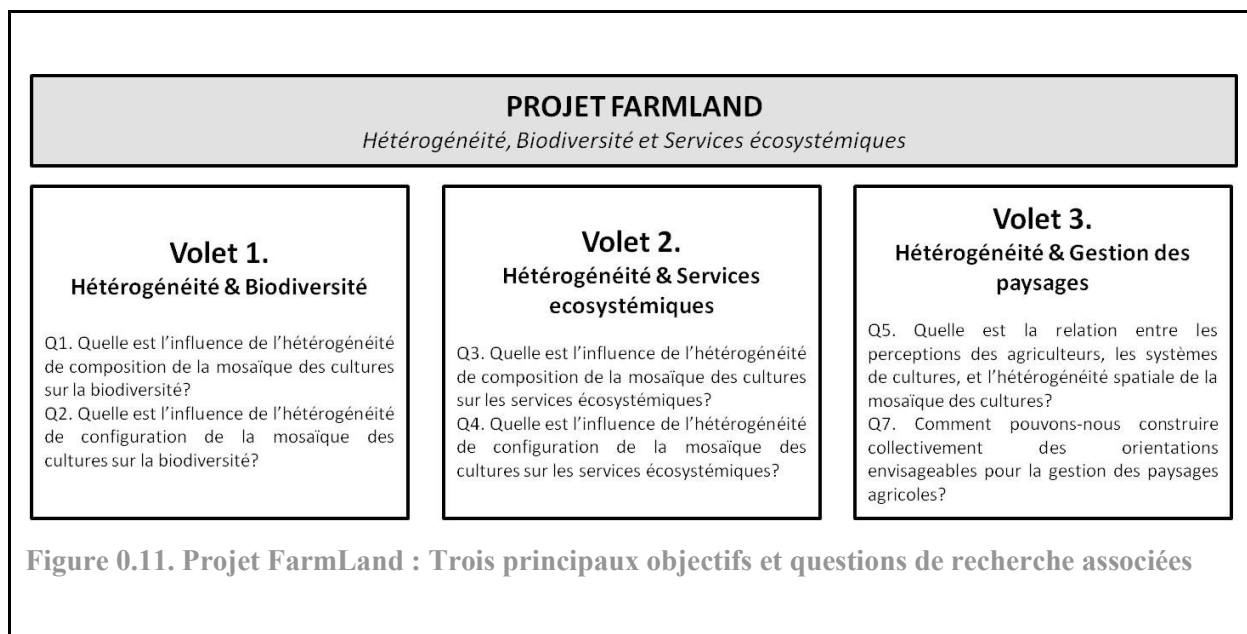


Figure 0.11. Projet FarmLand : Trois principaux objectifs et questions de recherche associées

Le travail présenté dans le cadre de ce manuscrit de thèse s'intègre aux volets 1 et 2 du projet FarmLand. Il est centré plus particulièrement sur le rôle de l'hétérogénéité des cultures sur les auxiliaires généralistes (carabes et araignées) et le contrôle biologique des ravageurs.

4.2. Questions et hypothèses de recherche

L'objectif général de ce travail de thèse est de mesurer les effets de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur les auxiliaires généralistes des cultures (carabes et araignées) et le contrôle biologique des ravageurs. Notre étude est centrée plus particulièrement sur les auxiliaires rencontrés et la prédation observée en cultures céréalières. Les céréales occupent en effet plus de 50% des terres cultivées en Europe, et sont des cultures susceptibles de connaître des pertes de rendement importantes du à l'attaque de ravageurs tels que les pucerons. Deux questions principales sont soulevées (**Figure 0.12**) :

❖ ***Question 1 : Quelle est l'influence de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les communautés d'auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs en cultures céréalières?***

L'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles est évaluée en prenant en compte la composition et la configuration des éléments semi-naturels (pourcentage d'éléments boisés et longueur de haies), mais également la composition et la configuration de la mosaïque agricole (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire). Nous cherchons notamment à tester l'effet relatif et potentiellement complémentaire de ces deux groupes d'éléments paysagers.

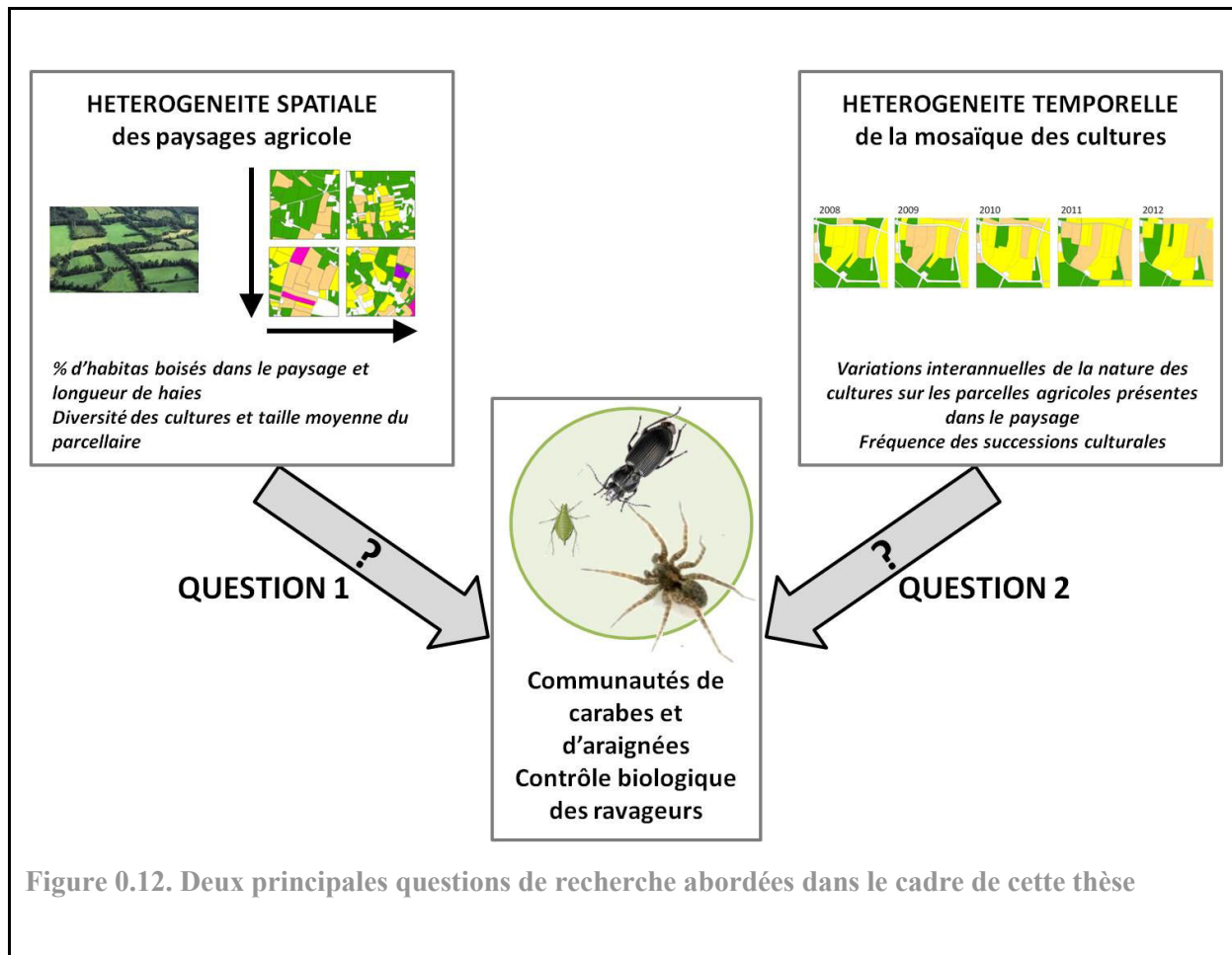
Nous faisons l'hypothèse que les communautés de carabes et d'araignées, tout comme le contrôle biologique des ravageurs, sont favorisés par l'augmentation de l'hétérogénéité de composition et de configuration des éléments semi-naturels et de la mosaïque des cultures. La réponse des espèces de carabes et d'araignées aux éléments semi-naturels et à la mosaïque des cultures peut cependant être fonction de leurs exigences écologiques et de certains traits d'histoire de vie.

Nous faisons également l'hypothèse que les effets de l'hétérogénéité spatiale des paysages ne sont pas stables au cours d'une année (printemps - été - automne). Des variations peuvent être observées en lien avec des changements de la structure et composition des communautés d'auxiliaires au cours du temps et/ou des exigences écologiques des espèces qui la composent.

❖ ***Question 2 : Quelle est l'influence de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures sur les communautés d'auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs en cultures céréalières?***

Nous nous intéressons à la dynamique interannuelle récente de la mosaïque des cultures. L'hétérogénéité temporelle, induite par la rotation des cultures, est caractérisée sur une période de cinq ans par la nature et la fréquence des changements de cultures sur les parcelles agricoles présentes dans le paysage.

La réponse des espèces de carabes ou d'araignées à l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures peut être fonction de leurs exigences écologiques et traits d'histoire de vie. Nous faisons l'hypothèse que l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque agricole favorise les auxiliaires communément rencontrés en milieu agricole et adaptés aux paysages ouverts et dynamiques. Ceci peut conduire à une augmentation de l'abondance totale des auxiliaires et favoriser le contrôle biologique des ravageurs, mais avoir également un impact négatif sur l'équitabilité des communautés.

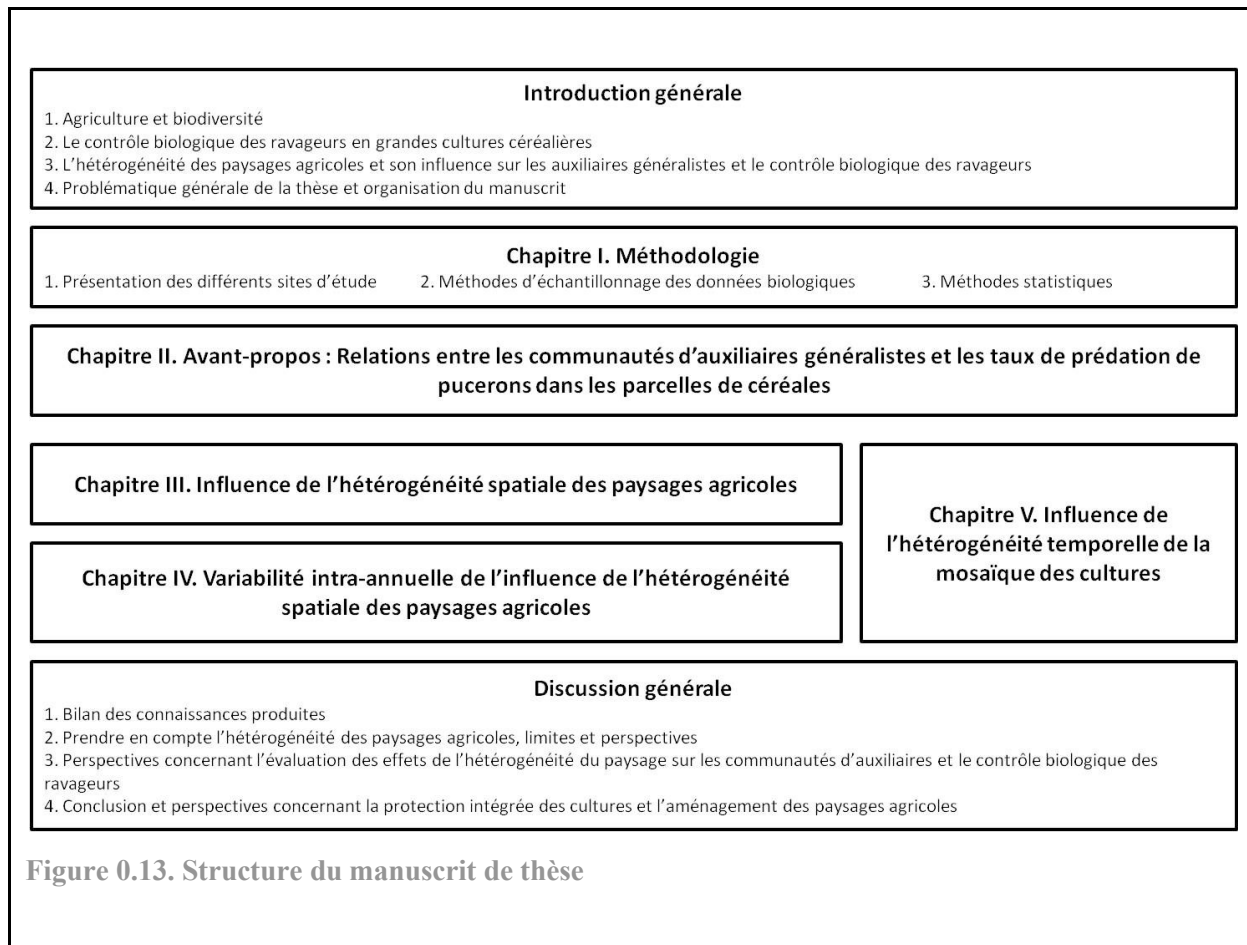


4.3. Organisation du manuscrit

Le manuscrit est organisé en sept grandes parties détaillées ci-dessous et résumées par la **Figure 0.13**. Certains résultats font l'objet d'articles soumis ou publiés dans des revues internationales à comité de lecture, d'autres font l'objet d'articles en préparation.

Le **chapitre I** présente les différents sites d'étude, détaille la stratégie d'échantillonnage commune à l'ensemble des parties et présente les principales méthodes d'analyse des données mises en œuvre.

Le **chapitre II** est un chapitre préliminaire qui vise à tester, à partir de nos jeux de données, les relations existant entre 1) la structure et la composition des communautés d'auxiliaires (carabes et araignées), et 2) potentiel de contrôle biologique des ravageurs. Dans le cadre de ce travail de thèse, nous faisons l'hypothèse que l'hétérogénéité des paysages agricoles, en modifiant les communautés de carabes et d'araignées, est susceptible d'influencer également le potentiel de contrôle biologique. Mais cela implique qu'il existe des relations fortes entre les communautés d'auxiliaires et notre méthode de mesure du potentiel de contrôle biologique.



Le **chapitre III** est basé sur les données récoltées dans le cadre du projet FarmLand et porte sur l'effet de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les auxiliaires (carabes et araignées) et sur le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. L'hétérogénéité spatiale y est évaluée en prenant en compte l'hétérogénéité de composition et de configuration des habitats semi-naturels d'une part, et de la mosaïque des cultures d'autre part. Nous avons plus précisément testé l'effet relatif et potentiellement complémentaire de ces deux grands groupes d'occupation des sols.

Le **chapitre IV** est basé sur des données récoltées dans le cadre d'une étude terrain complémentaire à celle du projet FarmLand. Notre objectif était de tester la stabilité intra-annuelle de l'influence de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les communautés d'auxiliaires et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. Les données biologiques ont été échantillonnées de mars à juillet. Nous avons ensuite testé la relation entre ces données biologiques et l'hétérogénéité spatiale des paysages à différents moments de l'année.

Le **chapitre V** intègre la dimension temporelle souvent négligée en écologie du paysage, et porte sur l'effet de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures sur les auxiliaires généralistes. En utilisant des paysages échantillonnés dans le cadre du projet FarmLand, différentes métriques caractérisant l'hétérogénéité temporelle des surfaces cultivées ont été

calculées. Nous avons ensuite testé la significativité des relations entre les données biologiques échantillonnées et ces métriques d'hétérogénéité.

La **discussion générale** permet finalement de discuter l'ensemble des résultats obtenus; les apports et les limites de ce travail, ainsi que des pistes de recherches y sont présentés.

Chapitre I.

Méthodologie

1. Introduction au chapitre I

Les résultats présentés dans le cadre de ce manuscrit de thèse sont issus de deux études de terrain :

- Une étude menée en 2013 dans le cadre du projet européen FarmLand (*étude de terrain 'FarmLand 2013'*), avec des parcelles de céréales situées au nord de l'Ille-et-Vilaine ainsi que dans 6 autres régions européennes. L'objectif initial de cette étude était de tester l'influence de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire) sur les communautés d'auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs.
- Une étude menée en 2014, uniquement au nord de l'Ille-et-Vilaine sur la Zone Atelier Armorique (ZAA, French Long Term Ecosystem Research Network, 48°36N, 1°32' W) (*étude de terrain 'ZAA 2014'*). L'objectif de cette étude était d'obtenir des données complémentaires à celles récoltées dans le cadre du projet FarmLand. Il s'agissait notamment de répondre à la question suivante : L'effet de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les communautés de prédateurs généralistes et le contrôle biologique des ravageurs est-il stable dans le temps, ou est-il sujet à des variations intra-annuelles?

Nous présenterons dans ce chapitre les différents sites d'étude, les protocoles mis en place pour piéger les communautés d'auxiliaires et évaluer le potentiel de contrôle biologique, ainsi que les principales méthodes d'analyse de données mises en œuvre.

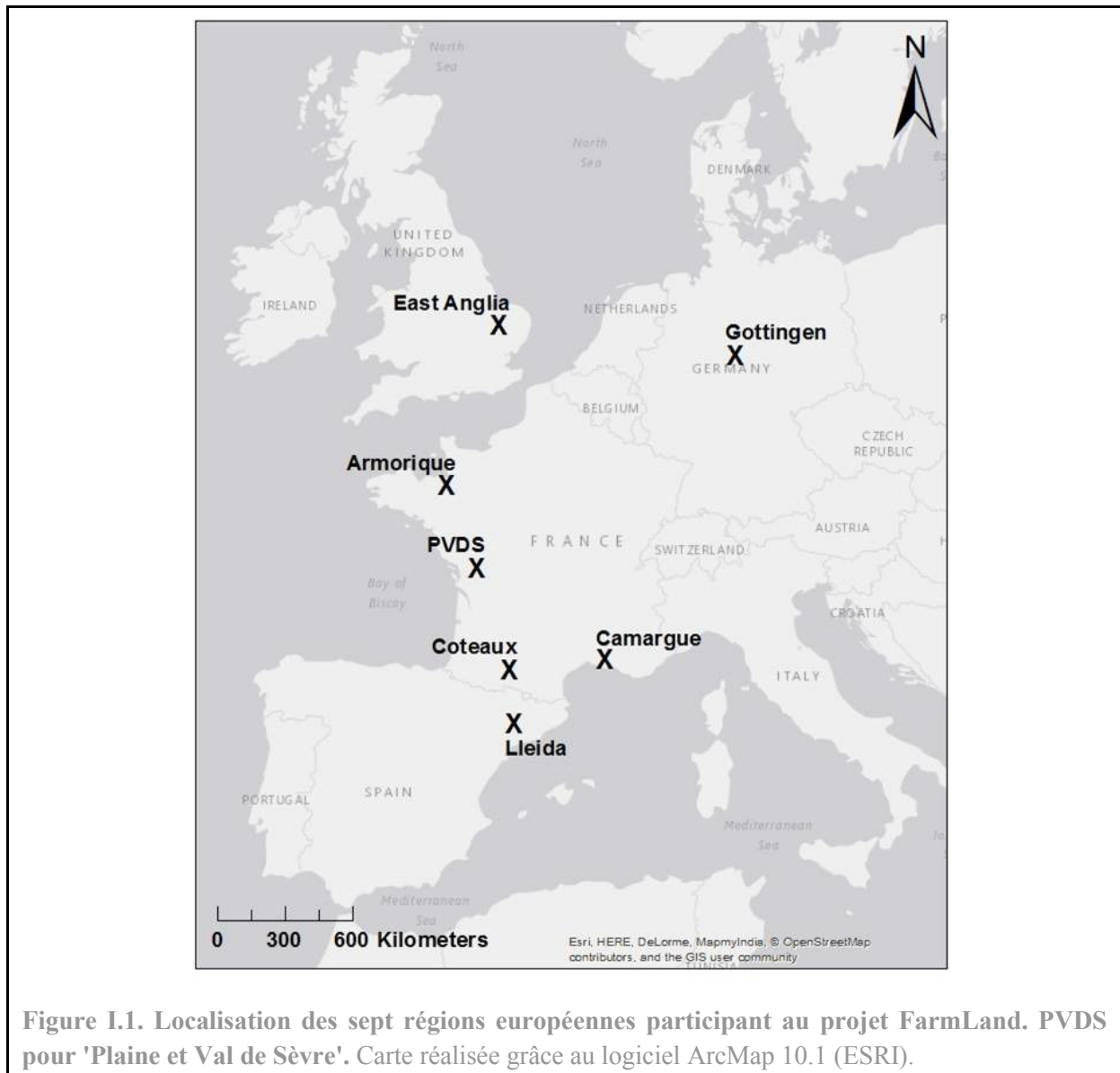
2. Présentation des différents sites d'étude

2.1. Etude de terrain 'FarmLand 2013' : des paysages agricoles sélectionnés dans 7 régions européennes

2.1.1. Présentation des sept régions

FarmLand est un projet de recherche qui rassemble des équipes du Canada, Royaume-Uni, Allemagne, France et Espagne. L'objectif du projet est de tester le rôle de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire) pour la biodiversité des paysages agricoles et les services écosystémiques (<http://farmland-biodiversity.org>). En Europe, sept régions participent au projet (**Figure I.1**) : (a) 'East Anglia' au Royaume-Uni, (b) 'Göttingen' en Allemagne, (c) 'Armorique', (d) 'Plaine et Val de Sèvre' (PVDS), (e) 'Coteaux de Gascogne' et (f) 'Camargue' en France, et (g) 'Lleida' en Espagne.

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons uniquement à ces sept régions européennes (le Canada ne sera pas pris en compte).



(a) 'East Anglia' est une région d'Angleterre de l'est (51°30' N, 1°15' E), caractérisée par un relief relativement plat et un climat océanique. C'est une plaine dominée par les terres agricoles, mais parcourue par un réseau de haies anciennes et de bois (**Figure I.2a**). Les parcelles sont de taille importante (de 5 à 6 hectares en moyenne), et les principales cultures annuelles rencontrées dans la région sont les céréales d'hiver et de printemps, le colza, la betterave sucrière, les haricots, les oignons et la pomme de terre.

(b) La région 'Göttingen' est située dans le sud de la Basse-Saxe (Allemagne du nord, 51°32' N, 9°56' E). C'est une zone de transition entre les climats océaniques et continentaux.

Les paysages agricoles se caractérisent par une mosaïque de prairies - gérées de façon intensive - et de cultures annuelles (parcellaire de l'ordre de 2-3 ha) (**Figure I.2b**). Les principales cultures rencontrées dans la région sont les céréales (principalement du blé), le maïs, le colza, et des tubercules (comme la betterave sucrière).

(c) La région 'Armorique' est située à l'ouest de la France, dans la partie nord de l'Ille-et-Vilaine, en Bretagne (Zone Atelier Armorique, French Long Term Ecosystem Research Network, 48°36' N, 1°32' O). Elle se caractérise par un climat océanique et un paysage bocager, avec des parcelles de petite taille (en moyenne 1.3 ha) et un réseau de haies important (**Figure I.2c**). L'agriculture est dominée par des systèmes de polyculture-élevage, avec une spécialisation dans la production laitière. Les principales cultures rencontrées sont la prairie, les céréales d'hiver (blé et orge) et le maïs.

(d) La région 'Plaine et Val de Sèvre' (PVDS) est une zone d'étude de plaine céréalière intensive, caractérisée par un climat océanique et située au sud du département des Deux-Sèvres, en région Poitou-Charentes (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, French Long Term Ecosystem Research Network, 46°08' N, 0°25' E). Le paysage se caractérise par des parcelles de taille moyenne (3-4 ha) (**Figure I.2d**), et les principales cultures sont les céréales, le maïs, le tournesol, le pois et le colza.

(e) 'Coteaux de Gascogne' est une région du sud-ouest de la France (Vallées et Coteaux de Gascogne, 43°15' N, 0°51' E) caractérisée par un climat océanique. L'agriculture est essentiellement tournée vers la polyculture-élevage; ce système de production génère des paysages composés d'une mosaïque de forêts, de prairies et de cultures annuelles (parcellaire de l'ordre de 2 ha) telles que les céréales, le maïs, le sorgho, le tournesol et le colza (**Figure I.2e**).

(f) La région 'Camargue' fait partie du domaine de la Tour du Valat, une réserve naturelle régionale située dans le delta du Rhône, au bord de la mer Méditerranée (43°50' N, 4°66' E). C'est une zone humide caractérisée par un climat méditerranéen et une forte salinité des sols. Le paysage est constitué d'une mosaïque de milieux naturels et de parcelles agricoles (de 2 ha en moyenne) (**Figure I.2f**); ces dernières sont essentiellement consacrées à la culture du riz et du blé, ainsi qu'à l'élevage (cheval et taureau).

(g) La région 'Lleida' est située en Catalogne, au nord est de l'Espagne (41°35' N, 1°00' O). Cette zone est caractérisée par un climat méditerranéen et par une mosaïque de petites parcelles agricoles (de l'ordre de 1 ha) (**Figure I.2g**). En raison des conditions climatiques relativement sèches, cette plaine est essentiellement occupée par des cultures céréalières (orge et blé d'hiver) et quelques jachères. On rencontre également au sud de la région des cultures typiquement méditerranéennes telles que des amandiers et des oliviers.

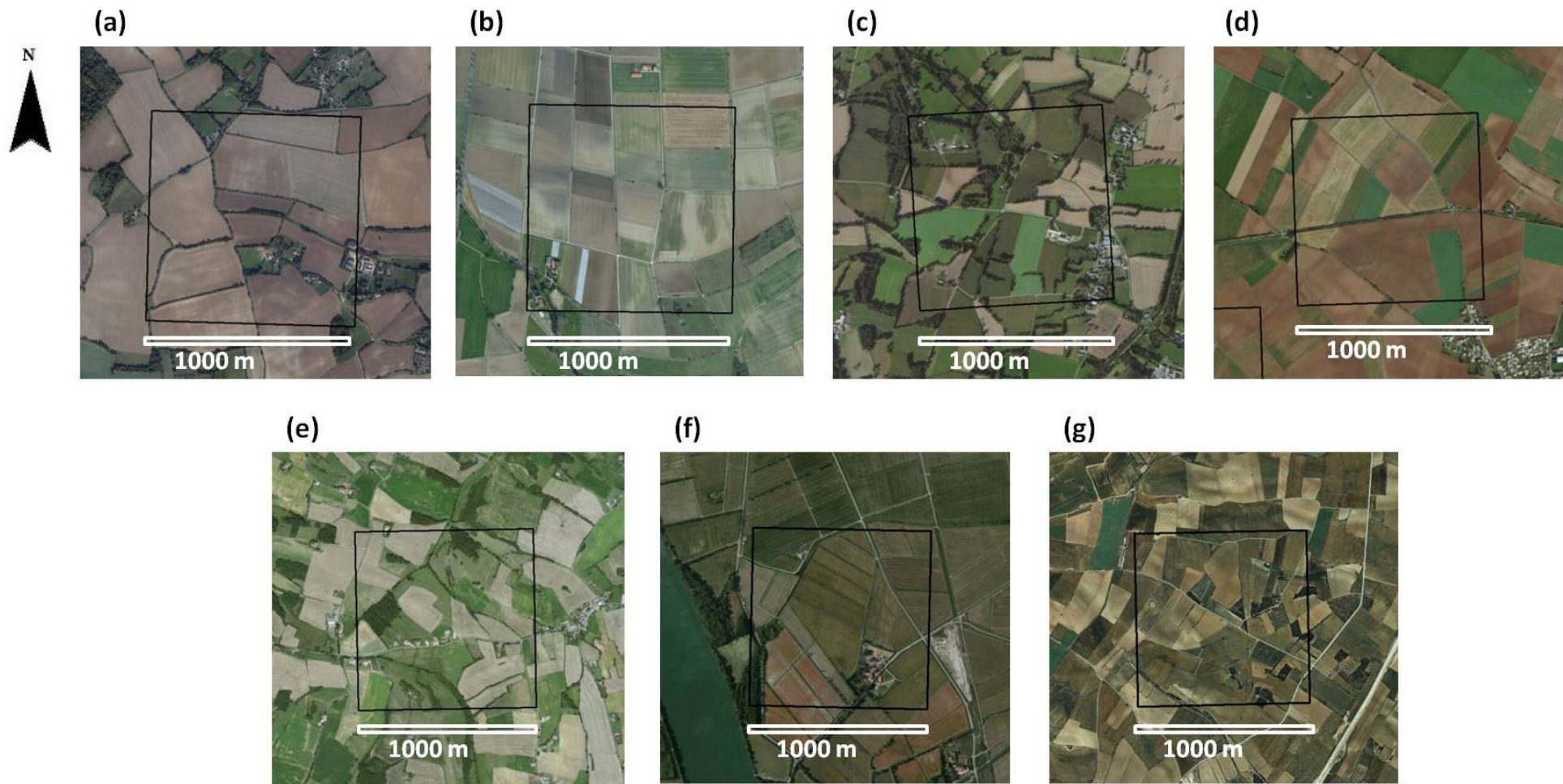
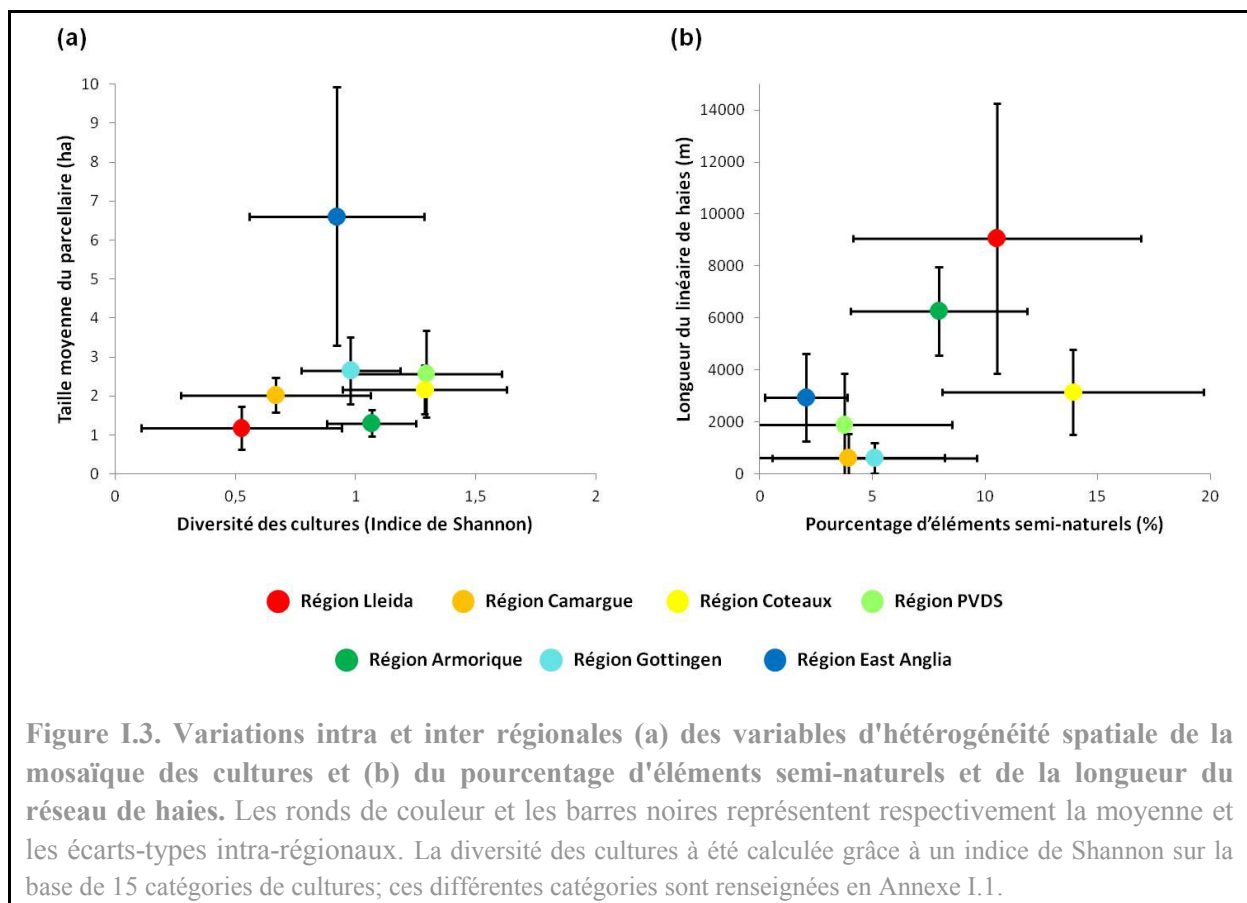


Figure I.2. Photographies aériennes de paysages agricoles de chaque région d'étude participant au projet européen FarmLand. (a) Région East Anglia; (b) Région Göttingen; (c) Région Armorique; (d) Région PVDS; (e) Région Coteaux; (f) Région Camargue; (g) Région Lleida. Voir Figure I.1 pour la localisation des sept régions. Les carrés noirs représentent des paysages de 1km², unité d'étude dans le cadre du projet européen FarmLand. Dans chaque région, 25 à 47 paysages de cette dimension ont été sélectionnés. Les images aériennes proviennent des fonds de cartes disponibles sous ArcGIS Online.

2.1.2. 380 parcelles de céréales échantillonnées dans 203 paysages agricoles de 1km²

La méthode de sélection des paysages et des parcelles de céréales est détaillée dans la section suivante (section 1.2), en prenant l'exemple de la région 'Armorique'. Dans chacune des sept régions, 25 à 47 paysages carrés de 1 km de côté ont été sélectionnés (Figure I.2), soit un total de 203 paysages étudiés. Cette sélection s'est faite selon une approche pseudo-expérimentale, dont l'objectif était d'obtenir des paysages distribués le long de deux gradients indépendants de composition (diversité des cultures) et de configuration de la mosaïque des cultures (taille moyenne des parcelles ou longueur totale des bordures de parcelles), tout en maximisant l'étendue de ces gradients. Dans chacune des régions, la sélection s'est faite à partir des cartes d'occupation des sols les plus récentes possibles, en suivant la démarche établie par Pasher *et al.* (2013). Une à trois parcelles de céréales ont ensuite été choisies dans chaque paysage agricole, pour un total de 380 parcelles de céréales échantillonnées.

2.1.3. Présentation des paysages sélectionnés



La Figure I.3 donne un aperçu des caractéristiques des paysages sélectionnés en termes d'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures (diversité des cultures et taille moyenne

du parcellaire), ainsi qu'en termes de pourcentage d'éléments semi-naturels (éléments boisés) et de longueur du réseau de haies. Les paysages sélectionnés ont permis d'obtenir une forte variabilité à la fois inter et intra régionale des métriques d'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles. Toutes régions confondues, il n'y avait pas de corrélation entre les deux variables explicatives d'intérêt (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire) (Rho de Spearman $r_s = -0.03$, $p = 0.70$). La taille moyenne du parcellaire était cependant négativement corrélée à la longueur de haies dans le paysage (Rho de Spearman $r_s = -0.52$, $p < 0.001$).

2.2. Etude de terrain 'FarmLand 2013' : Sélection des paysages et des parcelles de céréales échantillonnées - cas particulier de la région 'Armorique'

2.2.1. Présentation de la zone d'étude

Les paysages agricoles sélectionnés en région 'Armorique' dans le cadre du projet européen FarmLand (2013) ont été sélectionnés au nord de l'Ille-et-Vilaine (Bretagne) dans un secteur d'environ 450 000 ha. Cette zone est en partie rattachée à la Zone Atelier Armorique (ZAA, <https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique/>). La ZAA est membre des réseaux français et européens LTER (Long Term Ecological Research) et internationaux ILTER (International Long Term Ecological Research) de sites de recherche à long terme en écologie. Les recherches menées sur cette zone atelier sont interdisciplinaires, et ont pour objectif de comprendre les interactions entre société et environnement grâce à des dispositifs d'observation sur plusieurs années. L'une des thématiques de recherche est notamment de comprendre les interactions entre les activités agricoles et les dynamiques des structures paysagères, ainsi que leur impact sur les dynamiques de la biodiversité.

2.2.2. Sélection de parcelles de céréales dans 27 paysages agricoles de 1km²

27 paysages agricoles carrés de 1 km de côté ont été sélectionnés en région 'Armorique', en suivant le protocole établi pour l'ensemble des régions participant au projet FarmLand (voir Pasher *et al.*, 2013). L'objectif de cette sélection était de sélectionner des paysages de 1 km² le long de deux gradients indépendants de composition et de configuration de la mosaïque des cultures (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire respectivement), tout en maximisant l'étendue de ces gradients. Les principales étapes de la sélection sont décrites ci-dessous et résumées en **Figure I.4**.

(A) La sélection des paysages s'est faite à partir d'une carte d'occupation des sols réalisée par le laboratoire LETG-Rennes-COSTEL. Cette carte (d'une résolution de 10 mètres) a été construite en combinant plusieurs types de données de 2010: des orthophotoplans (données IGN, 50 cm de résolution spatiale), la couche vecteur du RPG (Registre Parcellaire Graphique), une couche vecteur du parcellaire de la ZAA, et des images satellites Landsat (30

m de résolution spatiale) et Rapideye (4 m de résolution spatiale). Cette carte couvre tout le nord de l'Ille-et-Vilaine, et contient des informations sur les principaux types d'occupation des sols (céréales, maïs, prairies, colza, autres cultures, surface en eau, surfaces boisées, surfaces bâties) et sur le découpage du parcellaire agricole.

(B) La carte a été rastérisée (pixels de 10m) en ne gardant une information détaillée que pour les occupations du sol agricoles (les surfaces bâties, boisées et en eau ont été regroupées sous une seule catégorie 'surfaces non agricoles'). Deux analyses par fenêtres mobiles ont ensuite été réalisées avec le logiciel Fragstats 4.1. (McGarigal *et al.*, 2012). Elles ont permis de calculer, pour chaque pixel de la carte, les deux variables explicatives d'intérêt dans des fenêtres de 1 km de côté autour du pixel. Chaque pixel représente ainsi le centre d'un paysage carré de 1km de côté, et une valeur correspondant à la taille moyenne du parcellaire (en ha) et à la diversité des cultures dans le paysage alentour lui est attribuée. La diversité des cultures a été calculée grâce à l'indice de diversité de Shannon sur la base de 5 catégories d'occupation du sol agricoles : céréales, maïs, prairie, colza, autres cultures.

(C) Notre objectif était de travailler en milieu agricole : seules les fenêtres de 1km² pour lesquelles les parcelles agricoles couvraient entre 70 et 90% de la surface des paysages ont été conservées. Parmi ces fenêtres 'agricoles', 20 000 fenêtres - ou paysages - ont été sélectionnées de façon aléatoire (Hawth's Analysis Tools for ArcGIS; Beyer, 2004). Pour ces 20 000 paysages nous avons tracé le nuage de points représentant la taille moyenne du parcellaire (ha) en fonction de la diversité des cultures (indice de Shannon). Afin de limiter la corrélation entre ces deux variables explicatives d'intérêt, seules les extrémités du gradient obtenu ont été considérées. Nous avons ainsi retenu quatre zones de sélection, représentant quatre classes de paysages, ou quatre catégories d'hétérogénéité spatiale :

- Paysages "Low - Low", caractérisés par une faible diversité de cultures et des parcelles de petite taille.
- Paysages "High - Low", caractérisés par une diversité de cultures importante et des parcelles de petite taille.
- Paysages "Low - High", caractérisés par une faible diversité de cultures et des parcelles de grande taille.
- Paysages "High - High", caractérisés par une diversité de cultures importante et des parcelles de grande taille.

(D) En parallèle de la détermination des zones de sélection des paysages, une analyse d'auto-corrélation spatiale des deux variables explicatives d'intérêt a été réalisée dans le but de déterminer la distance minimale entre deux paysages permettant d'assurer leur indépendance. Nous avons calculé pour cela un Indice de Moran pour des distance croissantes allant de 500 mètres à 5 kilomètres (I de Moran; Dormann *et al.*, 2007) (utilisation de l'extension Rookcase sous Excel; Sawada, 1999). A partir du corrélogramme de Moran, nous avons fixé à 3.5 km la distance minimale entre deux paysages ($I \text{ de Moran} \leq 0.3$).

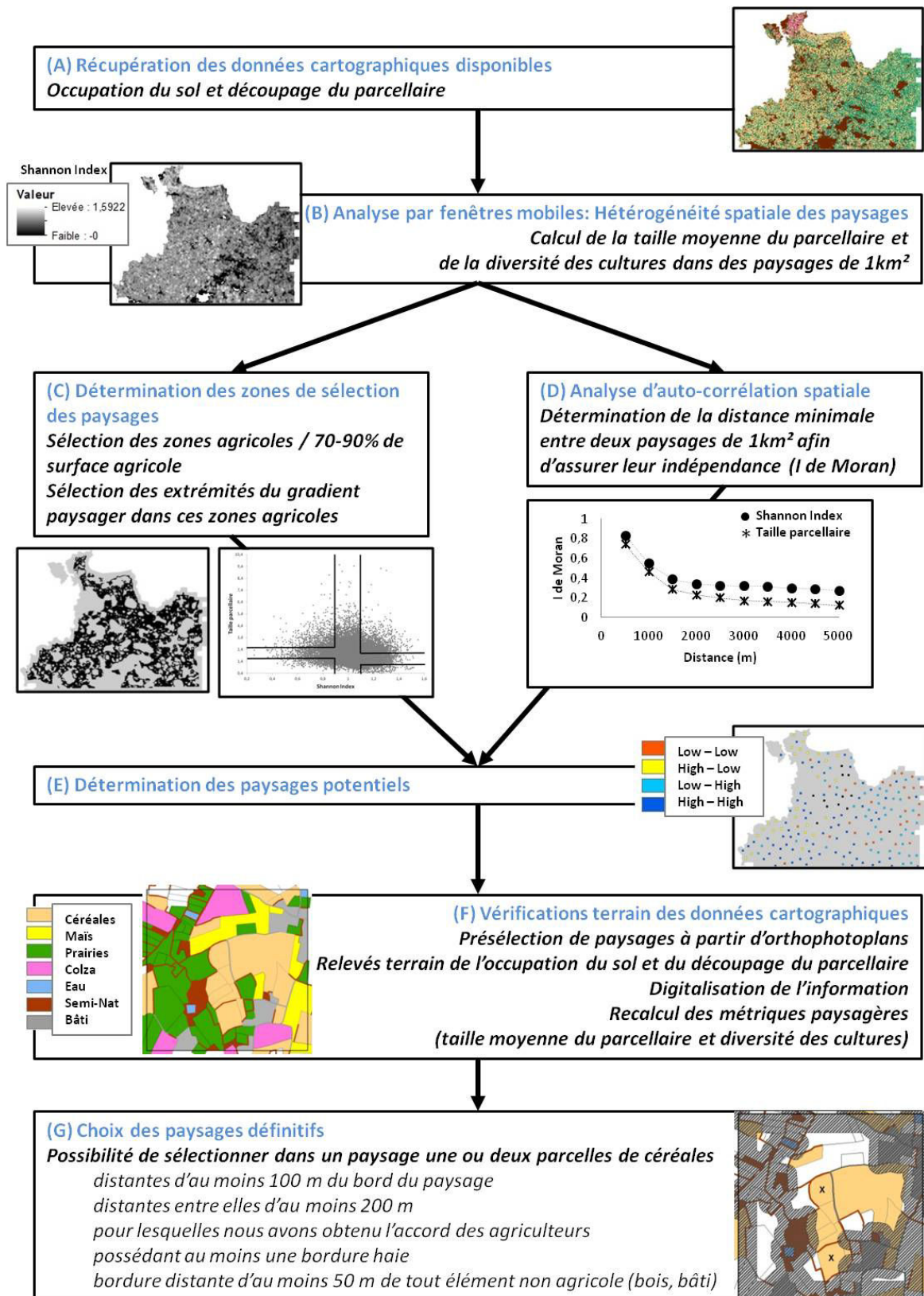


Figure I.4. Aperçu général de la démarche de sélection des 27 paysages agricoles de 1 km² en région Armorique

(E) Parmi les 20 000 paysages obtenus à l'étape (C), une nouvelle sélection de paysages nous a permis de ne conserver que ceux appartenant à l'une des quatre catégories d'hétérogénéité spatiale choisies, et distants entre eux d'au moins 3.5 km. 192 paysages potentiels ont ainsi été déterminés.

(F) Parmi ces 192 paysages potentiels, 61 paysages ont été retenus (à partir d'orthophotoplans, données IGN) pour des vérifications terrain, en évitant les zones humides ou les bassins de production particuliers (comme la région malouine, la frange littorale des Polders du Mont Saint-Michel ou la zone rennaise qui sont des zones de production légumière importantes). Nous avons fait en sorte de former des groupes de 4 ou 5 paysages, assez proches les uns des autres pour qu'ils puissent être échantillonnés sur une même journée, et présentant des caractéristiques contrastées en termes d'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures. Par manque de temps, seuls 42 de ces 61 paysages ont finalement fait l'objet de relevés terrain conduits en décembre 2012. Le découpage du parcellaire, l'occupation du sol et le réseau de haies ont été vérifiés puis digitalisés grâce au logiciel ArcMap 10.1 (ESRI). A partir de ces nouvelles couches vecteur, la taille moyenne du parcellaire et la diversité des cultures à l'hiver 2012 - 2013 ont été recalculées pour chacun des 42 paysages, afin de vérifier qu'ils étaient bien distribués le long de deux gradients indépendants de composition et de configuration de la mosaïque des cultures.

(G) Parmi ces 42 paysages, 27 paysages définitifs ont finalement été choisis de façon à pouvoir sélectionner une ou deux parcelles de céréales par paysage selon les contraintes suivantes :

- Les parcelles devaient être distantes d'au moins 100 m du bord du paysage
- Les parcelles devaient être distantes entre elles d'au moins 200 m
- Nous devons avoir obtenu l'autorisation de la part des agriculteurs pour échantillonner dans leur parcelle (**voir courrier envoyé aux agriculteurs en Annexe I.2**)
- Au moins l'une des bordures de la parcelle devait être une haie
- Cette bordure haie devait être distante d'au moins 50 m de tout élément non agricole (surface bâti, bois).

Au total 42 parcelles de céréales ont pu être retenues dans 27 paysages de 1km².

2.2.3. Présentation des paysages sélectionnés

A partir d'observations terrain conduites à l'été 2013, la cartographie de l'occupation des sols a été actualisée pour chacun des 27 paysages de 1km² (**Figure I.5a**). Le pourcentage de surface agricole variait entre 79 et 92 % (moyenne = $85 \pm 3\%$). Cette variable était modérément corrélée au pourcentage d'éléments semi-naturels dans le paysage (Rho de Spearman $r_s = -0.48$, $p = 0.010$) qui variait entre 1 et 16 % (moyenne = $6 \pm 4\%$). L'indice de diversité de Shannon (caractérisant la diversité des cultures et calculé sur la base de cinq

catégories de cultures - céréales, maïs, prairie, colza, autres cultures) variait de 0.60 à 1.44 (moyenne = 1.05 ± 0.18), et la taille moyenne du parcellaire variait de 1.02 à 3.59 ha (moyenne = 1.89 ± 0.51 ha) (**Figure I.5b**). Le coefficient de corrélation de Spearman entre ces deux variables explicatives d'intérêt était de -0.04 ($p = 0.853$). La diversité des cultures était fortement négativement corrélée au pourcentage de prairies dans le paysage (Rho de Spearman $r_s = -0.76$, $p < 0.001$), qui variait de 17 à 68 % (moyenne = 39 ± 14 %). La taille moyenne des parcelles était quant à elle négativement corrélée à la longueur du réseau de haies dans le paysage (Rho de Spearman $r_s = -0.66$, $p < 0.001$), qui variait de 4528 à 13 236 m (moyenne = 8243 ± 2326 m).

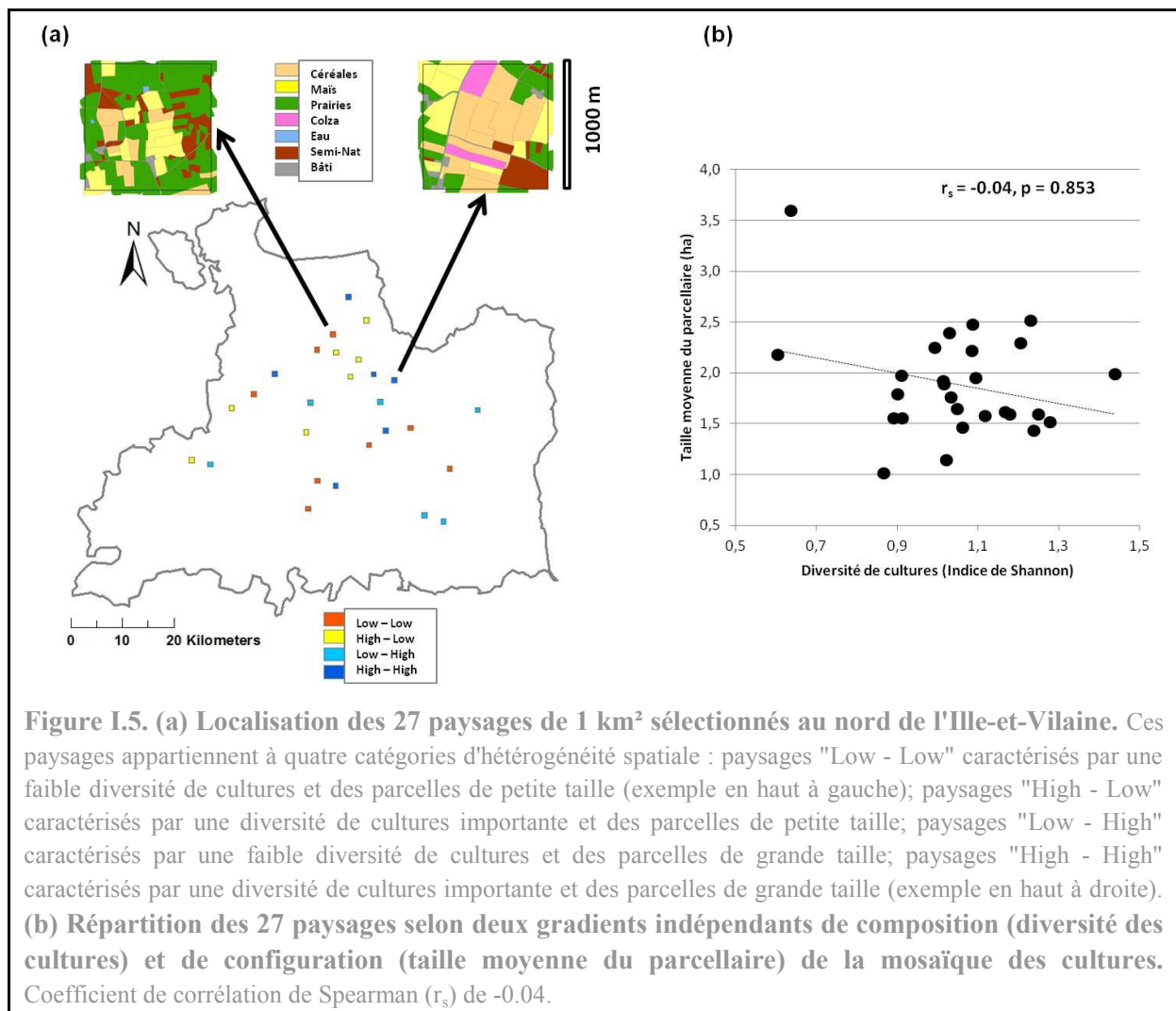
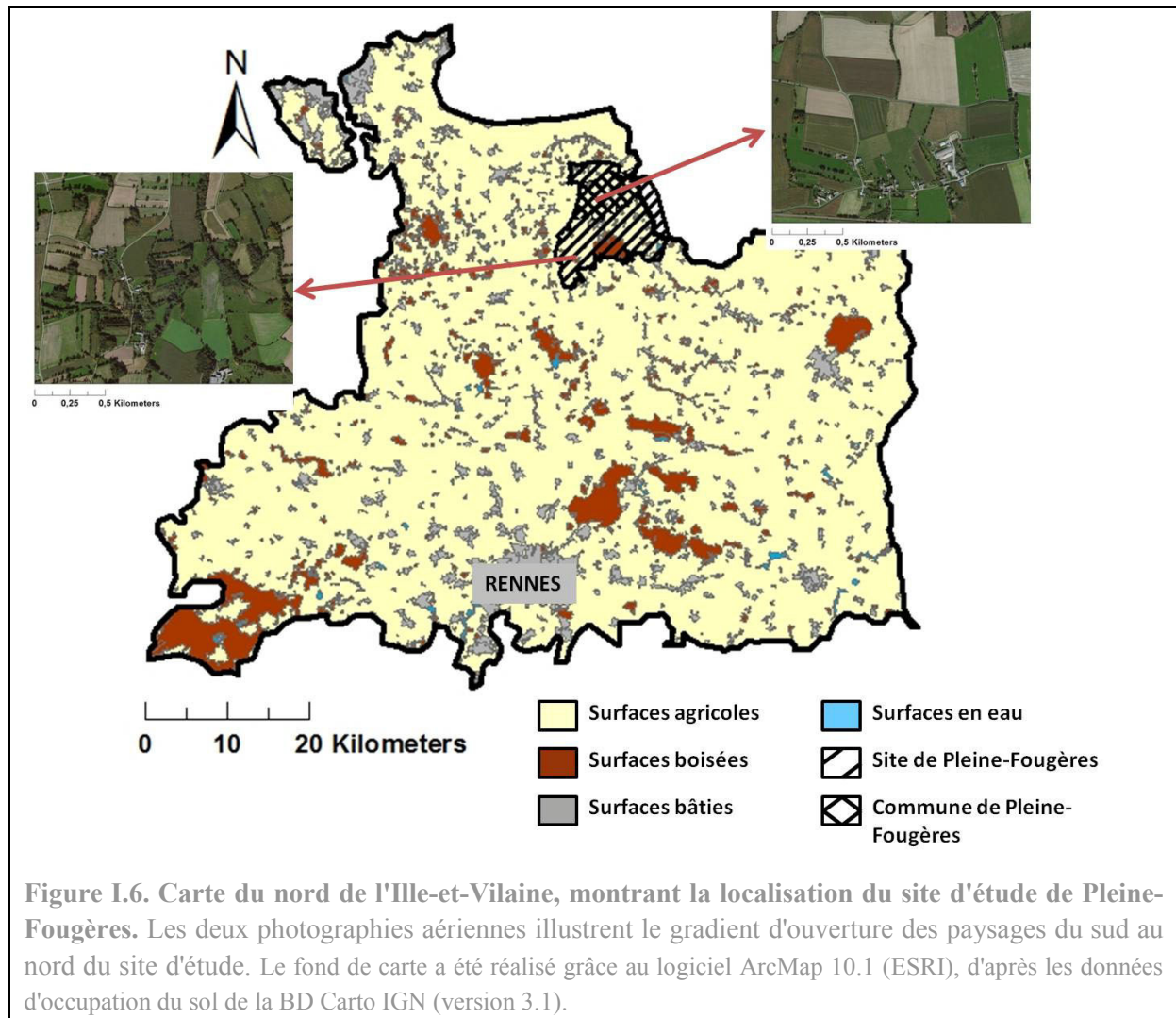


Figure I.5. (a) Localisation des 27 paysages de 1 km² sélectionnés au nord de l'Ille-et-Vilaine. Ces paysages appartiennent à quatre catégories d'hétérogénéité spatiale : paysages "Low - Low" caractérisés par une faible diversité de cultures et des parcelles de petite taille (exemple en haut à gauche); paysages "High - Low" caractérisés par une diversité de cultures importante et des parcelles de petite taille; paysages "Low - High" caractérisés par une faible diversité de cultures et des parcelles de grande taille; paysages "High - High" caractérisés par une diversité de cultures importante et des parcelles de grande taille (exemple en haut à droite). **(b) Répartition des 27 paysages selon deux gradients indépendants de composition (diversité des cultures) et de configuration (taille moyenne du parcellaire) de la mosaïque des cultures.** Coefficient de corrélation de Spearman (r_s) de -0.04.

2.3. Etude de terrain 'ZAA 2014' : Sélection de 21 parcelles de blé sur la Zone Atelier Armorique

2.3.1. Présentation du site atelier de Pleine-Fougères



L'étude de terrain 'ZAA 2014' a, comme son nom l'indique, été conduite sur la Zone Atelier Armorique (ZAA). Les données ont été récoltées plus précisément sur le site atelier de Pleine-Fougères (**Figure I.6**), qui s'étend sur 15 000 ha au sud de la Baie du Mont Saint Michel (<https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique/>). Ce site d'étude correspond au site historique de la ZAA (étendue par la suite en 2011 jusqu'à la ville de Rennes), et l'occupation du sol y est cartographiée depuis les années 1996 (cartes réalisées par le laboratoire LETG-Rennes-Costel à partir de photographies aériennes issues de l'IGN et de vols ULM réalisés en été par la société Air Papillon). C'est une zone qualifiée de bocagère : un vaste réseau de haies caractérise le paysage, avec des petites parcelles séparées les unes des autres par des habitats

boisés (haies et forêts). Cependant, en raison d'un remembrement important sur la commune de Pleine-Fougères, cette zone présente un gradient paysager allant d'un bocage dense au sud à un bocage plus lâche au nord du site (**Figure I.6**).

2.3.2. Méthode de sélection des parcelles de blé

21 parcelles de blé d'hiver ont été sélectionnées en 2014 sur le site atelier de Pleine-Fougères. L'objectif de cette sélection, dont la méthode est détaillée ci-dessous, était d'obtenir des parcelles distribuées le long d'un gradient d'hétérogénéité spatiale du paysage, allant de paysages relativement simples (caractérisés par de grandes parcelles, un réseau bocager peu dense et un pourcentage de prairies faible) à des paysages plus complexes (caractérisés par des parcelles plus petites, un réseau de haies dense et un pourcentage de prairies plus important).

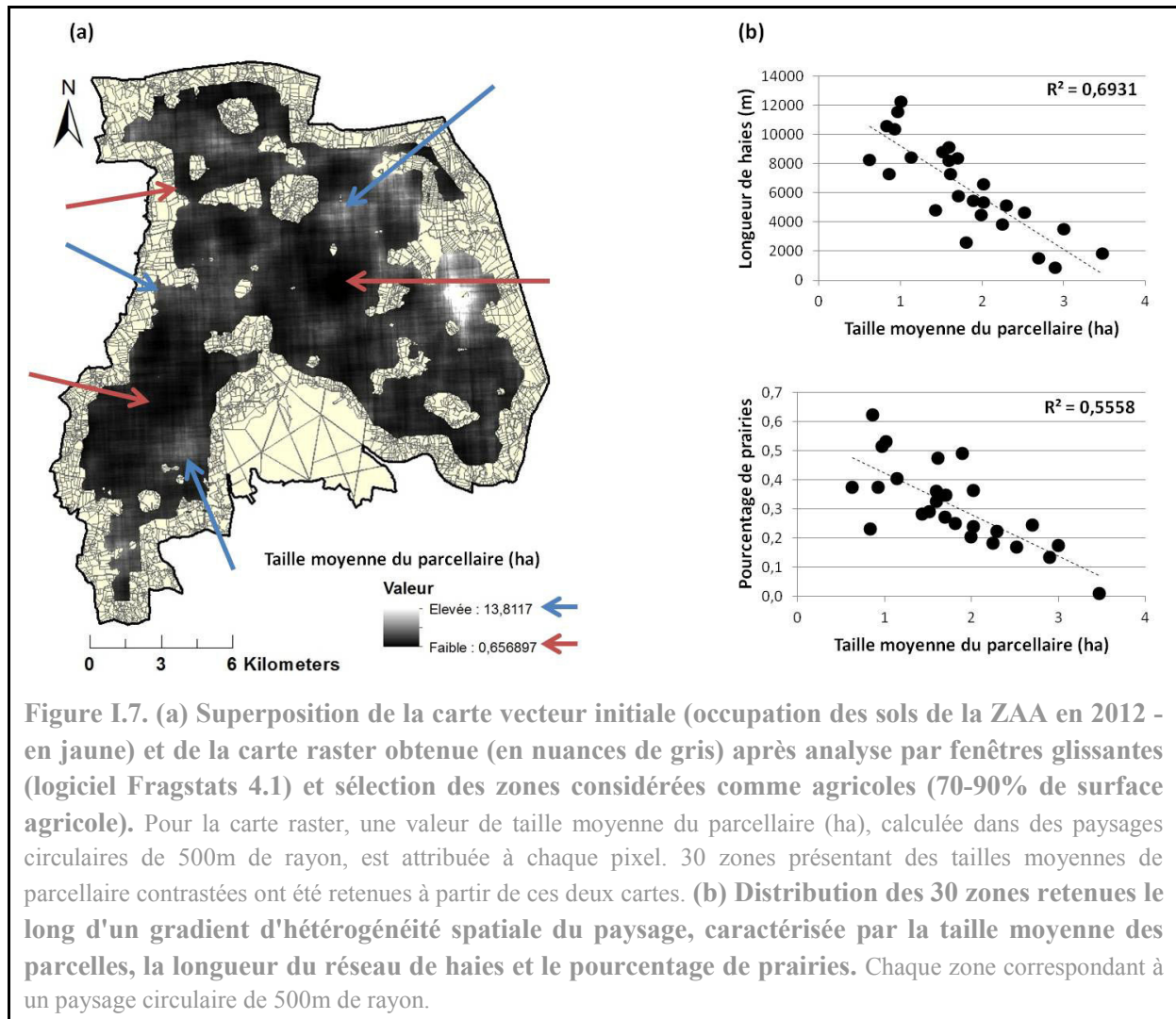
La sélection initiale s'est faite à partir d'une carte d'occupation des sols de la ZAA de 2012 (carte la plus récente disponible), produite par le laboratoire LETG-Rennes-Costel. Cette carte a été rastérisée (pixels de 10m) en ne gardant une information détaillée que pour les occupations du sol agricoles (les surfaces bâties, boisées et en eau ont été regroupées sous une seule catégorie 'surfaces non agricoles'). Une analyse par fenêtres glissantes, réalisée grâce au logiciel Fragstats 4.1 (McGarigal *et al.*, 2012), a permis d'attribuer à chaque pixel de cette carte une valeur de taille moyenne du parcellaire agricole, calculée dans des fenêtres circulaires de 500m de rayon. Seuls les pixels situés dans des zones considérées comme agricoles (pixels présentant entre 70 et 90% de surface agricole dans la fenêtre alentour) ont été conservés.

La carte raster ainsi produite nous a permis de repérer des zones présentant des tailles moyennes de parcellaire contrastées (**Figure I.7a**). 30 zones ont initialement été retenues. A partir de la carte vecteur initiale (occupation des sols de la ZAA en 2012), la taille moyenne des parcelles, la longueur du réseau de haies et le pourcentage de prairies ont été recalculées pour chacune de ces zones (paysages circulaires de 500m de rayon) afin de vérifier qu'elles étaient bien distribuées le long d'un gradient d'hétérogénéité spatiale du paysage (**Figure I.7b**).

Des relevés d'occupation du sol, réalisés l'hiver 2013, ont permis d'identifier les différentes parcelles de céréales comprises dans chacune de ces 30 zones, ainsi que les agriculteurs à qui appartenaient les parcelles. Parmi les quelques 200 parcelles de céréales ainsi identifiées, 21 parcelles ont finalement été retenues selon les critères suivants :

- Les parcelles devaient être des parcelles en blé d'hiver
- Nous devons avoir obtenu l'autorisation de la part des agriculteurs pour échantillonner dans leur parcelle (**voir courrier envoyé aux agriculteurs en Annexe I.3**)
- Afin de limiter l'influence de l'historique de la parcelle, les parcelles ne devaient avoir été cultivées que par des cultures annuelles (blé ou maïs) sur les cinq dernières années

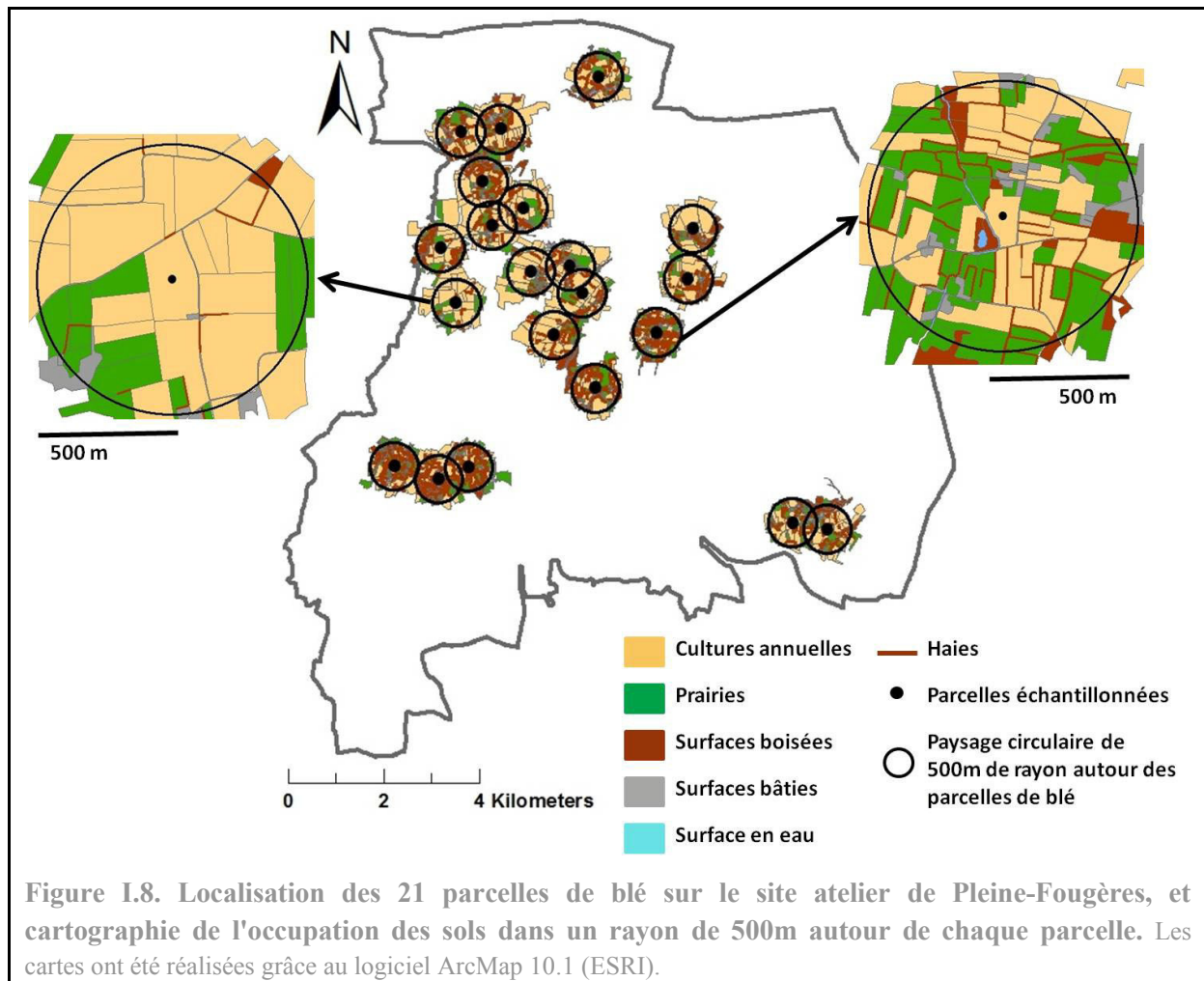
- La distance entre deux parcelles devait être d'au moins 600m afin d'assurer une indépendance entre parcelles
- Afin d'optimiser le gradient d'hétérogénéité spatiale du paysage (**voir Figure I.7b**), les parcelles devaient permettre d'obtenir la longueur du gradient la plus importante possible, tout en maximisant la corrélation entre les différentes variables composant le gradient.



2.3.3. Présentation des parcelles de blé sélectionnées

A partir d'observations terrain conduites à l'été 2014, la cartographie de l'occupation des sols a été actualisée dans un rayon de 500m autour de chaque parcelle de blé (**Figure I.8**). Les variables d'hétérogénéité spatiale du paysage ont été recalculées pour les 21 parcelles échantillonnées. La taille moyenne du parcellaire variait de 0.8 à 2.9 ha (moyenne = 1.7 ± 0.6 ha), le pourcentage de prairies de 13 à 43% (moyenne = $25 \pm 8\%$), et la longueur du réseau de

haies de 1004 à 10422 m (moyenne = 5061 ± 2527 m) (**Figure I.8**). Ces trois variables d'hétérogénéité spatiale étaient fortement corrélées entre elles (coefficients de corrélation de Spearman ≥ 0.7).



Des tests de Mantel (basés sur des tests de permutation de Monte-Carlo avec 9999 répétitions) nous ont permis de vérifier qu'il n'y avait pas de corrélation entre la localisation spatiale des paysages et les variables d'hétérogénéité calculées ($r = 0.20$, $p = 0.052$ pour la taille du parcellaire; $r = 0.15$, $p = 0.105$ pour le pourcentage de prairies; $r = 0.11$, $p = 0.175$ pour la longueur du réseau de haies). Il n'y avait pas non plus de corrélation entre la taille des parcelles échantillonnées et la taille moyenne du parcellaire dans le paysage alentour (500m de rayon) (coefficient de corrélation de Spearman $r_s = 0.20$, $p = 0.388$).

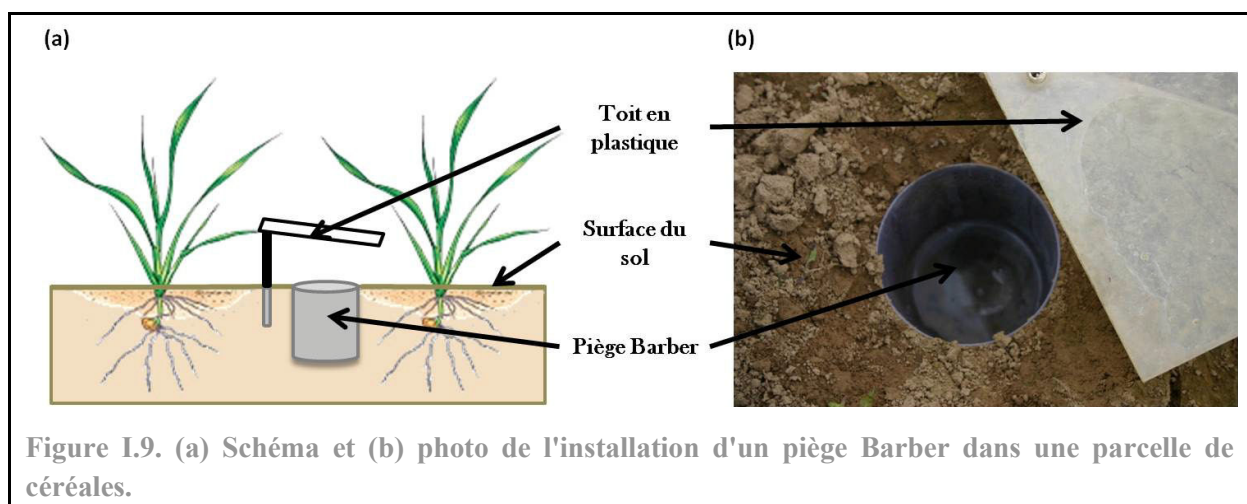
3. Méthodes d'échantillonnage des données biologiques

3.1. Echantillonnage et identification des coléoptères carabiques et des araignées

3.1.1. Méthode de piégeage et plan d'échantillonnage

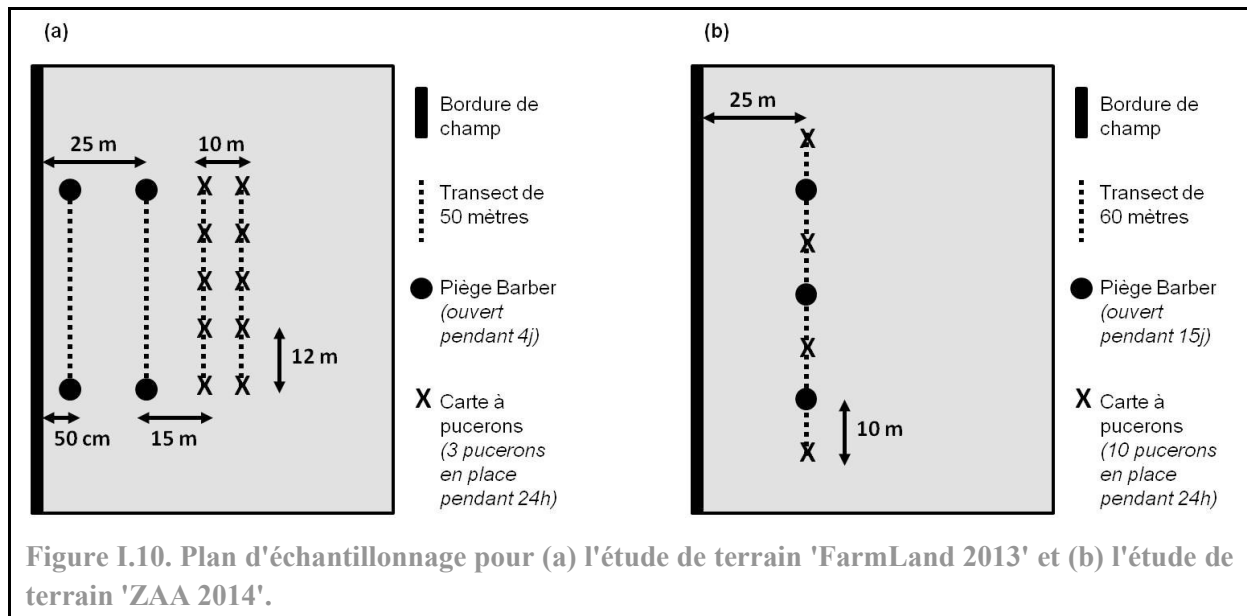
Sur l'ensemble des parcelles de céréales sélectionnées, les coléoptères carabiques et les araignées ont été récoltés à l'aide de pièges Barber. Chaque piège est un pot en plastique de 9.5 cm de diamètre et de 470 ml de volume, rempli à moitié d'une solution d'eau, de sel (50 g/L), et d'un agent mouillant (savon ou monopropylène glycol). Le piège est enfoncé dans le sol de façon à ce que son bord supérieur affleure au niveau du sol, et un toit en plastique permet de le protéger des débris végétaux et de l'eau de pluie (**Figure I.9**).

Le nombre d'individus recueillis dans les pièges Barber est une mesure de « l'activité-densité » des carabes ou des araignées épigées. Le nombre d'individus piégés dépend en effet 1) de l'activité des arthropodes (qui varie en fonction de la température, de la densité de végétation, de l'état de satiété des individus et du comportement propre à chaque espèce; e.g. Fournier and Loreau, 2001; Thomas *et al.*, 2006), et 2) de la densité réelle d'arthropodes sur la parcelle échantillonnée (Greenslade, 1964). Cependant, par souci de simplification, les données issues de ces piégeages sont assimilées à des abondances dans plusieurs chapitres du manuscrit.



En fonction de l'étude terrain, trois à quatre pièges Barber ont été disposés par parcelle de céréales (**Figure I.10**). Pour l'étude de terrain 'FarmLand 2013', deux sessions d'échantillonnage de 4 jours chacune, et séparées entre elles d'au moins un mois, ont été

réalisées au cours de l'été 2013. Pour l'étude de terrain 'ZAA 2014', sept sessions successives de 15 jours chacune ont été réalisées de mi-mars à fin-juin 2014.



3.1.2. Identification des arthropodes

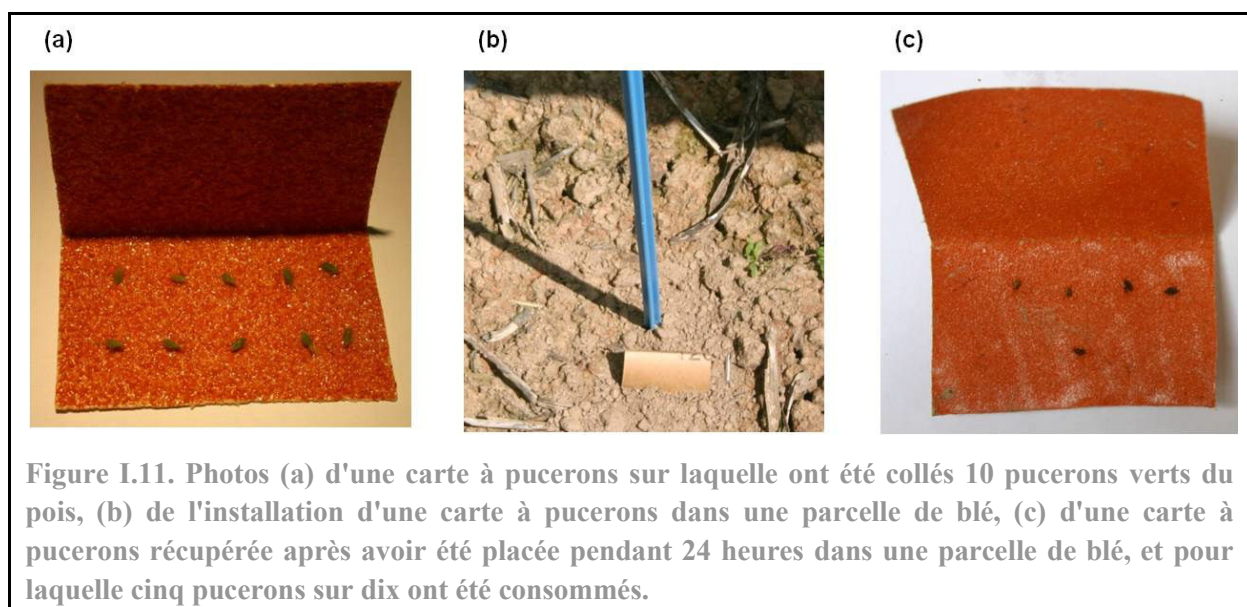
A chaque session d'échantillonnage, les arthropodes piégés ont été ramenés au laboratoire où ils ont été triés dans le but de séparer les coléoptères carabiques et les araignées des autres arthropodes capturés. Les individus ont ensuite été conservés dans de l'alcool à 70% jusqu'à leur identification. La détermination des carabes et des araignées a été réalisée à l'aide d'une loupe binoculaire. La nomenclature utilisée est celle de Fauna Europaea (van Helsdingen and Audisio, 2013).

Pour l'étude de terrain 'FarmLand 2013', chaque région s'est occupée de l'identification des arthropodes piégés sur son site d'étude. Les données de détermination ont ensuite été mises en commun et transmises à l'ensemble des partenaires du projet. En ce qui concerne les données récoltées sur la Zone Atelier Armorique, l'identification des araignées a été prise en charge par Cyril Courtial du GRETIA (GRoupe d'ETude des Invertébrés Armoricains) et par Charlène Puzin (ingénieure d'étude, CNRS ECOBIO). Tous les individus ont été comptés (adultes + immatures), mais seuls les adultes ont pu être déterminés jusqu'à l'espèce. Pour l'identification des carabes, nous avons utilisé une clé de détermination des espèces du nord ouest de la France (Roger *et al.*, 2013), et la détermination s'est faite avec l'aide de Jean Luc Roger (assistant ingénieur, INRA SAD-Paysage), Gérard Savary (technicien de recherche, INRA SAD-Paysage), Romain Georges (ingénieur d'étude, CNRS ECOBIO), Diab Al Hassan (ingénieur de recherche, CNRS ECOBIO) et Olivier Jambon (ingénieur d'étude, CNRS ECOBIO).

3.2 Estimation du potentiel de contrôle biologique

En parallèle de chaque session de piégeage d'arthropodes (voir section 3.1.1), nous avons cherché à estimer le potentiel de régulation biologique des parcelles. Nous avons utilisé pour cela des cartes de prédation, ou 'cartes à pucerons' (Östman *et al.*, 2001a; Geiger *et al.*, 2010): des pucerons verts du pois (*Acyrtosiphon pisum*) ont été collés vivants sur des cartes de papier de verre (6 x 7 cm) avec une colle aérosol repositionnable (marque SADER) (Figure I.11a). Ces cartes à pucerons ont été stockées dans un congélateur pendant quelques jours avant d'être placées dans les parcelles.

Pour l'étude de terrain 'FarmLand 2013', trois pucerons ont été collés par carte, et en parallèle de chaque session de piégeage des arthropodes, dix cartes ont été placées à l'intérieur de chaque parcelle de céréales (Figure I.10a). Pour l'étude de terrain 'ZAA 2014', 10 pucerons ont été collés par carte (Figure I.11a), et quatre cartes ont été placées à l'intérieur de chaque parcelle de blé (Figure I.10). Lors de leur mise en place dans les parcelles, les cartes de papier de verre étaient pliées en deux (comme une tente, Figure I.11b). Elles ont été positionnées au sol avec les pucerons collés sur la face intérieure de la carte, afin de les protéger de la pluie tout en facilitant leur détection par les arthropodes prédateurs. Au bout de 24 heures, les cartes ont été récupérées et les pucerons restant sur les cartes - et donc non consommés par des arthropodes prédateurs - ont été comptés (Figure I.11c). Nous avons calculé pour chaque parcelle un taux de prédation sur la base de la différence entre le nombre de pucerons initialement introduits dans la parcelle et le nombre de pucerons restant après 24 h.



4. Méthodes statistiques

4.1. Données disponibles

Pour chacune des études de terrain nous disposons donc :

- De différentes variables à expliquer; ce sont les données biologiques échantillonnées sur les parcelles de céréales telles que l'abondance (activité-densité) et la richesse spécifique des carabes et des araignées, la composition des communautés d'auxiliaires, ou les taux de prédation observés sur les cartes à puceron.
- De différentes variables explicatives; ce sont des variables paysagères telles que la taille moyenne du parcellaire, la diversité des cultures, la longueur du linéaire de haies ou le pourcentage de surfaces boisées. Pour l'étude de terrain 'FarmLand 2013' elles sont calculées pour chaque paysage carré de 1km² (contenant une à trois parcelles de céréales). Pour l'étude de terrain 'ZAA 2014', elles sont calculées dans des paysages circulaires de 500m de rayon autour de chaque parcelle de blé.

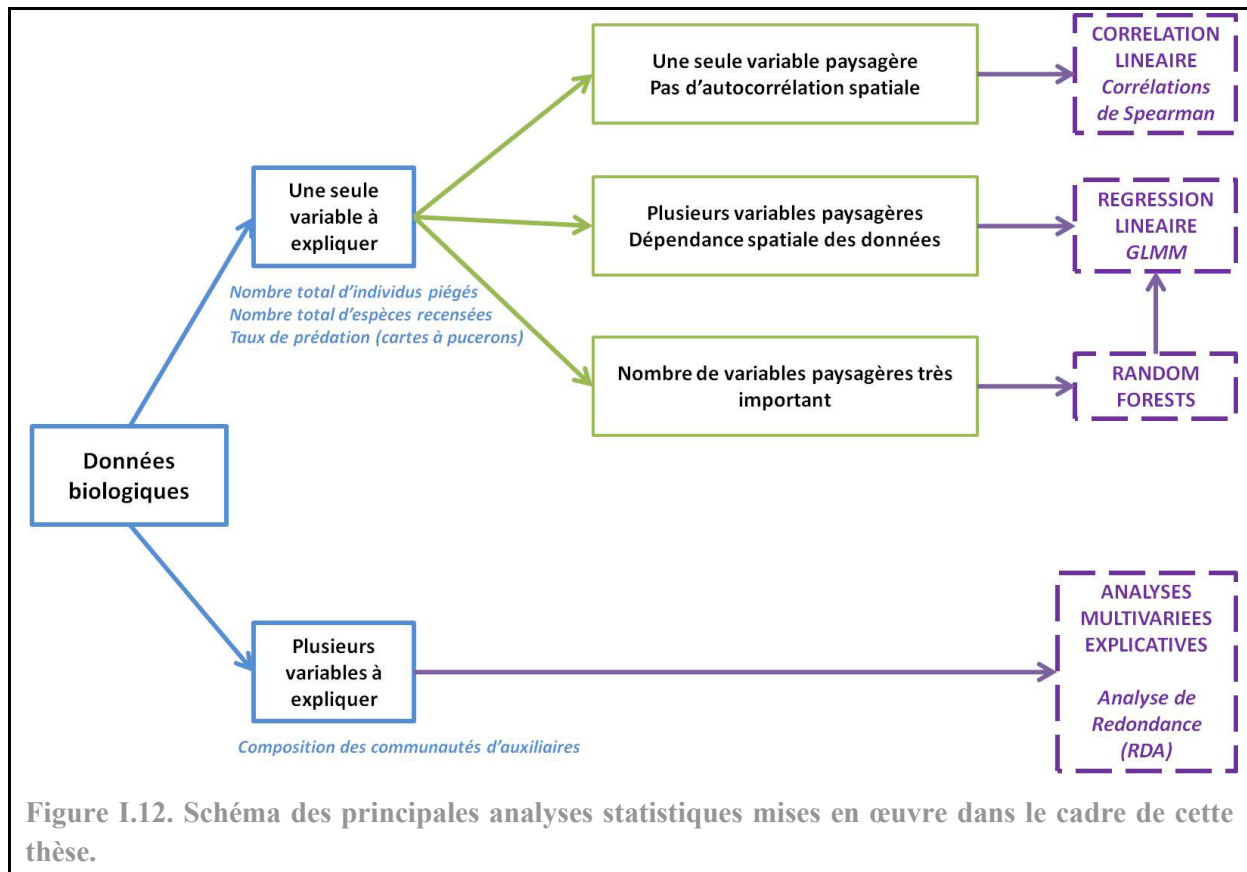
Les relations entre ces différents variables ont été explorées à l'aide de différentes méthodes statistiques présentées ci-dessous, et résumées en **Figure I.12**.

4.2. Corrélation et régression linéaire

La corrélation linéaire est une méthode utilisée pour estimer le lien existant entre deux variables X et Y. On dit qu'il y a corrélation entre X et Y lorsqu'elles présentent une relation monotone (sans qu'il n'y ait pour autant un lien de causalité entre les deux variables). La régression linéaire est quant à elle une méthode très utilisée en écologie. Elle permet d'expliquer, ou de prédire, la réponse d'une variable (dans notre cas une donnée biologique) à une ou plusieurs variables explicatives (dans notre cas des variables paysagères) - en faisant l'hypothèse que la relation entre variables est linéaire ou du moins monotone.

Pour valider l'existence d'un lien entre deux variables, nous avons utilisé des corrélations linéaires, et plus particulièrement des corrélations de Spearman. Cette méthode consiste à trouver un coefficient de corrélation entre les rangs des valeurs d'une variable X et d'une variable Y, et permet de repérer des associations positives ou négatives entre elles. Cette méthode nous a permis d'estimer :

- La corrélation entre différentes variables explicatives. Les variables paysagères présentant un Rho de Spearman supérieur à 0.7 étaient considérées comme redondantes (Dancey and Reidy, 2004).
- Le degré de liaison entre une donnée biologique (variable à expliquer) et une variable paysagère explicative (**Figure I.12**).



Pour estimer la réponse d'une donnée biologique à un ensemble de variables paysagères explicatives, nous avons utilisé des régressions linéaires, et plus particulièrement des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) (**Figure I.12**). Ce sont des généralisations du modèle linéaire applicables à des données non normales, telles que les abondances d'auxiliaires qui sont des données de comptage suivant une loi de poisson, ou encore les taux de prédation qui suivent une loi binomiale. Ce sont aussi des modèles qui prennent en compte la variabilité liée aux individus. Ces modèles sont composés d'une partie fixe et d'une partie aléatoire : la partie fixe est identique pour chaque individu et représente l'effet population, tandis que la partie aléatoire est propre à chaque individu et traduit la variabilité liée à chaque sujet. La partie aléatoire des modèles nous a permis de tenir compte de l'autocorrélation spatiale existant dans certains de nos jeux de données (plusieurs parcelles échantillonnées au sein d'un même paysage, ou plusieurs paysages échantillonnés au sein d'une même région).

Les corrélations et régressions linéaires ont été réalisées grâce au logiciel R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011), et grâce aux packages lme4 0.999999-0 (Bates *et al.*, 2012) et nlme 3.1-108 (Pinheiro *et al.*, 2013). Pour les GLMM, la construction des modèles s'est faite suivant une procédure d'inférence multi-modèles grâce au package MuMIn 1.9.0 (Burnham, 2004; Barton, 2013). Cette méthode permet de créer toutes les combinaisons de variables possibles, et de sélectionner le meilleur modèle grâce au critère d'information

d'Akaike (AIC), qui est basé sur la qualité de l'ajustement des données (déviante du modèle) et la complexité du modèle (nombre de paramètres). Le meilleur modèle est celui possédant l'AIC le plus faible.

4.3. Random forests

Pour tester l'effet sur une variable à expliquer d'un nombre très important de variables paysagères explicatives, souvent fortement corrélées entre elles, nous avons utilisé une méthode de sélection de variables nommée "Random forests" (Breiman, 2001). Les random forests consistent en un ensemble d'arbres de régression, construits chacun à partir d'un sous-ensemble aléatoire de données initiales. Un arbre est constitué de différents nœuds, et à chaque nœud, un sous-ensemble aléatoire de variables explicatives est analysé. L'importance de chaque variable explicative pour la variable à expliquer peut être estimée : on a recours pour cela à des permutations aléatoires réalisées sur les valeurs de la variable explicative. A partir de l'ensemble des arbres de régression, l'importance conditionnelle de la variable est ensuite calculée comme la différence moyenne de précision du modèle avant et après les permutations (Strobl *et al.*, 2009a).

Cette méthode peut donc être utilisée comme une analyse préliminaire dans un objectif de sélection de variables explicatives (voir Puech *et al.*, 2014) (**Figure 1.12**) : les variables peuvent être classées en fonction de leur importance, et seules les variables les plus importantes sont conservées dans les analyses suivantes (régressions linéaires par exemple).

Dans le cas de nos jeux de données, les analyses ont été réalisées grâce au logiciel R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011) et au package Party 1.0-6 (Hothorn, 2006; Strobl *et al.*, 2007; Strobl *et al.*, 2008). Nous avons fixé le nombre d'arbres à 2000. Le nombre de variables explicatives sélectionnées au hasard à chaque nœud d'arbre était égal à la racine carrée du nombre total de variables (valeur par défaut dans la littérature; voir Strobl *et al.*, 2009b). Les variables explicatives étaient considérées comme informatives et pertinentes lorsque leur valeur d'importance conditionnelle était supérieure à la valeur absolue de la plus petite valeur d'importance obtenue sur l'ensemble des variables explicatives (Strobl *et al.*, 2009b).

4.4. Analyses multivariées

L'analyse multivariée regroupe les méthodes statistiques qui traitent simultanément plus d'une variable; elle vise à décrire le maximum d'informations contenues dans un ou plusieurs tableaux complexes de données. On peut identifier deux grandes familles d'analyses multivariées : des analyses descriptives, qui ont pour objectif de résumer l'information

contenue dans un jeu de données, et des analyses explicatives, qui visent à expliquer plusieurs variables dépendantes par un ensemble de variables explicatives.

Dans le cas de nos jeux de données, nous avons fait appel à des analyses multivariées explicatives afin de tester l'effet de plusieurs variables paysagères sur la composition en espèces des communautés de carabes ou d'araignées (**Figure I.12**). Nous avons utilisé des analyses de redondance (RDA). Ce sont des méthodes d'ordination sous contrainte qui visent à connaître la part de variation d'un ensemble de variables dépendantes attribuable à un ensemble de variables explicatives. Les analyses ont été réalisées grâce au logiciel CANOCO 4.53 (Biometris - Plant Research International). Les espèces de carabes ou d'araignées ne présentant qu'une seule occurrence ont été exclues des analyses. La significativité de la part de variance expliquée par les variables paysagère a été testée grâce à des tests de permutation de Monte Carlo. Des analyses de redondance partielles ont également été appliquées afin de partitionner (ou décomposer) la variance selon différents ensembles de variables explicatives (Borcard *et al.*, 1992). La partition de variance permet de déduire la part de variance expliquée par un ensemble de variables explicatives, indépendamment de la variance expliquée par un second ensemble de variables.

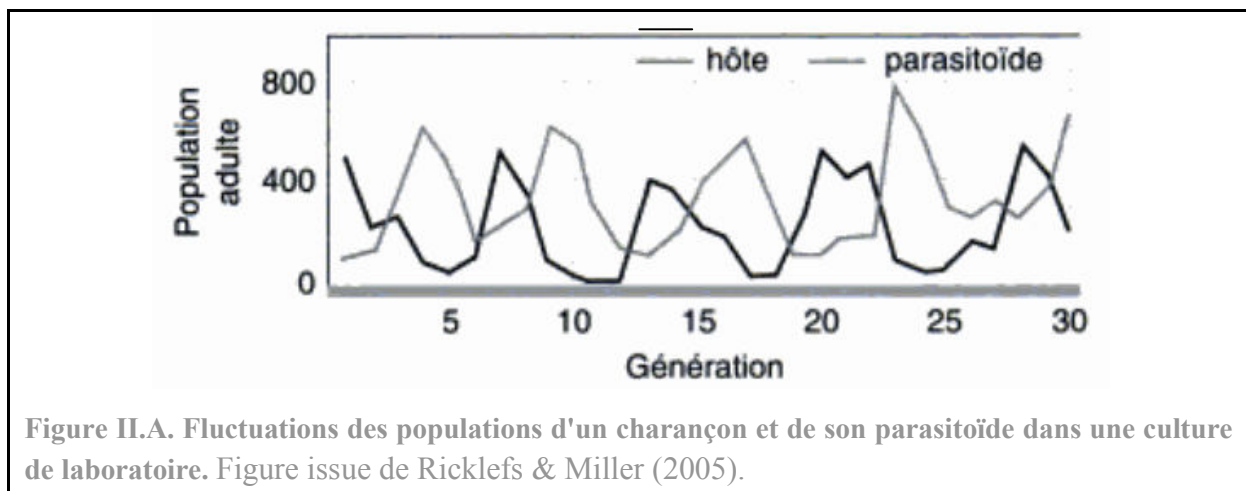
Chapitre II.

Avant-propos : Relations entre les communautés d'auxiliaires généralistes et les taux de prédation de pucerons dans les parcelles de céréales

Préambule : concepts de base sur les systèmes proie-prédateur

D'après le livre *Ecologie* (2005), de R.E. Ricklefs et G.L. Miller

Les populations de certains systèmes proie-prédateur changent selon des cycles étroitement liés (exemple d'un système hôte-parasitoïde, **Figure II.A**). Ces modèles simples ont été présentés par Lotka et Volterra en 1925 et 1926.



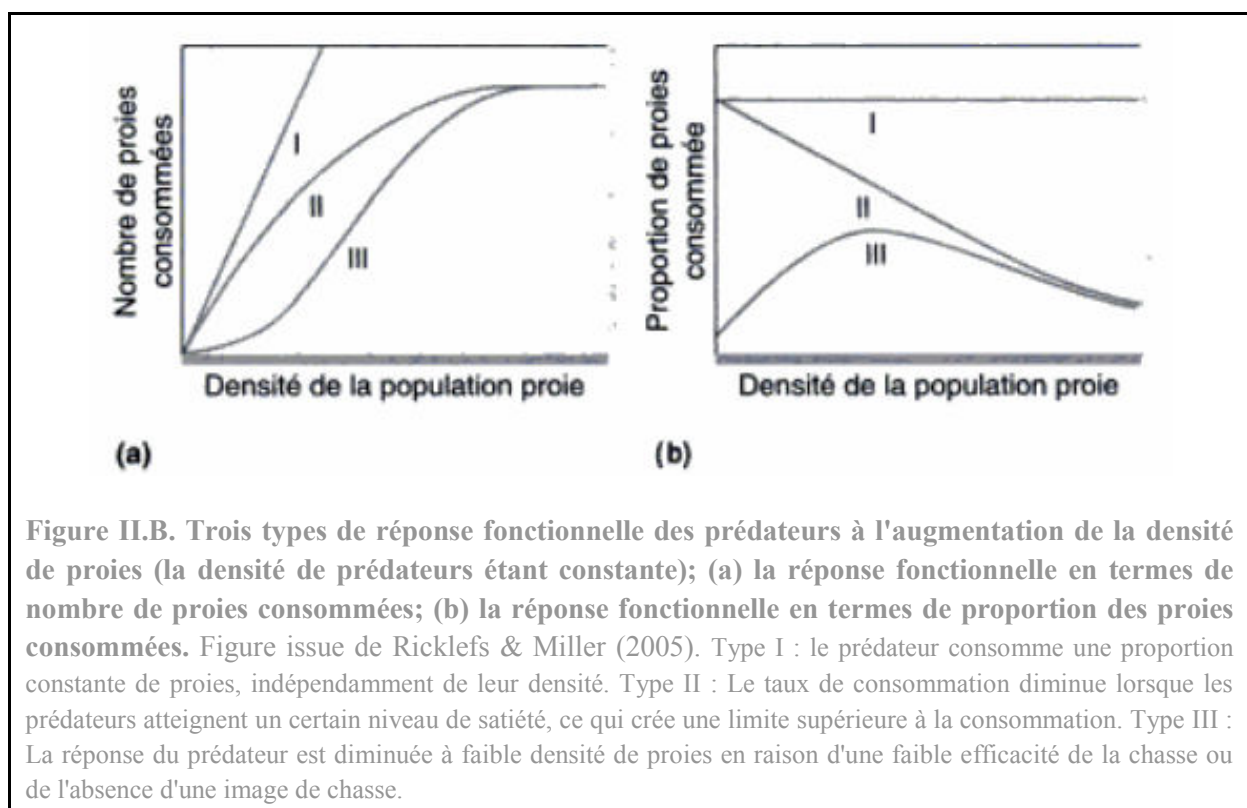
Ces modèles ignorent cependant les interactions entre différents prédateurs, ou l'influence que peuvent avoir des proies alternatives sur des prédateurs généralistes, et ils considèrent que la réponse des prédateurs à l'effectif des proies est linéaire.

La relation entre l'effectif des proies et le taux de consommation d'un individu est appelé 'réponse fonctionnelle'. On considère aujourd'hui qu'il existe trois grands types de réponses fonctionnelles, présentées en **Figure II.B** :

- La réponse de type I se rencontre chez des prédateurs passifs, comme c'est le cas de certaines araignées qui chassent par le biais de toiles. Le nombre de proies attrapées dans une toile est proportionnel à leur densité; la proportion de proies tuées par une araignée (nombre de proies tuées par rapport à la quantité totale de proies) est constante.
- Dans la réponse de type II, la proportion de proies consommées est maximale à de faibles densités de proies. Le nombre de proies consommées augmente selon une vitesse décroissante lorsqu'un certain niveau de satiété est atteint. C'est la réponse la plus typique, que l'on retrouve chez des prédateurs actifs comme les coccinelles.
- Dans la réponse de type III les prédateurs augmentent leur activité de recherche lorsque la densité de proies augmente. Le taux de consommation peut-être faible

lorsque la densité de proies est faible, en raison de commutations ou du temps passé à localiser des proies rares. Le taux de consommation peut également diminuer aux fortes densités de proies en raison de la satiété du prédateur. C'est la réponse typique des prédateurs généralistes susceptibles de passer d'une espèce de proie à une autre. La réponse du prédateur dépend non seulement de la densité de la proie mais aussi de la fréquence de celle-ci par rapport à d'autres types de proies possibles.

Des modèles plus réalistes que ceux de Lotka-Volterra ont été proposés, et ils intègrent par exemple une fonction avec saturation, qui modélise le fait qu'un individu peut manger un nombre limité de proies (réponses fonctionnelles de type II et III).



En plus de la réponse individuelle, les populations de prédateurs peuvent répondre à l'abondance des proies en augmentant leurs effectifs (soit par immigration soit par croissance des populations). C'est ce qu'on appelle la 'réponse numérique'. L'immigration contribue pour beaucoup à la réponse numérique des prédateurs mobiles, qui peuvent se rassembler là où les proies abondent. Au niveau d'une parcelle agricole, les modèles proies-prédateurs les plus réalistes se doivent donc d'être spatialisés, pour prendre en considération les variations de densité dues aux déplacements de proies ou aux déplacements de prédateurs.

La 'réponse totale' est la combinaison des réponses fonctionnelle et numérique du prédateur. Cette réponse totale correspond au taux de prédation (pourcentage de prédation

d'une proie en fonction de son abondance) et caractérise l'efficacité d'une population d'auxiliaires. **Le taux de prédation dépend donc (1) du nombre de prédateurs et (2) du nombre de proies ingérées par individu. Le nombre de proies ingérées est lui même dépendant de la densité de la proie et - pour des prédateurs généralistes - de sa qualité et de l'abondance relative qu'elle occupe parmi l'ensemble des proies possibles** (e.g. Symondson *et al.*, 2002a).

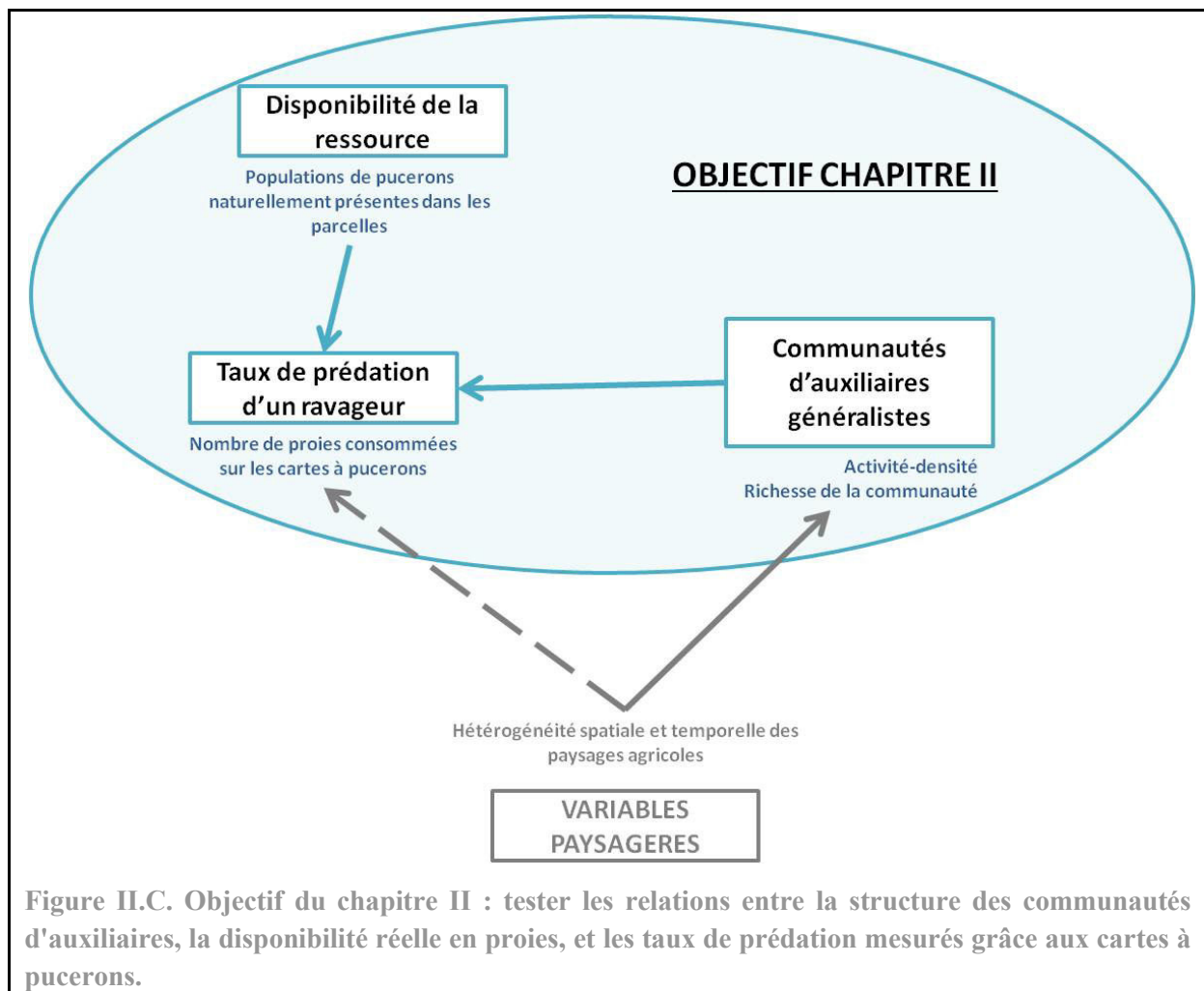
Pour que la prédation soit un facteur de régulation de la population proies, il faut que le taux de prédation augmente avec la densité de la proie. Il faut donc que la réponse fonctionnelle et/ou la réponse numérique soient croissantes avec la densité de proies.

Introduction au chapitre II : Objectifs et méthodologie

L'objectif de cette thèse est :

- de mieux comprendre l'influence de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur les communautés d'auxiliaires généralistes
- de tester si les résultats observés sur les communautés de prédateurs se traduisent par un effet du paysage sur le potentiel de contrôle biologique

Un effet indirect de l'hétérogénéité du paysage sur le potentiel de contrôle biologique implique qu'il existe une relation entre les communautés de prédateurs et les taux de prédation mesurés dans les parcelles.



L'objectif de ce chapitre était de tester de façon préliminaire les relations entre l'activité-densité ou la richesse spécifique des auxiliaires généralistes piégés dans les parcelles de

céréales, la disponibilité réelle en proies et les taux de prédation estimés par le biais de cartes à pucerons (**voir Chapitre I section 3**) (**Figure II.C**).

Nous cherchions notamment à répondre aux deux questions suivantes :

- Les taux de prédation des pucerons augmentent-ils en lien avec une augmentation de l'activité-densité des carabes et des araignées ?
- Les taux de prédation des pucerons augmentent-ils en lien avec une augmentation de la disponibilité totale en proies (ce qui correspondrait à une réponse fonctionnelle croissante avec la densité de proies - **voir Préambule**) ?

Nous avons utilisé pour cela les données récoltées dans le cadre de l'étude de terrain 'ZAA 2014' (**voir Chapitre I sections 2.3 et 3**). Les données biologiques (communautés d'auxiliaires et taux de prédation) ont été recueillies au cours de sept sessions d'échantillonnage, de mars à juin 2014. Des comptages des populations de pucerons naturellement présentes dans les parcelles ont été réalisés en parallèle. Nous avons ainsi pu (1) tester les relations sur une saison de piégeage assez longue, et (2) tester la stabilité des ces relations au cours de la saison de piégeage.

Résumé du chapitre II

Relations entre les communautés d'auxiliaires généralistes et les taux de prédation de pucerons dans les parcelles de céréales

Contexte. Dans le contexte actuel de réduction de l'usage des produits phytosanitaires, le rôle potentiel des carabes et des araignées en tant qu'agents naturels de contrôle des ennemis des cultures leur confère un intérêt économique et les place au centre de nombreuses études scientifiques. Des dispositifs tels que les 'cartes de prédation' ont été proposés dans l'objectif de mesurer l'impact de facteurs biotiques ou abiotiques sur le potentiel de prédation des parcelles. Mais des questions persistent quant aux conclusions qui peuvent être tirées de ce genre d'expérimentations.

Objectifs. L'objectif de ce chapitre était de tester les relations existantes entre les communautés d'auxiliaires généralistes échantillonnées dans des parcelles de céréales, les taux de prédation mesurés par l'utilisation de pucerons introduits de façon artificielle, et les populations de pucerons naturellement présentes dans les parcelles.

Méthodes. Les communautés de carabes et d'araignées ont été échantillonnées dans 21 parcelles de blé de mi-mars à fin juin 2014. Le potentiel de contrôle biologique a été estimé en parallèle à l'aide de pucerons exposés au champ sur des cartes de prédation, et les pucerons naturellement présents dans les parcelles ont été dénombrés. Nous avons quantifié et testé la significativité des relations entre ces trois groupes de données, ainsi que la stabilité de ces relations au cours de la saison de piégeage.

Résultats. Nos résultats témoignent d'une corrélation positive entre l'activité-densité des carabes et les taux de prédation observés sur les cartes de prédation. Cette relation est stable tout au long de la saison de piégeage (de mars à juin). Les taux de prédation sont également plus importants lorsque la disponibilité des pucerons naturellement présents dans la parcelle diminue.

Conclusion. Le dispositif expérimental des 'cartes à pucerons' peut nous permettre de comparer plusieurs parcelles entre elles quant au potentiel de prédation engendré par l'activité-densité des carabes. Si des facteurs environnementaux - tels que l'hétérogénéité des paysages - influencent l'activité-densité des carabes et/ou modifient la disponibilité en proies dans les parcelles, on s'attend à observer également un impact de ces facteurs sur les taux de prédation mesurés grâce aux cartes à pucerons.

1. Introduction

La seconde moitié du 20^{ème} siècle est marquée par une forte intensification agricole, caractérisée entre autres par l'utilisation accrue de produits phytosanitaires tels que les insecticides. Ces produits ont conduit à une augmentation significative des rendements (Matson *et al.*, 1997; Stoate *et al.*, 2001), mais leurs effets néfastes sur la santé humaine (Alavanja *et al.*, 2004), la pollution environnementale (Pimentel, 1995) et la biodiversité (Desneux *et al.*, 2007) ont conduit l'Union Européenne à adopter des politiques environnementales visant à réduire leur utilisation (directive européenne 2009/128/CE). En ce qui concerne la lutte contre les ravageurs des cultures, l'un des leviers d'action envisagé est le développement de la lutte biologique par conservation, qui consiste à favoriser les ennemis naturels des ravageurs naturellement présents dans les parcelles cultivées (Eilenberg *et al.*, 2001).

Parmi ces ennemis naturels figurent des prédateurs généralistes tels que les coléoptères carabiques et les araignées, qui sont des arthropodes fréquemment rencontrés dans les agroécosystèmes. Le rôle de ces prédateurs généralistes en tant qu'auxiliaires des cultures est aujourd'hui mieux connu (e.g. Symondson *et al.*, 2002a); du fait de leur comportement de prédation opportuniste, leur présence dans les parcelles agricoles est relativement constante et ils sont susceptibles de maintenir un grand nombre de ravageurs à de faibles densités (Murdoch *et al.*, 1985). Des expériences en laboratoire ou en condition semi-contrôlées (mésocosmes ou manipulation des communautés d'arthropodes sur le terrain) ont montré que l'efficacité du contrôle biologique dépend en partie de la structure et de la composition des communautés d'auxiliaires : les taux de prédation sont fortement dépendants de l'abondance des prédateurs (Menalled *et al.*, 1999; Chang and Snyder, 2004), de la richesse spécifique (Riechert and Lawrence, 1997; Letourneau *et al.*, 2009) et de la composition de la communauté (Straub and Snyder, 2006; Moreno *et al.*, 2010). Beaucoup de travaux visant à tester l'influence de facteurs environnementaux sur le contrôle biologique des ravageurs se sont donc limités à étudier l'effet de ces facteurs sur les communautés d'auxiliaires (e.g. Bianchi *et al.*, 2006), tirant souvent des conclusions hâtives quant aux répercussions possibles sur les populations de ravageurs et les dégâts qu'ils occasionnent dans les parcelles. Cependant, en conditions réelles, les relations entre prédateurs et ravageurs sont difficiles à prévoir - d'autant plus dans des systèmes complexes tels que les systèmes agricoles soumis à des changements biotiques et abiotiques rapides (**voir Introduction générale section 2**).

Les études qui prennent en compte de façon explicite le contrôle biologique des ravageurs font appel à différentes méthodes d'évaluation du service, comme par exemple la mesure de l'abondance ou de la dynamique des populations de ravageurs, ou encore l'estimation des rendements des cultures ou des dégâts causés aux plantes (Östman *et al.*, 2003; Chaplin-

Kramer *et al.*, 2011; Chaplin-Kramer and Kremen, 2012; Chaplin-Kramer *et al.*, 2013; Veres *et al.*, 2013). Mais ces expérimentations sont contraignantes à mettre en œuvre, car elles sont coûteuses en temps ou dépendantes d'informations transmises par les agriculteurs. On retrouve également dans la littérature des méthodes plus simples qui, sans aller jusqu'à mesurer l'efficacité réelle du service, permettent de mesurer la fonction de prédation et donnent une estimation d'un potentiel de contrôle biologique. C'est le cas des 'cartes de prédation', comme par exemple les 'cartes à pucerons' (Östman *et al.*, 2001a; Östman, 2004; Geiger *et al.*, 2010). Des pucerons sont collés sur des cartes en papier de verre avec une colle aérosol repositionnable et inodore (**voir Chapitre I section 3.2**). Ces cartes sont ensuite positionnées dans les parcelles pendant une durée déterminée, et l'on compte le nombre de pucerons consommés. Cependant, des interrogations persistent sur les conclusions qui peuvent être tirées de ce genre de dispositifs :

- Les communautés d'auxiliaires généralistes présentes dans les parcelles sont-elles à l'origine de la prédation observée sur les cartes à pucerons?
- Existe-t-il des relations entre la structure et composition des communautés d'ennemis naturels et les taux de prédation mesurés?
- Existe-t-il des relations entre les taux de prédation observés sur les cartes et les populations de pucerons naturellement présentes dans les parcelles? Le potentiel de prédation est-il proportionnel à la disponibilité de la ressource?

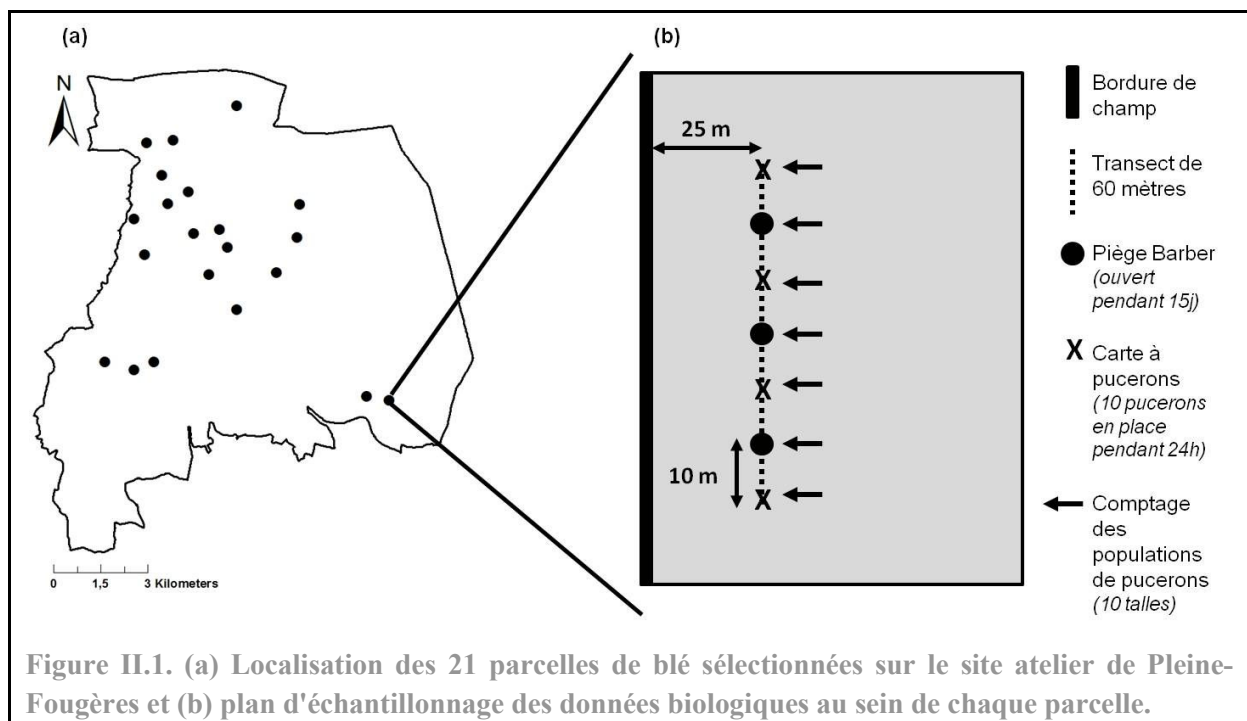
L'objectif de ce chapitre est de tester les relations existantes entre les communautés d'auxiliaires généralistes échantillonnées dans des parcelles de céréales, les taux de prédation mesurés grâce à des cartes à pucerons, et les populations de pucerons naturellement présentes dans les parcelles. Nous faisons l'hypothèse qu'il existe une relation positive entre l'activité-densité des auxiliaires et les taux de prédation observés sur les cartes. Cette relation est surement plus forte lorsque l'on s'intéresse aux espèces de carabes prédatrices (carnivores ou omnivores) ou aux araignées de la famille des lycosides (qui ne tissent pas de toiles mais chassent à courre). Nous supposons également que la richesse spécifique des prédateurs (dont l'effet pourrait être mis en évidence par l'introduction dans les parcelles de différents types de proies) est dans notre cas peu corrélée aux taux de prédation. Les carabes étant supposés concentrer leurs efforts de recherche dans les zones à forte densité de proies, nous faisons finalement l'hypothèse que le taux de prédation est en accord avec la disponibilité des proies; il augmente lorsqu'augmente la densité de pucerons naturellement présents dans la parcelle.

2. Matériel et méthodes

2.1. Récolte des données

Les données utilisées sont celles récoltées dans le cadre de l'étude de terrain 'ZAA 2014' (voir Chapitre I sections 2.3 et 3 pour plus de détails sur le site d'étude et les méthodes d'échantillonnage des données biologiques).

21 parcelles de blé d'hiver ont été sélectionnées en 2014 sur le site atelier de Pleine-Fougères, situé en Bretagne au nord de l'Ille-et-Vilaine (**Figure II.1a**). Sur chacune de ces parcelles, nous avons échantillonné les coléoptères carabiques et les araignées à l'aide de trois pièges Barbers (**Figure II.1b**). Les pièges ont été ouverts en continu de mi-mars à fin juin et relevés tous les 15 jours, pour un total de sept sessions d'échantillonnage de 15 jours chacune (**Tableau II.1**). L'ensemble des araignées adultes et des carabes ont été identifiés jusqu'à l'espèce sur la base de la nomenclature Fauna Europaea (van Helsdingen and Audisio, 2013). Pour chaque session d'échantillonnage, les données ont été rassemblées à l'échelle de la parcelle; l'activité-densité des carabes ou des araignées est définie comme le nombre d'individus piégés par parcelle, et la richesse spécifique comme le nombre d'espèces recensées par parcelle.



Nous avons classé les coléoptères carabiques en deux groupes selon leur régime alimentaire (Ribera *et al.*, 1999; Cole *et al.*, 2002; Purtauf *et al.*, 2005a; Winqvist *et al.*, 2014)

: espèces prédatrices (carnivores ou omnivores) et espèces phytophages (se nourrissant presque exclusivement de matériel végétal) (**Annexe II.1**). Pour les araignées, nous avons déterminé le nombre d'individus appartenant aux deux familles les plus abondantes dans les parcelles de blé, les linyphiides et les lycosides. Ces deux familles diffèrent selon les techniques de chasse employées : les lycosides ou araignées-loups pratiquent la chasse à courre, tandis que les linyphiides tissent des toiles horizontales, dites 'en nappe' (Ekschmitt *et al.*, 1997) (**Annexe II.1**).

Tableau II.1. Calendrier d'échantillonnage

Session d'échantillonnage	Date	Echantillonnage des carabes et des araignées	Estimation du Potentiel de Contrôle Biologique (PCB)	Comptage des populations de pucerons
S1 _{pcb}	19-Mars au 20-Mars		x	
S1 _{pucerons}	20-Mars			x
S1 _{auxiliaires}	19-Mars au 02-Avril	x		
S2 _{pcb}	02-Avril au 03-Avril		x	
S2 _{pucerons}	03-Avril			x
S2 _{auxiliaires}	02-Avril au 16-Avril	x		
S3 _{pcb}	16-Avril au 17-Avril		x	
S3 _{pucerons}	17-Avril			x
S3 _{auxiliaires}	16-Avril au 30-Avril	x		
S4 _{pcb}	30-Avril au 01-Mai		x	
S4 _{pucerons}	01-Mai			x
S4 _{auxiliaires}	30-Avril au 14-Mai	x		
S5 _{pcb}	14-Mai au 15-Mai		x	
S5 _{pucerons}	15-Mai			x
S5 _{auxiliaires}	14-Mai au 28-Mai	x		
S6 _{pcb}	28-Mai au 29-Mai		x	
S6 _{pucerons}	29-Mai			x
S6 _{auxiliaires}	28-Mai au 11-Juin	x		
S7 _{pcb}	11-Juin au 12-Juin		x	
S7 _{pucerons}	12-Juin			x
S7 _{auxiliaires}	11-Juin au 25-Juin	x		
S8 _{pcb}	25-Juin au 26-Juin		x	
S8 _{pucerons}	26-juin			x

Le potentiel de contrôle biologique (*PCB*) a été estimé en parallèle des piégeages d'arthropodes - au début de chaque session de piégeage et à la fin de la dernière (**Tableau II.1**) - à l'aide de 4 cartes à pucerons de 10 pucerons chacune, positionnées dans chaque parcelle

pendant 24 heures (**Figure II.1b**). Pour chaque session d'échantillonnage, les données ont été rassemblées à l'échelle de la parcelle. Le potentiel de contrôle biologique correspond au taux de prédation des pucerons, calculé sur la base du ratio entre le nombre de pucerons consommés en 24 heures et le nombre de pucerons initialement introduits dans la parcelle.

Parallèlement à l'estimation du *PCB*, l'abondance des pucerons naturellement présents dans les parcelles de blé a été évaluée par comptage (**Tableau II.1**). Au niveau de chaque piège Barber et de chaque carte à pucerons, nous avons compté le nombre de pucerons rencontrés sur 10 talles de blé choisis aléatoirement. Les comptages ont donc été réalisés sur 70 talles de blé par parcelle (**Figure II.1b**).

2.2. Analyse des données

Les différentes analyses ont été réalisées grâce au logiciel R 2.14.1.

2.2.1. Relations entre les communautés de carabes et d'araignées piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

Les différentes variables explicatives caractérisant la structure des communautés d'auxiliaires généralistes sont résumées en **Tableau II.2**. Ces différentes variables ont été mesurées pour chacune des sept sessions d'échantillonnage ($SI_{\text{auxiliaires}}$ à $S7_{\text{auxiliaires}}$, voir **Tableau II.1**), ainsi que pour l'ensemble de la saison de piégeage (en additionnant les données des sept sessions d'échantillonnage $Si_{\text{auxiliaires}}$). Les corrélations entre ces différentes variables explicatives ont été évaluées par des tests de corrélation de Spearman (**Tableau II.3**). Ce test non paramétrique a été choisi car les conditions de normalité n'étaient pas toujours remplies.

Tableau II.2. Abréviation et description de l'ensemble des variables explicatives caractérisant la structure des communautés d'auxiliaires généralistes.

Abréviation	Variable
AD_aux	Activité-densité de l'ensemble des auxiliaires piégés (carabes + araignées)
AD_car	Activité-densité des coléoptères carabiques
AD_carPred	Activité-densité des carabes prédateurs (carnivores ou omnivores)
AD_ara	Activité-densité des araignées
AD_araLyc	Activité-densité des araignées lycosides
RS_aux	Richesse-spécifique de l'ensemble des auxiliaires piégés (carabes + araignées)
RS_car	Richesse spécifique des coléoptères carabiques
RS_carPred	Richesse spécifique des carabes prédateurs (carnivores ou omnivores)
RS_ara	Richesse spécifique des araignées
RS_araLyc	Richesse spécifique des araignées lycosides

Tableau II.3. Matrice des corrélations de Spearman^a entre les différentes variables explicatives caractérisant la structure des communautés d'auxiliaires généralistes (pour l'ensemble de la saison de piégeage). Voir Table II.2 pour l'abréviation des variables.

	AD aux	RS aux	AD car	RS car	AD carPred	RS carPred	AD ara	RS ara	AD araLyc
AD_aux	1,00								
RS_aux	0,51	1,00							
AD_car	0,79	0,30	1,00						
RS_car	0,40	0,56	0,52	1,00					
AD_carPred	0,78	0,30	1,00	0,54	1,00				
RS_carPred	0,29	0,34	0,35	0,80	0,37	1,00			
AD_ara	0,54	0,53	0,07	0,01	0,05	-0,03	1,00		
RS_ara	0,40	0,95	0,16	0,33	0,16	0,14	0,55	1,00	
AD_araLyc	0,23	0,76	0,17	0,38	0,18	0,22	0,17	0,77	1,00
RS_araLyc	0,45	0,83	0,34	0,38	0,34	0,19	0,32	0,81	0,73

^a Les corrélations de Spearman < 0.5 , $0.5-0.7$ et > 0.7 sont considérées respectivement comme faibles, modérées et fortes. Les corrélations considérées comme fortes sont mises en évidence en italique gras.

Pour chaque session d'échantillonnage ($Si_{\text{auxiliaires}}$) ainsi que pour l'ensemble de la saison de piégeage, des tests de corrélations de Spearman nous ont permis de tester les relations entre les différents prédicteurs et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons (PCB). Pour chaque session d'échantillonnage i des auxiliaires ($Si_{\text{auxiliaires}}$), le taux de prédation d'une parcelle $PCBi$ est défini comme la somme du nombre de pucerons consommés sur les cartes au début et à la fin de la session ($Si_{\text{pcb}} + Si + I_{\text{pcb}}$, voir **Tableau II.1**) divisée par la somme du nombre de pucerons initialement introduits dans les parcelles au début et à la fin de la session. Pour l'ensemble de la saison de piégeage, le taux de prédation d'une parcelle est défini comme la somme du nombre de pucerons consommés en début et fin de l'ensemble des sessions de piégeage ($S1_{\text{pcb}} + S2_{\text{pcb}} + \dots + S8_{\text{pcb}}$, voir **Tableau II.1**) divisée par la somme du nombre de pucerons initialement introduits dans les parcelles.

2.2.2. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

Les relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons ont été testées par des corrélations de Spearman, pour chaque session d'échantillonnage ainsi que pour l'ensemble de la saison de piégeage.

Nous avons également caractérisé la disponibilité en proies d'une parcelle par un ratio Pucerons/Prédateurs, défini pour chaque session d'échantillonnage i comme la somme du nombre de pucerons dénombrés au début et à la fin de la session ($Si_{\text{pucerons}} + Si + I_{\text{pucerons}}$, voir **Tableau II.1**) divisée par le nombre d'auxiliaires échantillonnés ($Si_{\text{auxiliaires}}$). Pour l'ensemble de la saison de piégeage, le ratio d'une parcelle est défini comme la somme du nombre de

pucerons dénombrés en début et fin de l'ensemble des sessions de piégeage ($SI_{\text{pucerons}} + S2_{\text{pucerons}} + \dots + S8_{\text{pucerons}}$, voir **Tableau II.1**) divisée par la somme du nombre d'auxiliaires échantillonnés ($SI_{\text{auxiliaires}} + S2_{\text{auxiliaires}} + \dots + S7_{\text{auxiliaires}}$). Les relations entre les ratios Pucerons/Prédateurs et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons ont été testés comme précédemment par des corrélations de Spearman.

3. Résultats

3.1. Description du jeu de données

De mars à juin, nous avons capturé 10679 carabes appartenant à 63 espèces, et 18115 araignées (dont 1068 juvéniles) appartenant à 99 espèces (voir **Annexe II.1**). En moyenne, 73 ($\pm 66 \sigma$) carabes et 123 ($\pm 108 \sigma$) araignées ont été capturés par parcelle par session d'échantillonnage; et 10 ($\pm 3 \sigma$) espèces de carabes et 14 ($\pm 4 \sigma$) espèces d'araignées ont été recensées par parcelle par session d'échantillonnage. *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis* et *Trechus quadristriatus* étaient les trois espèces de carabes les plus abondantes (25%, 24% et 10% de l'ensemble des individus piégés, respectivement), et les espèces prédatrices (carnivores ou omnivores) dominaient largement la communauté (97%). *Erigone atra*, *Erigone dentipalpis* et *Bathypantes gracilis* étaient les trois espèces d'araignées les plus abondantes (34%, 14% et 13% de l'ensemble des individus piégés, respectivement). La communauté était très fortement dominée par des araignées de la famille des Linyphiidae (87%), suivies des Lycosidae (7%).

De mars à juin, 58% des pucerons introduits dans les parcelles par le biais des cartes à pucerons ont été consommés (moyenne = $58\% \pm 16\% \sigma$). Les populations de pucerons naturellement présentes dans les parcelles étaient quant à elles assez faibles : nous avons dénombré 1129 pucerons appartenant aux trois espèces habituellement trouvées dans le blé (*Sitobion avenae*, *Metopolophium dirhodum* et *Rhopalosiphum padi*). En moyenne, 7 ($\pm 11 \sigma$, min = 0, max = 107) pucerons étaient dénombrés par parcelle par session d'échantillonnage, soit une moyenne de 0.1 pucerons par talle de blé.

Pour plus d'informations sur le jeu de données, et sur l'évolution des communautés d'auxiliaires et des taux de prédation au cours de la saison d'échantillonnage, se reporter au **Chapitre IV section 3**.

3.2. Relations entre les communautés d'auxiliaires piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

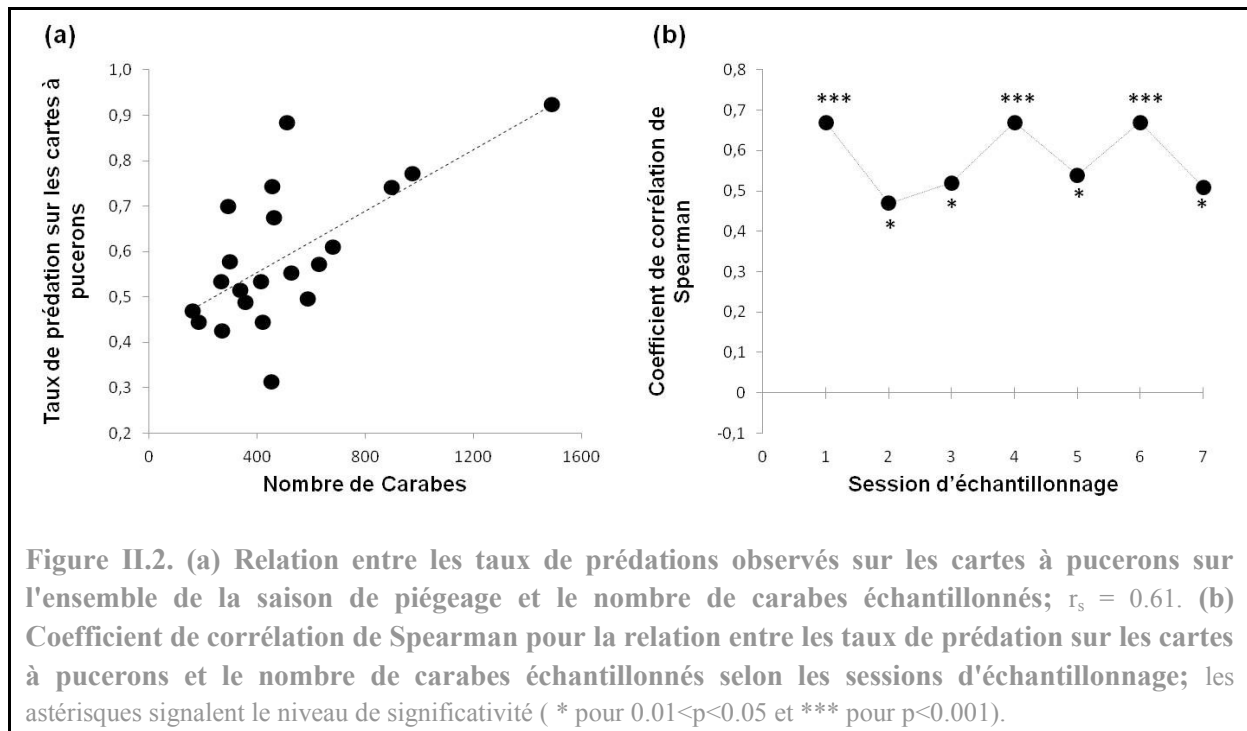


Figure II.2. (a) Relation entre les taux de prédictions observés sur les cartes à pucerons sur l'ensemble de la saison de piégeage et le nombre de carabes échantillonnés; $r_s = 0.61$. (b) Coefficient de corrélation de Spearman pour la relation entre les taux de prédation sur les cartes à pucerons et le nombre de carabes échantillonnés selon les sessions d'échantillonnage; les astérisques signalent le niveau de significativité (* pour $0.01 < p < 0.05$ et *** pour $p < 0.001$).

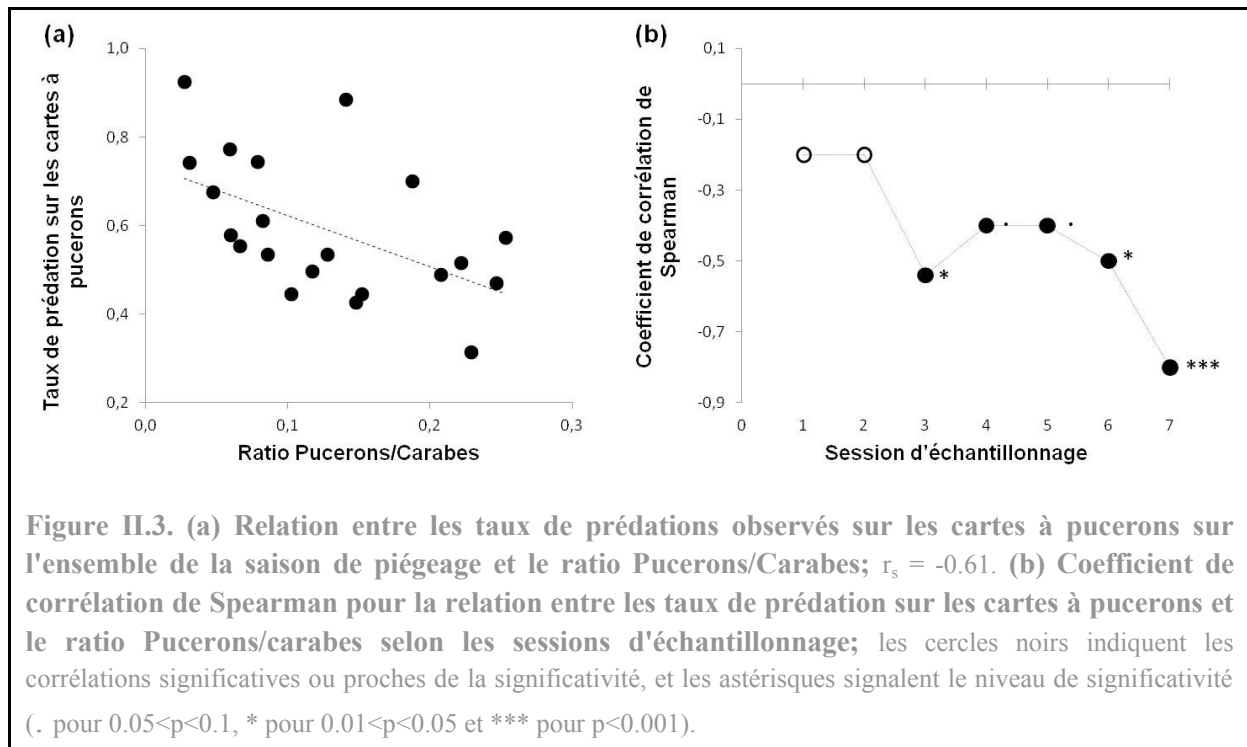
Sur l'ensemble de la saison de piégeage, nous avons observé une corrélation positive entre l'activité-densité des carabes et les taux de prédation mesurés grâce aux cartes à pucerons ($r_s = 0.61$, $p = 0.003$) (Figure II.2a). Cette corrélation positive était stable d'une session d'échantillonnage à une autre (Figure II.2b). Les résultats concernant plus particulièrement l'activité-densité des espèces de carabes prédatrices étaient identiques, car ces espèces représentaient 97% des individus échantillonnés. Du fait d'une forte corrélation entre l'activité-densité des carabes et celle de l'ensemble des auxiliaires échantillonnés (voir Tableau II.3), les relations entre le nombre total d'auxiliaires et les taux de prédation présentaient des tendances similaires.

Pour l'ensemble des autres variables explicatives caractérisant la structure des communautés d'auxiliaires (variables concernant les communautés d'araignées ou variables concernant la richesse spécifique des auxiliaires), les relations avec les taux de prédation étaient non significatives et/ou très variables d'une session d'échantillonnage à une autre.

3.3. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

Sur l'ensemble de la saison de piégeage comme pour chacune des sessions d'échantillonnage, nos résultats ne mettent pas en évidence de corrélations significatives entre les taux de prédation mesurés grâce aux cartes à pucerons et le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles.

Nous avons cependant observé une corrélation négative entre le ratio Pucerons/Carabes et les taux de prédation mesurés sur les cartes ($r_s = -0.61$, $p = 0.003$) (**Figure II.3a**). Cette corrélation négative était significative à partir de mi-avril (session d'échantillonnage 3; **Figure II.3b**).



4. Discussion

4.1. Relations entre les communautés d'auxiliaires piégées par pièges Barber et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

Pour l'ensemble des groupes d'auxiliaires considérés (carabes, araignées, ou carabes + araignées), nos résultats n'ont pas permis de mettre en évidence un effet de la richesse spécifique sur les taux de prédation mesurés grâce aux cartes à pucerons. Les communautés de carabes et d'araignées en milieu agricole sont dominées par un faible nombre d'espèces (e.g. Kromp, 1999; Nyffeler and Sunderland, 2003), et des études ont montré qu'une seule espèce d'auxiliaires - si elle présente des abondances suffisamment importantes - peut exercer la même pression de prédation sur une population de proies que celle qui serait exercée par un ensemble d'espèces d'auxiliaires (e.g. Spiller, 1986). Cependant, des groupes plus diversifiés, présentant des périodes d'activité, des exigences écologiques et des stratégies d'alimentation différentes, sont plus à même d'engendrer un contrôle biologique efficace pour une plus large gamme de proies (Marc and Canard, 1997; Riechert and Lawrence, 1997). Dans le cas des cartes à pucerons, un seul type de proie est introduit dans les parcelles, ce qui rend ce dispositif surement peu représentatif des relations réelles existantes entre la richesse spécifique des auxiliaires et les communautés de ravageurs. Comme proposé dans le cadre du réseau SEBIOPAG (<http://sebiopag.inra.fr/>), il serait intéressant de répéter l'expérience avec des cartes de prédation présentant différents types de proies.

Nos résultats témoignent par contre d'une relation positive entre l'activité-densité des coléoptères carabiques (qui sont pour la plupart des espèces prédatrices) et les taux de prédation mesurés sur les cartes à pucerons. Cette relation est en accord avec les travaux de Östman (2004), ainsi qu'avec les résultats obtenus à partir d'autres dispositifs expérimentaux (Menalled *et al.*, 1999; O'Neal *et al.*, 2005). Mais contrairement aux travaux de Chang and Snyder (2004) et Oelbermann and Scheu (2009), nous n'avons pas mis en évidence de relations entre les taux de prédation et l'activité-densité des araignées. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les communautés d'araignées échantillonnées étaient fortement dominées par des individus de la famille des linyphiides, qui chassent par le biais de toiles dites 'en nappe' (Ekschmitt *et al.*, 1997). Cependant, l'activité-densité des individus appartenant à la famille des lycosides, qui sont des araignées errantes qui chassent à course (Ekschmitt *et al.*, 1997), était également non corrélée aux taux de prédation. Les pucerons introduits dans les parcelles par le biais des cartes à pucerons étaient morts (car congelés entre le moment de réalisation des cartes et celui de l'introduction dans les parcelles, voir **Chapitre I section 3.2**). Des études ont montré que beaucoup d'espèces de carabes sont en partie charognards (e.g. Kromp, 1999; Coluzzi, 2005; Von Berg *et al.*, 2012), tandis que les araignées lycosides sont considérées comme des prédateurs stricts qui s'attaquent

essentiellement à des proies vivantes (Von Berg *et al.*, 2012) (mais voir Knost and Rovner, 1975).

4.2. Relations entre le nombre de pucerons dénombrés dans les parcelles et les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons

Les nombres de pucerons comptés dans les parcelles étaient faibles (en moyenne 7 pucerons par parcelle soit 0.1 pucerons dénombrés par visite par talle de blé), ce qui peut limiter l'utilisation de ce jeu de données et la validité des résultats qui en sont issus. La pression exercée par les pucerons peut-être très variable d'une année sur l'autre (Sequeira and Dixon, 1997). Sur la Zone Atelier Armorique, des études antérieures ont dénombré en moyenne 2.2 pucerons par talle en 2009 et 2010 (Al Hassan *et al.*, 2013), et 0.07 pucerons par talle en 2012 (Puech *et al.*, 2014). L'ensemble de ces valeurs est en dessous des seuils de nuisibilité, qui sont de l'ordre de 20-30 pucerons par talle de blé pour les pucerons du feuillage et de 5 pucerons par talle pour les pucerons des épis (<http://www.agro.basf.fr>).

Nos résultats témoignent cependant d'une corrélation négative entre les taux de prédation et les ratios Pucerons/Carabes (qui représentent la disponibilité en pucerons pour les carabes). Les taux de prédation étaient plus élevés dans les parcelles où il y avait beaucoup de carabes pour un faible nombre de pucerons. Ce résultat est contraire à notre hypothèse de départ, selon laquelle le taux de prédation serait en accord avec la disponibilité des proies (**voir Chapitre II. Préambule**). Les processus écologiques qui conduisent à cette relation sont difficiles à interpréter, mais nous pouvons évoquer plusieurs hypothèses. Les pucerons naturellement présents dans les parcelles et les pucerons morts introduits par le biais des cartes de prédation peuvent être considérés comme deux types de proies d'une qualité différente. La présence de proies alternatives plus appétentes peut détourner les carabes des pucerons présents sur les cartes (Koss and Snyder, 2005; Symondson *et al.*, 2006). Les pucerons naturellement présents dans les parcelles modulent la proportion qu'occupent les pucerons introduits de façon artificielle dans la disponibilité totale en proies. Ceci peut conduire à une réduction de la part qu'ils occupent dans l'alimentation des carabes en cas de forte densité de pucerons (von Berg *et al.*, 2009). La disponibilité en pucerons peut enfin jouer sur l'état de satiété des individus et sur l'intensité de leur activité de recherche des proies au sein des parcelles (Fournier and Loreau, 2001). Les populations de pucerons présentes dans les parcelles étant relativement faibles, les deux dernières hypothèses semblent peu probables. Mais on peut rencontrer dans les parcelles des dizaines d'espèces de proies différentes, non quantifiées dans le cadre de notre étude, et susceptibles d'influencer elles aussi les taux de prédation observés sur les cartes à pucerons.

5. Conclusion

Le dispositif expérimental des 'cartes à pucerons' ne permet pas de conclure quant à la prédation exercée par les communautés d'araignées. Cette expérimentation peut par contre nous permettre de comparer plusieurs parcelles entre elles quant au potentiel de prédation engendré par l'activité-densité des carabes. Si des facteurs environnementaux - tels que l'hétérogénéité des paysages - influencent l'activité-densité des carabes et/ou modifient la disponibilité en proies dans les parcelles, on s'attend également à observer un impact de ces facteurs sur les taux de prédation estimés grâce aux cartes à pucerons.

Chapitre III.

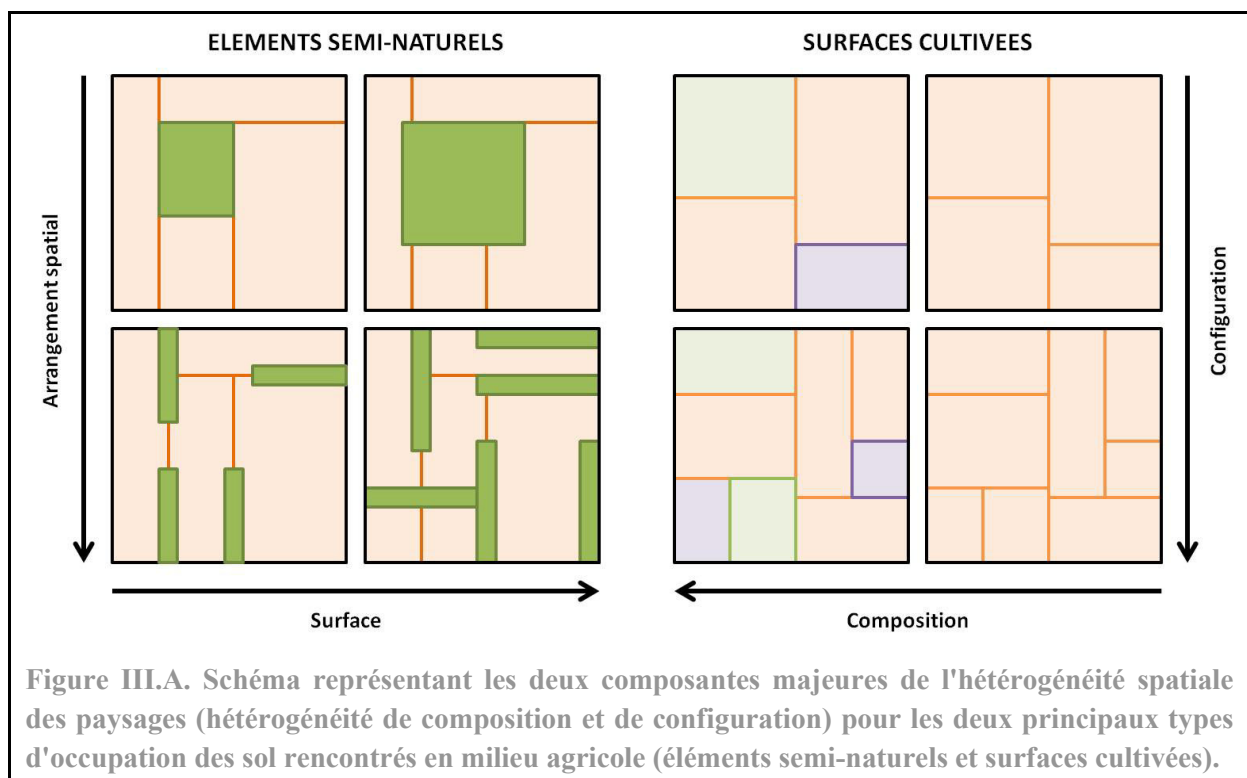
Influence de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les auxiliaires généralistes des cultures et le contrôle biologique des ravageurs

Introduction au chapitre III : Objectifs et méthodologie

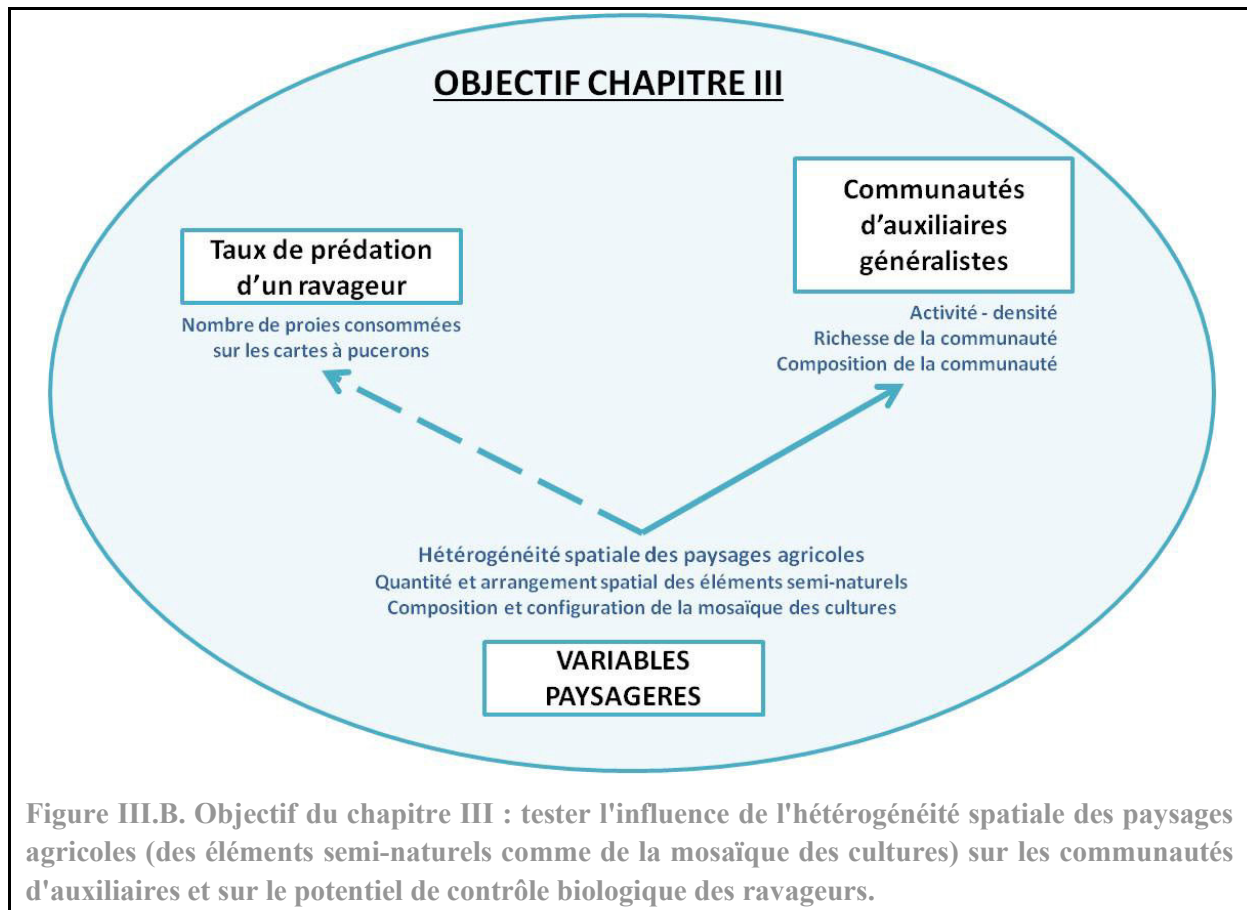
Objectifs

L'hétérogénéité spatiale d'un paysage est définie selon deux composantes principales - l'hétérogénéité de composition et l'hétérogénéité de configuration (Fahrig *et al.*, 2011) - qui sont toutes deux susceptibles d'influencer les communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique des ravageurs (**voir Introduction générale**).

Dans la littérature scientifique, l'hétérogénéité de composition des paysages agricoles est souvent simplement évaluée par la surface en éléments semi-naturels (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). L'arrangement spatial de ces éléments et leur intrication avec les surfaces agricoles, tout comme la composition et la configuration des surfaces cultivées elles-mêmes, sont peu étudiés (mais voir Hiron *et al.*, 2015) (**Figure III.A**).



L'objectif de ce chapitre était donc de prendre en compte ces quatre composantes de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles, et d'étudier leur influence sur les communautés de prédateurs généralistes (carabes et araignées) et sur le potentiel de contrôle biologique des ravageurs (**Figure III.B**).



Méthodologie - Choix des données

L'idée initiale était de travailler sur l'ensemble des données récoltées dans le cadre du projet européen FarmLand (étude de terrain 'FarmLand 2013,' voir chapitre I). Mais après synthèse des données disponibles, certaines régions ont été écartées des analyses :

- Le nombre de carabes échantillonnés dans les régions 'Lleida' et 'Camargue' était très faible (ex. en moyenne 2 carabes par parcelle de blé pour la région 'Lleida'), ce qui limitait l'utilisation de ces jeux de données et la validité des résultats qui en étaient issus.
- Pour les régions 'PVDS' et 'East Anglia', des erreurs persistaient dans les fichiers au moment des analyses et/ou certaines données SIG ou données biologiques n'étaient pas disponibles.

Nous avons donc centré nos analyses sur les données des régions 'Göttingen', 'Armorique' et 'Coteaux'. Nous avons évalué l'hétérogénéité spatiale des paysages en prenant en compte la surface et l'arrangement spatial des éléments semi-naturels (pourcentage d'éléments boisés et longueur de haies en bordure de parcelle), ainsi que la composition et la configuration de la mosaïque agricole (diversité des cultures et taille moyenne du parcellaire). Nous avons

quantifié et testé la significativité des relations entre ces métriques d'hétérogénéité spatiale et les données biologiques recueillies sur le terrain (structure et composition des communautés de carabes et d'araignées ou potentiel de contrôle biologique mesuré grâce aux cartes à pucerons, **voir chapitre I section 3**).

Des plaquettes personnalisées, présentant les principales données biologiques recueillies dans les parcelles en région 'Armorique', ont été envoyées aux agriculteurs ayant participé au projet en Ille-et-Vilaine. Les premiers résultats issus des analyses sur les régions 'Göttingen', 'Armorique' et 'Coteaux' ont été présentés en juillet 2015 à Portland, au congrès international d'écologie du paysage (9th IALE World Congress, **voir Annexe VI**), et font l'objet d'un article en cours de préparation.

Résumé du chapitre III

Mosaïque des cultures et éléments semi-naturels dans les paysages agricoles: des rôles complémentaires pour les communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique des ravageurs

Contexte. La composition et la configuration d'un paysage agricole sont deux composantes de son hétérogénéité spatiale susceptibles d'influencer les communautés d'auxiliaires des cultures et le contrôle biologique des ravageurs. En écologie du paysage, l'hétérogénéité de composition des paysages agricoles est souvent évaluée par la surface en éléments semi-naturels. Mais l'arrangement spatial de ces éléments et leur intrication avec les surfaces agricoles, tout comme la composition et la configuration des surfaces cultivées elles-mêmes, sont peu étudiés.

Objectifs. Notre objectif était d'étudier l'influence de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les communautés de carabes et d'araignées, ainsi que sur le contrôle biologique des ravageurs. Nous avons pris en compte la quantité d'éléments semi-naturels et leur organisation spatiale, ainsi que la composition et la configuration des surfaces cultivées.

Méthodes. Les communautés de carabes et d'araignées ont été échantillonnées dans des parcelles de blé de 79 paysages agricoles de 1km², répartis sur trois régions européennes (Allemagne du nord, ouest et sud-ouest de la France); et le potentiel de contrôle biologique des parcelles a été estimé grâce à des pucerons sentinelles introduits de façon artificielle sur des cartes de prédation. Nous avons quantifié et testé la significativité des relations entre les données biologiques et les métriques d'hétérogénéité spatiale des paysages - surfaces boisées, longueur de haies, diversité des cultures et taille moyenne des parcelles agricoles.

Résultats. Nous n'avons pas mis en évidence d'effet de l'hétérogénéité spatiale du paysage sur les communautés d'araignées. Le potentiel de contrôle biologique ainsi que, chez les carabes, l'abondance des reproducteurs de printemps, étaient favorisés par une diminution de la taille moyenne des parcelles et une augmentation de l'intrication entre cultures et bordures de champ non cultivées. L'abondance des reproducteurs d'automne était quant à elle positivement influencée par la diversité des cultures.

Conclusion. Nos résultats mettent en évidence le rôle complémentaire des bordures de champ non cultivées et de la mosaïque des cultures, ainsi que l'importance de leur hétérogénéité respective. Ces résultats suggèrent également que l'effet des différentes variables paysagères sur les communautés d'ennemis naturels peut changer au cours d'une année en fonction de la composition spécifique des communautés.

Crop mosaic and semi-natural habitats in agricultural landscapes: complementary roles for natural enemies communities and biological control of pests

Colette Bertrand^{a,b}, Jacques Baudry^a, Aliette Baillod^c, Aude Vialatte^d, Françoise Burel^b

^a INRA, UR 0980, SAD-Paysage, F-35000 Rennes, France

^b CNRS, UMR 6553, ECOBIO, F-35000 Rennes, France

Corresponding author : Colette Bertrand, cbertrand689@gmail.com

Article en préparation - premiers résultats

Abstract

Context. Landscape ecology recognizes two major components of landscape spatial structure, landscape composition and landscape configuration, which are expected to influence natural enemies' communities and biological control of pests. In agricultural landscapes, previous studies have primarily considered the amount of semi-natural cover as a measure of landscape spatial composition. But the influence of the interspersions of the semi-natural habitats with the cropped areas, as well as the role of the composition and configuration of the crop mosaic, have been little considered.

Objectives. The main objective of our study was to understand the influence of the spatial heterogeneity of agricultural landscapes on carabid and spider communities, as well as on biological control of pests. We considered both the amount of semi-natural habitats and its spatial arrangement, and the composition and configuration of the crop mosaic.

Methods. We surveyed carabid and spider assemblages and estimated biological control potential using experimentally added aphids in wheat fields of 79 agricultural landscapes of 1 square kilometer, spread over three European regions (north Germany, western and south-western France). We quantified the relationships between biodiversity measures and spatial heterogeneity of both semi-natural and cultivated areas - woodland cover, length of hedgerows, crop diversity and mean crop field size -, and tested their significance.

Results. Spatial heterogeneity of the landscape had no effect on spider communities. Mean crop field size, which was highly correlated to the length of hedgerows and characterized the interspersions between crops and non-crop field margins, had a negative effect on carabid spring breeders abundance and on biological control potential. Carabid autumn breeders were only positively affected by the diversity of the crops.

Conclusions. Our results highlight the complementary roles of the network of semi-natural habitats and the crop mosaic, as well as the importance of their respective heterogeneity. However, the effect of landscape variables on natural enemies' communities may change across a year in relation to changes in assemblage's species composition.

Keywords. Agroecology; Carabid beetles; Crop diversity; Generalist predators; Landscape composition; Landscape configuration; Landscape heterogeneity; Mean field size; Pest predation; Spiders.

1. Introduction

Agriculture represents one of the major land use in Europe, making agricultural landscapes key areas for biodiversity conservation and provision of ecosystem services. In these highly dynamic systems, landscape ecology has highlighted the role of the surrounding landscape in structuring arthropod communities (e.g. Aviron *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2005). Two major components of landscape spatial structure are recognized: landscape composition, which results from the diversity of the cover types present in the landscape; and landscape configuration, which results from the spatial layout of these different cover types (Fahrig *et al.*, 2011). These two components of spatial heterogeneity are expected to influence natural enemies communities and biological control of pests; compositional heterogeneity provides resources for more species, whereas configurational heterogeneity increases arthropod fluxes between the multiple complementing resources in the landscape (Dunning *et al.*, 1992; Benton *et al.*, 2003; Fahrig *et al.*, 2011).

Previous studies have primarily considered landscape composition, which is often simply assessed by the amount of semi-natural cover in the landscape (Veres *et al.*, 2013). Semi-natural habitats in agricultural areas (field margins, hedgerows, grasslands and woodland patches) generally support a high biodiversity, which can help to maintain essential ecological services to sustain crop production, such as biological control of pests (Bianchi *et al.*, 2006; Veres *et al.*, 2013). Indeed, natural enemies rely on non-crop habitats to provide resources and refuges such as overwintering sites (e.g. Pfiffner and Luka, 2000). But the relative effects of the proportion of semi-natural habitats and its spatial layout have been less studied, even if these two aspects of spatial heterogeneity could lead to very different conservation policies. More recent literature have nevertheless focused on identifying the independent effects of these two major components of landscape spatial structure (Duflot *et al.*, 2015), and some results underline the importance of landscape configuration - estimated by the length of semi-natural boundaries - which could have a stronger influence than the amount of semi-natural habitat on the diversity of many taxa (Concepcion *et al.*, 2012).

In addition to the network of semi-natural habitats, crop fields are another important component of agricultural landscapes (Hiron *et al.*, 2015); but the habitat-matrix paradigm in landscape ecology has resulted in little consideration of these anthropogenic elements. Most of the arthropods encountered in agricultural areas exhibit cyclical colonization patterns by migration between semi-natural habitats and crop fields (Wissinger, 1997). For many arable species, crops can also be used for feeding, or as reproductive or even overwintering areas (e.g. Wallin, 1989; Noordhuis *et al.*, 2001). Although its role still remains little known, the crop mosaic has the potential for high biodiversity (Pimentel *et al.*, 1992), and can be highly heterogeneous in terms of composition - diversity of crop types - and configuration - average field size - (Vasseur *et al.*, 2013). The heterogeneity of the crop mosaic could thus be a new aspect to consider when developing policies and guidelines for promoting biodiversity in agricultural environments (Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig *et al.*, 2015).

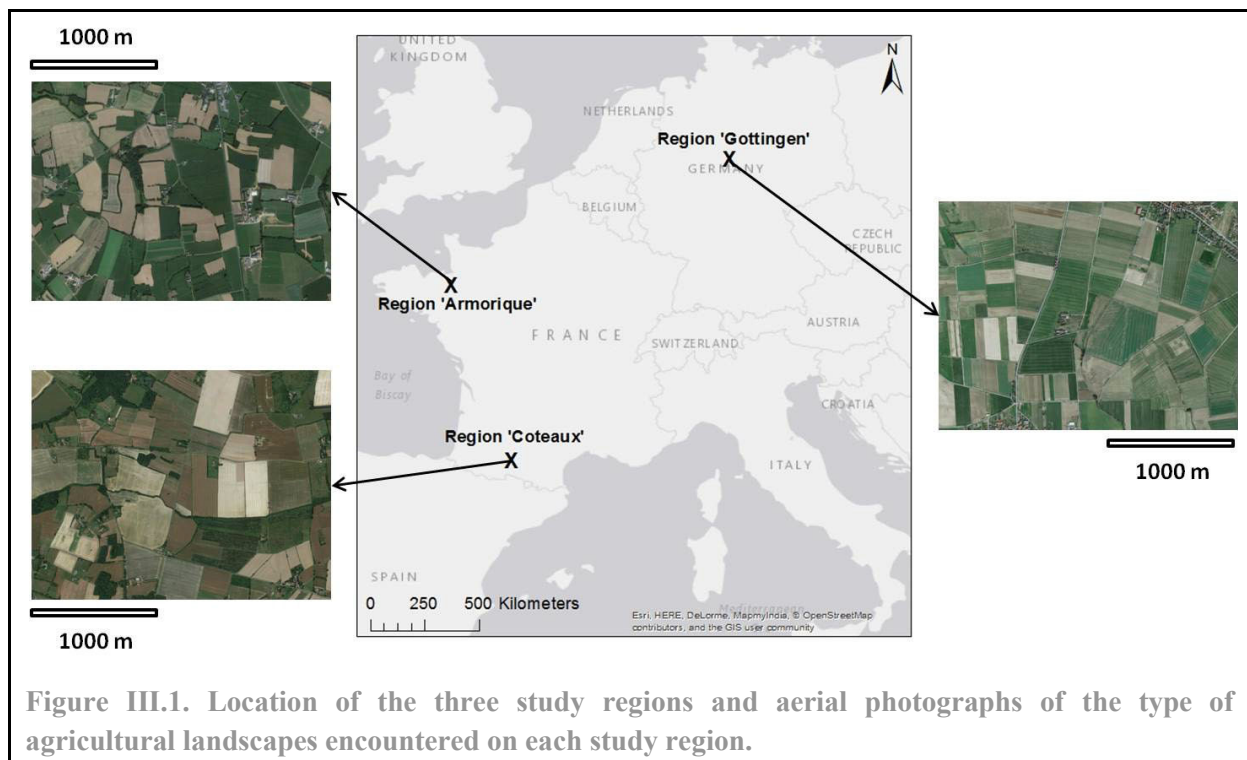
The main objective of our study was to understand the influence of the spatial heterogeneity of agricultural landscapes on carabid and spider assemblages, as well as on biological control potential. We considered the amount of semi-natural habitats and its interspersation with agricultural areas, as well as the composition and configuration of the crop mosaic (Hiron *et al.*, 2015). We particularly sought to disentangle the independent effects of crop and non-crop composition and configuration, and to understand whether there could be complementary roles between these four aspects of spatial heterogeneity. Our hypotheses were that :

- (1) The diversity of carabids and spiders captured in crop fields, as well as biological control of pests, increase with increasing the heterogeneity of both semi-natural habitats and crop mosaic.
- (2) Dispersal abilities impact the response of natural enemies to landscape spatial heterogeneity. For spiders, fields are colonised by adult Lycosidae on the ground, while Linyphiidae are frequently ballooning. The lowest dispersal potential of Lycosidae make them less sensitive to spatial heterogeneity at a landscape scale (Öberg *et al.*, 2007).
- (3) Carabid spring breeders, which use semi-natural habitats to hibernate, are more dependent on them, while carabid autumn breeders, which mainly hibernate as larvae in the field and use the complementation among crops, are more dependent on the heterogeneity of the crop mosaic (Purtauf *et al.*, 2005b).

2. Material and methods

2.1. Study regions and landscape selection within regions

Our study was conducted in three different agricultural regions (**Figure III.1**): 'Göttingen' in Germany, 'Armorique' and 'Coteaux' in France. The region 'Göttingen' is located in the south Lower Saxony (North Germany, 51°32' N, 9°56' E), and is a transitional area between oceanic and continental climate. The region is characterized by mosaics of intensive grasslands and croplands (average field size of 2 to 3 ha); the four main crops grown in the region are cereals (mainly wheat), maize, oilseed rape and root crops (e.g. sugar beet).



The region 'Armorique' is situated in the northern part of Ille-et-Vilaine in Brittany, western France (Zone Atelier Armorique, French Long Term Ecosystem Research Network, 48°36' N, 1°32' W). This region is characterized by an oceanic climate and a fragmented field structure with small fields (average field size of 1.3 ha) and an important hedgerow network ("bocage"). The area is dominated by mixed farming with a specialization in dairy production; the dominant crops are grassland, winter cereals (wheat and barley) and maize. 'Coteaux' is a region in south-western France (Vallées et Coteaux de Gascogne, 43°15' N, 0°51' E), characterized by a oceanic climate. The region is dominated by extensive mixed farming; this

agricultural system generates a landscape mosaic of woodlands, grasslands and diverse annual crops (average field size of 2 ha) such as cereals, maize, sorghum, sunflower and oilseed rape.

Landscape selection process was conducted as part of the European FarmLand project (<http://farmland-biodiversity.org>): landscapes were selected in order to obtain a long gradient in crop mosaic heterogeneity; details of the landscape selection method can be found in Pasher *et al.* (2013) and in Fahrig *et al.* (2015). Based on the best land cover map of each study region available at the time of landscape selection, we selected twenty to thirty 1 by 1 km landscapes within each region, for a total of 79 sampled landscapes. Landscapes were selected from the results of a moving window analysis (Fragstats software; McGarigal *et al.*, 2002) along independent gradients of crop diversity (Shannon diversity index) and crop configuration (mean crop field size or total length of crop field boundaries). As we wanted to work in agricultural landscapes, agricultural cover was at least 60%. The distance between two landscapes was at least 1.5 km to ensure their spatial independence.

2.2. Characterization of landscape spatial heterogeneity

For each of the 79 selected landscapes, final digital land use maps of the sampling year (2013) were constructed using photo interpretation and ground surveys. From these maps, four spatial heterogeneity metrics were calculated at the landscape scale (1km x 1km) (ArcGIS 10.1 software, ESRI):

- (1) 'Woodland cover' (%), the percentage of the landscape area occupied by woody habitats (woodland patches and hedgerows) - the main semi-natural habitats in Europe;
- (2) 'Length of hedgerows' (m), the total length of the hedgerow network bordering agricultural fields, which represent most of the woody habitats interspersed with the agricultural areas;
- (3) 'Crop diversity', the diversity of the crops in 2013 measured using the Shannon Index ($H = -\sum p_i \ln(p_i)$ with p_i = proportion of crop i in the landscape) based on eleven categories of crops (cereals / maize + sorghum / grassland + ray grass + alfalfa / fallows / oilseed rape / beans + soybean / sunflower / potato + sugar beet / orchards / vineyards / other crops), which characterized the composition of the crop mosaic;
- (4) 'Mean field size' (ha), the average size of the crop fields present in the landscape, which characterized the configuration of the crop mosaic.

Figure III.2 presents for each region the range of variation in this four spatial heterogeneity metrics. We tested correlations between these four variables using Spearman coefficients (R 2.14.1 software; R Development Core Team, 2011) (**Table III.1**). Nonparametric statistical methods were used because the assumptions of the parametric tests were not always fulfilled. The average size of the fields in the landscapes and the length of hedgerows were highly correlated, making it impossible to take them into account

simultaneously in linear models. Therefore only the average size of the fields in the landscape was used in the analysis. Mean field size is a proxy for the length of non-cropped field margins, which takes into account complementary resources absent of annual crops as overwintering sites or food resources. However, it is also a landscape configuration measure, with smaller crops being linked to shorter distances from the edges to fields, which may facilitate arthropod fluxes between crop and non-crop habitats, as well as between adjacent fields. Our three explanatory variables were then 'Crop diversity' (CD), 'Mean field size' (MF) and 'Woodland cover' (WC).

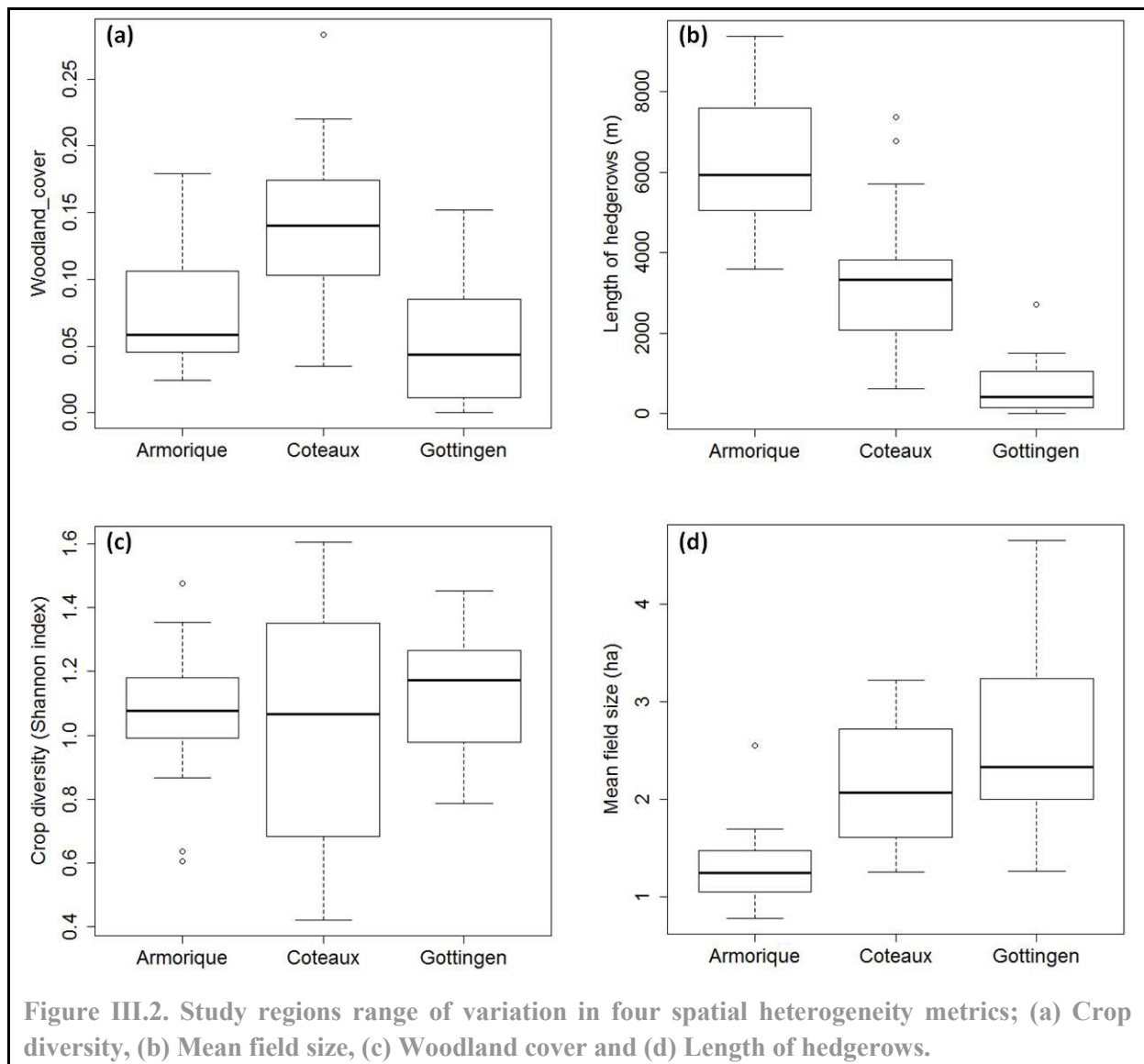


Table III.1. Spearman correlation coefficients^a between the four heterogeneity variables.

	Crop diversity (Shannon index)	Mean field size (ha)	Woodland cover (%)
Crop diversity (Shannon index)	1.00		
Mean field size (ha)	0.01	1.00	
Woodland cover (%)	- 0.09	- 0.17	1.00
Length of hedgerows (m)	- 0.08	-0.77	0.31

^a Spearman correlations of < 0.5, 0.5 - 0.7, > 0.7 are considered weak, moderate and strong, respectively; strong correlations are highlighted in bold italics.

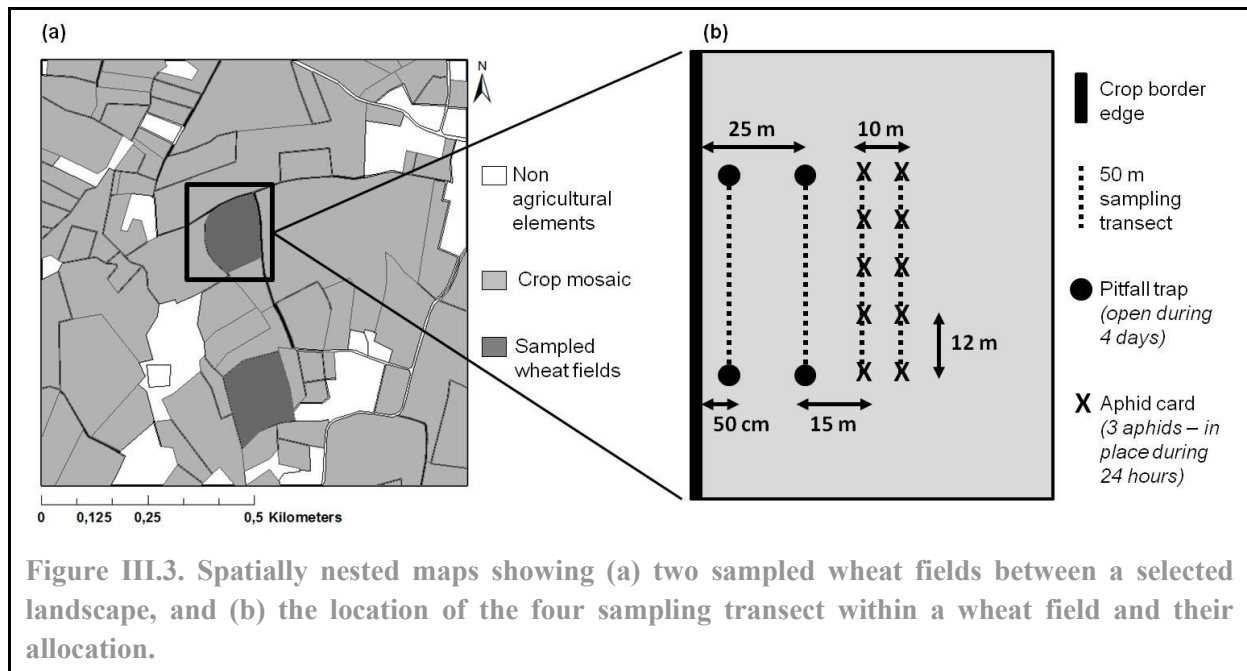
2.3. Sampling design and data collection

We selected one to three wheat fields from each landscape for a total of 147 sampled fields. Fields within a same landscape were at least 200 m apart. We established four 50 m sampling transects in each wheat field: one 50 cm inside the field along a crop border edge, and three others parallel to the first one 25 m, 40 m and 50 m inside the field respectively (**Figure III.3**) (similar to Fahrig *et al.*, 2015). To limit the direct influence of non-agricultural elements, each transect was at least 50 m apart from non-agricultural land use such as forest and built area.

We sampled carabid beetles and spiders using pitfall traps (diameter: 9.5 cm, volume: 470 ml) that were half-filled with a solution of water, salt and a small amount of soap to reduce surface tension. Traps were installed at both ends of the first two transects (**Figure III.3b**), so that there was a total of four pitfalls in each field. Traps were left open for four days twice during the peak season of each region (from May to early July) with at least one month between surveys (Fahrig *et al.*, 2015). All of the individuals were counted, and carabids and adult spiders were identified to the species level based on the Fauna Europaea nomenclature (van Helsdingen and Audisio, 2013). Carabid breeding strategies were drawn from the literature (Ribera *et al.*, 1999; Cole *et al.*, 2002; Purtauf *et al.*, 2005b; Barbaro and Van Halder, 2009). Individuals were assorted to two ecological groups: spring or early summer breeders, and late summer or autumn breeders. Spring breeders reproduce during the spring and hibernate as adults in field margins, while autumn breeders reproduce during the autumn and hibernate mainly as larvae in the fields (Purtauf *et al.*, 2005b; Holland *et al.*, 2009). For spiders, the number of individuals of the two dominant families (Linyphiidae and Lycosidae) was recorded. These two families differ in important life-history traits such as modes of dispersal, with lycosid spiders moving mainly by walking whereas Linyphiidae present a ballooning behaviour (Weyman *et al.*, 2002). Data of different traps and sampling periods were pooled at the field level. We determined carabid or spider abundance as the number of

captured individuals per field and we defined species richness as the number of recorded species per field.

We estimated biological control potential (BCP) at the beginning of each of the two sampling periods. We used aphids stuck on labels, termed "aphid cards" (Östman *et al.*, 2001a; Geiger *et al.*, 2010). Three pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) were glued to a sandpaper card (5 x 6 cm) with an odourless repositionable spray glue. Aphid cards were stored in a freezer for few days until they were placed in the fields. In each wheat field, we placed five aphid cards at each of the two remaining sampling transects (40 m and 50 m inside the field) (**Figure III.3b**), so that there was a total of 10 cards and 30 aphids in each field. Data were pooled at the field level. We calculated predation rates based on the difference between the number of aphids initially introduced to a field and the number of aphids remaining after 24 h.



2.4. Statistical analyses

We conducted statistical analyses using R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011). We built generalized linear mixed models to test the influence of the spatial heterogeneity of the landscapes on generalist predator assemblages and biological control potential. Using the R lme4 package 0.999999-0 (Bates *et al.*, 2012), one model was used for each response variable, namely (1) total carabid abundance, (2) carabid spring breeders abundance, (3) carabid autumn breeders abundance, (4) carabid species richness, (5) total spider abundance, (6) linyphiidae abundance, (7) lycosidae abundance, (8) spider species richness, (9) predation

rates. Abundance and species richness models were fitted with the Poisson distribution, whereas predation rates model was fitted with the Binomial distribution. The explanatory variables (CD, MF and WC) were centered and standardized before being included in models. For each model, two nested random effects were specified: a 'landscape' effect nested in a 'region' effect to take into account spatial autocorrelation between fields sampled in the same landscape and in the same region. The field was added as a third nested random effect to account for overdispersion (Lee and Nelder, 2000).

For each of the nine models, all of the possible models - representing all possible combinations of the three initial explanatory variables - were sorted according to the Akaike Information Criterion (AIC) to identify the best model, i.e. the best combination of explanatory variables (R MuMIn 1.9.0 package; Barton, 2013). The significance of the effects of explanatory variables used in the best model were tested with Wald chi-square tests (R car package 2.0-16; Fox and Weisberg, 2011).

We finally carried out ordination methods using CANOCO 4.53 (Biometris - Plant Research International) to assess the influence of our three spatial heterogeneity metrics on generalist predators species composition. We excluded species with a single occurrence from the analyses, and abundance data were log-transformed. We performed partial redundancy analyses (RDA), with the regions (coded as dummy variables) as covariables. The significance of the metrics was tested using a Monte Carlo permutation test (500 permutations under reduced model).

3. Results

We captured 11682 carabids belonging to 90 species, and 12031 spiders (including 440 juveniles) belonging to 185 species (see **Appendix III.1**). On average, 80 ($\pm$ 83 SD) carabid individuals and 82 ($\pm$ 77 SD) spider individuals were captured per field; and 10 ($\pm$ 5 SD) carabid species and 17 ($\pm$ 6 SD) spider species were recorded per field. *Anchomenus dorsalis*, *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* were the dominant carabid species (26%, 26% and 12% of total specimens collected, respectively), and spring breeders accounted for 60% of the community. *Erigona atra*, *Oedothorax apicatus* and *Erigone dentipalpis* were the dominant spider species (21%, 18% and 9% of total adult spider collected, respectively). Linyphiidae accounted for 70% and Lycosidae accounted for 15% of the community. Regarding predation rates, 76% of the aphids placed in the wheat fields were removed (mean = 76% $\pm$ 21% SD). Data for each region are synthesized in **Appendix III.2**.

Generalized linear mixed models showed no significant effects of spatial heterogeneity of agricultural landscapes on carabid species richness (with a significant threshold of $p < 0.05$) (**Table III.2**). Regarding carabid abundance, spring and autumn breeders reacted differently to

the spatial heterogeneity of the landscape. Spring breeders were more abundant in landscapes with small fields (which also present a high length of hedgerows, **Table III.1**). As spring breeders accounted for 60% of the community, total carabid abundance was also driven by mean field size. Autumn breeders were only affected by the composition of the crop mosaic, with crop diversity showing a positive effect on their abundance.

Generalized linear mixed models showed no significant effects of spatial heterogeneity of agricultural landscapes on total spider abundance, linyphiidae abundance, lycosidae abundance or spider species richness. Species richness tended however to increase when increased the percentage of woody habitats (**Table III.2**).

Table III.2. Summary of the results of the generalized linear mixed models for carabid and spider communities (abundance and species richness) and predation rates.

Model ^a	Variable ^b	Importance ^c	Estimate $\pm$ SE	z value	P value ^d
Total Carabid Abundance	MF	82 %	- 0.21 $\pm$ 0.09	- 2.20	0.028
	CD	53 %	0.11 $\pm$ 0.08	1.54	0.123
Spring Breeders Abundance	MF	96 %	- 0.30 $\pm$ 0.10	- 3.04	0.002
Autumn Breeders Abundance	CD	97 %	0.31 $\pm$ 0.10	3.06	0.002
Carabid Species Richness	---	---	---	---	---
Total Spider Abundance	---	---	---	---	---
Linyphiidae Abundance	---	---	---	---	---
Lycosidae Abundance	---	---	---	---	---
Spider Species Richness	WC	58 %	0.06 $\pm$ 0.03	1.75	0.079
Predation rates	MF	77 %	- 0.36 $\pm$ 0.14	- 2.59	0.010

^a Abundance and Species Richness models were fitted with the Poisson distribution, whereas Predation rates model was fitted with the normal distribution. For each response variable, multimodel inference method was used to identify the best model.

^b WC for woodland cover, CD for crop diversity and MF for mean field size. When no variable is indicated (---) is that the best model was the null model.

^c Each variable's importance within all possible models.

^d The effect of explanatory variables was calculated thanks to Wald chi-square tests.

After eliminating the effect of the region (which explained 31% of carabid and spider species composition, $p = 0.002$), the partial RDA analysis showed that the metrics 'Crop diversity', 'Mean field size' and 'Woodland cover' had no significant effects on spider species

composition. For carabids, the only variable that showed a significant but very weak effect on species composition was the configuration of the crop mosaic ('Mean field size', RDA explained variation = 1.5%, $p = 0.010$).

Generalized linear mixed models showed a significant negative effect of mean field size (MF) on biological control potential (**Table III.2**). Predation rates observed on aphid cards were higher in landscapes with small fields (which also present a high length of hedgerows).

4. Discussion

Our study revealed that carabid communities were significantly influenced by the heterogeneity of both semi-natural habitats and crop mosaic. But the effects of landscape spatial heterogeneity varied according to species and to some particular life history traits such as breeding strategies. The abundance of spring breeders in wheat fields benefited from the reduction of the average size of the fields, confirming previous results of Fahrig *et al.* (2015) which considered a wide range of taxa and found that « *increasing configurational heterogeneity of the cropped area, measured here as decreasing mean crop field size, has a consistent positive effect on biodiversity* ». Small fields lead to a higher density of non-cropped field margins such as hedgerows, which are known to be important overwintering sites for species which hibernate as adults in the surrounding non-crop habitats (Purtauf *et al.*, 2005b). Small fields also lead to a higher interspersation between crop and non-crop habitats, with shorter distances from edge to field that can facilitate arthropod colonisation (Östman *et al.*, 2001a). On the other hand, the abundance of autumn breeders was only influenced by the diversity of the crops. Autumn breeders mainly overwinter in the soil of the fields as larvae (Holland *et al.*, 2009). They emerge in mid-summer, reproduce, and eggs are laid in autumn (e.g. Jones, 1979). From June to November, these species must therefore use different crop types - with different crop phenologies - to feed, breed and lay eggs. Such species may benefit through landscape complementation from the presence of different crops that are spatially or temporally connected (Men *et al.*, 2004; Vasseur *et al.*, 2013).

Our results highlight the complementary roles of the network of semi-natural habitats and the crop mosaic : semi-natural habitats and crops are complementary spatial resources for species with different life history traits (e.g. carabid spring breeders vs. autumn breeders). Species requirements may change across the season; semi-natural habitats and crops are therefore also complementary temporal resources allowing species to complete their life cycle during the season (e.g. carabid spring breeders; Wissinger, 1997; Rand *et al.*, 2006). Besides the necessary presence of these two types of land use - at least for species that use crops during their life cycle or disperse through fields - our results highlight the importance of their

respective heterogeneity. Regarding the composition of the crop mosaic, different types of crops may also act as complementary spatial or temporal resources during the season (e.g. carabid autumn breeders; Men *et al.*, 2004; Vasseur *et al.*, 2013).

Our results suggest that decreasing mean crop field size could have interesting consequences for biological control of pests, which is consistent with previous findings of Östman *et al.* (2001a) where landscapes with abundant field margins and perennial crops were associated with low aphids establishment. A more complex spatial patterning of crop fields may indirectly enhance biological control of pests through increasing the abundance or species richness of generalist predators (e.g. Riechert and Lawrence, 1997; Menalled *et al.*, 1999); in our case probably by promoting spring breeders which increase total carabid abundance. However, our experimental set-up using aphids is far from the real process of predation in the fields. Further studies measuring the effect of landscapes spatial heterogeneity through a longer period of time and on real pests populations dynamics, plant damage or crop yields should provide a better understanding of the impact of landscape spatial heterogeneity on biological control of pests (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Chaplin-Kramer *et al.*, 2013).

Due to species phenology, the composition of predator assemblages change over the year (French and Elliott, 1999). As the effects of landscape spatial heterogeneity varied according to species and to some particular life history traits such as carabid breeding strategies, this could lead to intra-annual variations in the impact of landscape heterogeneity on natural enemies communities and on biological control (Schmidt *et al.*, 2005; Öberg *et al.*, 2008). From our results we can hypothesize that total carabid abundance will be negatively influenced by mean field size in spring (when carabid assemblages are dominated by spring breeders) while it will be positively influenced by crop diversity in autumn (when the relative abundance of autumn breeders increases); and that the same variations will be observed regarding relations between landscape heterogeneity and biological control of pests.

Our results did not showed any landscape effect on spider communities. The strongest correlation between spider assemblages characteristics and landscape usually occur in spring (Schmidt and Tschardtke, 2005; Öberg *et al.*, 2008), and two main processes may explain the disappearance of landscape effects later in the season. Dominant species in spider communities (*E. atra*, *E. dentipalpis*) are highly mobile (Thomas *et al.*, 2003) and dispersion processes may quickly level out differences across landscapes. Most of the linyphiids and lycosids evaluated in this study also colonize fields and begin reproduction early in the year (Thorbek *et al.*, 2004) and breeding may quickly become the main driver of spider activity density in crop fields.

Acknowledgements

C.B. received a Ph.D. scholarship from the French Ministry of Higher Education and Research (Université de Rennes 1). Field work was carried out as part of FarmLand, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004), the German Ministry of Research and Education, and the German Research Foundation. We thank all the FarmLand consortium, with special thanks to Romain Georges, Diab Al Hassan, Annika Hass and Amélie Bourgeade for help in the field. We also thank Cyril Courtial for spider identification and Assu Gil-Tena, François Calatayud and the LETG-Rennes-COSTEL lab for the land use maps used for landscape selection and metrics calculation. This study was made possible by the acceptance of farmers to let us sample in their fields.

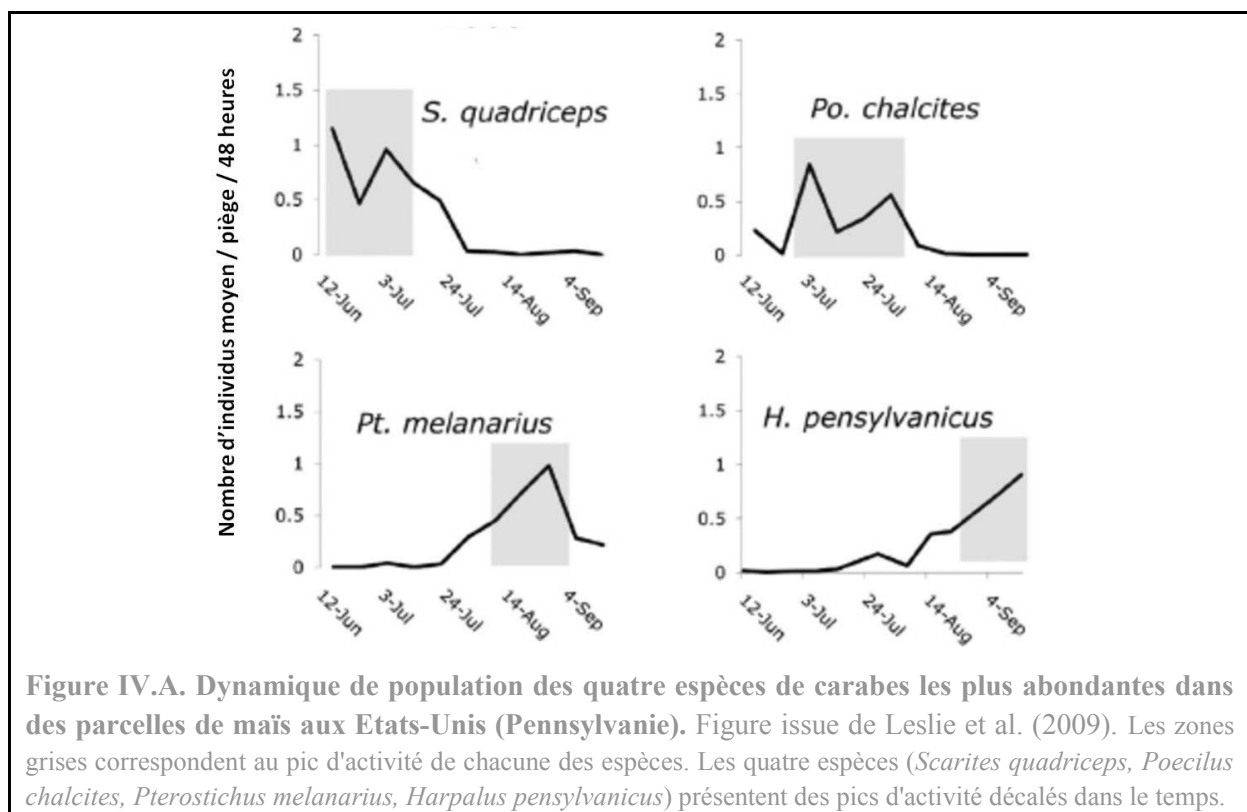
Chapitre IV.

Variabilité intra-annuelle de l'influence de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles sur les auxiliaires généralistes et le contrôle biologique des ravageurs

Introduction au chapitre IV : Objectifs et méthodologie

Objectifs

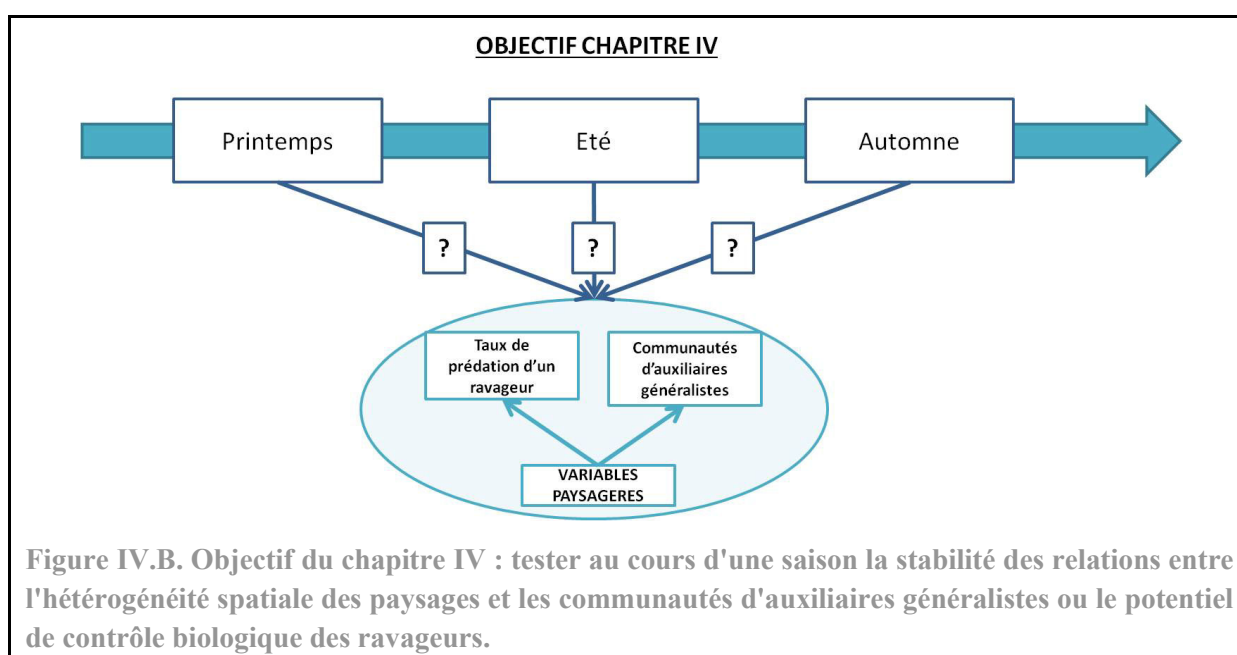
Nous avons montré dans le chapitre précédent que l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles influence les communautés d'auxiliaires généralistes et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. Mais nos résultats ont également montré que la réponse à l'hétérogénéité du paysage varie en fonction des exigences écologiques des espèces ou de certains traits d'histoire de vie (par exemple les stratégies de reproduction chez les carabes) (**voir Chapitre III**). Or, les communautés de carabes et d'araignées présentes dans les parcelles agricoles ne sont pas stables au cours d'une année : leur structure et leur composition peuvent changer en lien avec la phénologie des espèces (French and Elliott, 1999; Weeks and Holtzer, 2000; Leslie *et al.*, 2009) (**voir Figure IV.A**), ainsi qu'en fonction de variables locales telles que la phénologie du couvert (structure de la végétation et conditions microclimatiques associées; e.g. Honek and Jarosik, 2000; Thomas *et al.*, 2006).



Lorsque l'on considère l'ensemble de la communauté de carabes ou d'araignées, l'effet de l'hétérogénéité du paysage est donc susceptible de changer au cours d'une année en lien avec des changements de composition spécifique. Nos résultats nous permettent de supposer par

exemple qu'au printemps les communautés de carabes (dominées par des reproducteurs de printemps) seront négativement influencées par la taille moyenne du parcellaire; tandis qu'à l'automne (lorsque l'abondance relative des reproducteurs d'automne augmente) elles témoigneront d'une relation positive avec la diversité des cultures dans le paysage (**voir résultats Chapitre III**). Ces variations intra-annuelles sont susceptibles de se répercuter sur les relations entre l'hétérogénéité des paysages et le potentiel de contrôle biologique.

L'objectif de ce chapitre était d'étudier les communautés de carabes et d'araignées et leurs changements au cours de la saison, et d'analyser dans quelle mesure ces changements se traduisent par des modifications dans la réponse des communautés et du potentiel de contrôle biologique au paysage (**Figure IV.B**).



Méthodologie - Choix des données

Nous avons utilisé les données récoltées dans le cadre de l'étude de terrain 'ZAA 2014' (**voir Chapitre I sections 2.3 et 3**). Les données biologiques (communautés de carabes et d'araignées et potentiel de contrôle biologique) ont été recueillies au cours de sept sessions d'échantillonnage, de mars à juin 2014. Des plaquettes personnalisées, présentant les communautés d'auxiliaires recensées dans les parcelles, ont été envoyées à chaque agriculteur ayant contribué à cette étude (**Annexe IV.1**). A partir de ce jeu de données, nous avons quantifié et testé la significativité des relations entre l'hétérogénéité spatiale des paysages et les données biologiques, pour chacun des mois échantillonnés ainsi que pour l'ensemble de la saison de piégeage. Les résultats obtenus ont été présentés en octobre 2014 aux 7^{èmes} Journées

françaises de l'Ecologie du Paysage à Dijon (**voir Annexe VI**), et font l'objet d'un article soumis à la revue *Basic and Applied Ecology*. Suite à une première révision par les pairs, cet article sera resoumis d'ici décembre 2015 après prise en compte des révisions majeures requises par l'éditeur.

Résumé du chapitre IV

Variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur les communautés d'auxiliaires généralistes et sur le contrôle biologique des ravageurs

Contexte. L'hétérogénéité du paysage est considérée comme un facteur majeur affectant les ennemis naturels des ravageurs des cultures. Dans les paysages agricoles, des études montrent que les surfaces en habitats semi-naturels favorisent l'abondance et la diversité des auxiliaires dans les parcelles cultivées, pouvant générer un impact positif sur le contrôle biologique des ravageurs. Mais l'effet de la structure du paysage sur les communautés d'auxiliaires est susceptible de changer au cours d'une année, et les conséquences que cela engendre sur le contrôle biologique des ravageurs restent peu connues.

Objectifs et méthodologie. Les communautés de carabes et d'araignées ont été échantillonnées de mars à juin dans 21 parcelles de blé d'hiver, et le potentiel de contrôle biologique des parcelles a été estimé grâce à des pucerons introduits de façon artificielle sur des cartes de prédation. Nous avons étudié comment changeaient, au cours de la saison de piégeage, les relations entre la structure du paysage et les données biologique. Nous avons également testé l'influence de différentes durées d'échantillonnage (période d'échantillonnage de 15 jours vs. saison d'échantillonnage de trois mois) sur la détection et la significativité des effets paysagers.

Résultats. Les effets de l'hétérogénéité spatiale du paysage, estimée par la taille moyenne du parcellaire agricole, variaient en fonction du moment de la saison, des taxons et des mesures de biodiversité étudiés. Nous n'avons pas mis en évidence de corrélations entre la taille moyenne du parcellaire et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. Au printemps, les communautés d'araignées étaient favorisées par l'hétérogénéité spatiale du paysage, mais cet effet disparaissait à partir du mois de mai. Pour les carabes, seule la richesse spécifique était négativement corrélée à la taille moyenne du parcellaire, et cette corrélation n'était significative que lorsque l'on considérait l'ensemble de la saison d'échantillonnage.

Conclusions. Notre étude montre que la richesse spécifique des auxiliaires présents dans les parcelles agricoles est favorisée par l'hétérogénéité spatiale du paysage. Nos résultats confirment également le rôle de refuge hivernal des bordures de parcelle pour les communautés d'araignées. Mais l'effet de la structure du paysage varie au cours d'une année, et est influencé par la durée d'échantillonnage des données biologiques, ce qui souligne l'importance de la temporalité dans les relations entre paysage et biodiversité.

Intra-annual variation in the effect of landscape structure on generalist predators and biological control potential

Colette Bertrand^{a,b}, Jacques Baudry^a, Françoise Burel^b

^a INRA, UR 0980, SAD-Paysage, F-35000 Rennes, France

^b CNRS, UMR 6553, ECOBIO, F-35000 Rennes, France

Corresponding author : Colette Bertrand, cbertrand689@gmail.com

Article soumis à la revue *Basic and Applied Ecology* - Révisions majeures en cours

Abstract

Context. Landscape ecology has highlighted the role of the surrounding landscape in structuring arthropod communities at a given place. Previous studies have confirmed that non-crop habitats in agricultural landscapes increase the abundance and diversity of natural enemies in crop fields, which can generate a positive impact on pest control. However, landscape structure may differentially affect generalist predator communities across a year, with knowledge remaining limited about how such intra-annual variation affects the biological control of pests.

Objectives & Methods. We surveyed carabid and spider assemblages and estimated biological control potential using experimentally added aphids in 21 winter wheat fields from mid-March until harvest. We investigated whether landscape structure differentially affected predator activity density, species richness and species composition across months, as well as how relationships between biological control potential and landscape structure changed over time. We also investigated whether different time steps (15 days sampling period vs. whole sampling season) influenced the detection and significance of landscape effects.

Results. The influence of landscape structure, measured as mean crop field size, was inconsistent across taxa, biodiversity measures and time. Spider communities benefit from landscape complexity in spring, but this effect disappeared from May. For carabids, species richness was the only biodiversity measure found to be related to mean crop field size, and relationship was strongest when considering the whole sampling season. No relationship was found between landscape and biological control potential.

Conclusions. Our study shows that species richness of predator assemblages in agricultural fields benefit from landscape structural complexity. Our results confirm the overwintering role of field margins for spider assemblages. However, the effect of landscape structure on predator assemblages varied through the year and according to the time step used in the analyses, demonstrating the importance of seasonality in the relationship between landscape and biodiversity.

Keywords. Agroecology; Carabid beetles; Field margins; Landscape complexity; Mean field size; Natural enemies; Pest predation; Seasonal variability; Spiders; Temporal patterns

1. Introduction

The 20th century incurred strong arable intensification in industrialised countries, which was strongly characterised by an increased use of inputs, such as pesticides. Even though pesticides help to significantly enhance yield production (Matson *et al.*, 1997; Stoate *et al.*, 2001), their adverse effects on human health, the environment and biodiversity have been widely documented (e.g. Pimentel, 1995; Alavanja *et al.*, 2004; Desneux *et al.*, 2007). These problems led the European Union to adopt environmental policies for the reduction of pesticide applications (European Directive 2009/128/CE). Consequently, conservation biological control, which involves promoting the natural enemies of pests already present in crop fields (Eilenberg *et al.*, 2001), became a major focus. These enemies include generalist or polyphagous predators, such as carabid beetles and spiders, which are arthropods that are commonly found in agroecosystems.

The ability of these generalist predators to control invertebrate crop pests has been widely studied (e.g. Symondson *et al.*, 2002). The effectiveness of biological control is partly influenced by the structure and composition of predator communities. For instance, predation rates are strongly related to predator abundance (Menalled *et al.*, 1999; Chang and Snyder, 2004), species richness (Riechert and Lawrence, 1997; Letourneau *et al.*, 2009) and community composition (Straub and Snyder, 2006; Moreno *et al.*, 2010). Therefore, it is essential to understand the population dynamics of carabid beetles and spiders in agricultural fields to control pest outbreaks.

Landscape ecology has highlighted the role of the surrounding landscape to influence generalist natural enemies resident or active within cultivated fields, particularly in temporary and highly dynamic habitats, such as annual crops (e.g. Aviron *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2005; Schweiger *et al.*, 2005). Carabid beetles and spiders usually require one year to complete their life cycle, exhibiting cyclical colonization patterns by migrations between annual crop fields and permanent habitats (Duelli *et al.*, 1990; Wissinger, 1997). Field margins and semi-natural habitats (such as hedgerows, grasslands and woodland patches) serve as biodiversity reservoirs, providing complementary resources and refuges for the natural enemies of pests. These non-crop habitats are particularly important hibernation sites, contributing to early spring field recolonization (Sotherton, 1984; Dennis and Fry, 1992; Pfiffner and Luka, 2000; Öberg *et al.*, 2008). Therefore, perennial, non-crop habitats patches in a landscape may increase the abundance and diversity of natural enemies in crop fields. In

addition, such habitats may increase pest control (Bianchi *et al.*, 2006; Veres *et al.*, 2013). Thus, conservation biological control may be achieved through habitat management, by promoting the interspersion of non-crop habitats with agricultural components (Landis *et al.*, 2000; Tscharntke *et al.*, 2007).

However, the influence of landscape spatial structure on carabids and spiders may be species-specific (Schmidt *et al.*, 2008; Gardiner *et al.*, 2010; Al Hassan *et al.*, 2012). Species response may be modulated by various life-history traits, such as habitat specialization (Schmidt *et al.*, 2008), breeding strategies (Purtauf *et al.*, 2005b) and trophic level (Purtauf *et al.*, 2005a). Changes in species requirements or changes in species composition across the season (French and Elliott, 1999) may lead to intra-annual variation in how landscape features affect the communities of natural enemies (Schmidt *et al.*, 2005; Öberg *et al.*, 2008; Wamser *et al.*, 2011). Consequently, relationships between biological control potential and landscape features may also vary across the year.

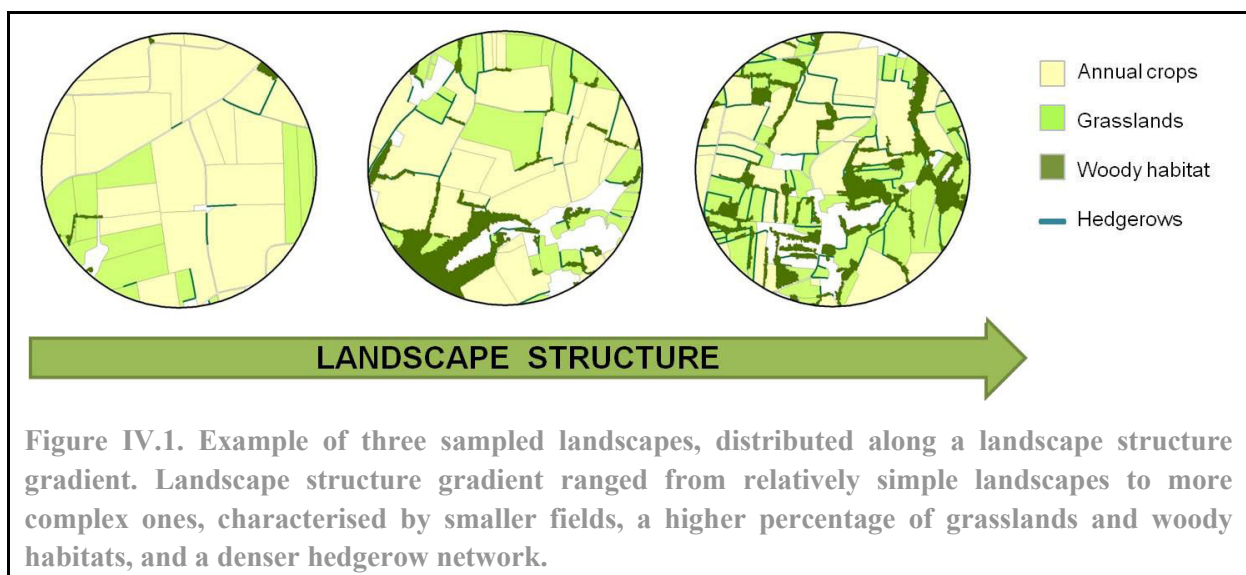
This study aimed to investigate the seasonal changes of biological control potential and carabid and spider assemblages, and to test how the correlations of these with landscape structure vary through the growing season. We surveyed these two generalist predator assemblages and estimated the biological control potential by a sentinel prey method in 21 winter wheat fields from mid-March until harvest. We explored how the relationship between biological measures and the structure of the surrounding landscape changed over time and according to the time step used in the analyses (15 days sampling period vs. whole sampling season). We hypothesised: (1) By providing refuges and resources, field margins have a positive effect on the activity density of predators in agricultural fields; however, this effect is not stable over time, but is more pronounced early in spring when boundary overwintering predators colonize crop fields. (2) Predator species richness in agricultural fields is higher in a landscape with small-sized crop fields and a high proportion of linear semi-natural elements; this effect is expected to be stronger when considering the whole season due to a higher probability of capturing rare species and/or because of a higher annual turnover in field predator communities in structurally complex landscapes. (3) Increases in the activity density and diversity of predators enhance biological control potential. Stronger relationships between predation rates and landscape structure are therefore expected early in spring, and landscape complexity may have a positive effect on the average biological control of the whole sampling season because of a broad diversity of natural enemies.

2. Materials and methods

2.1. Study area and winter wheat fields selection

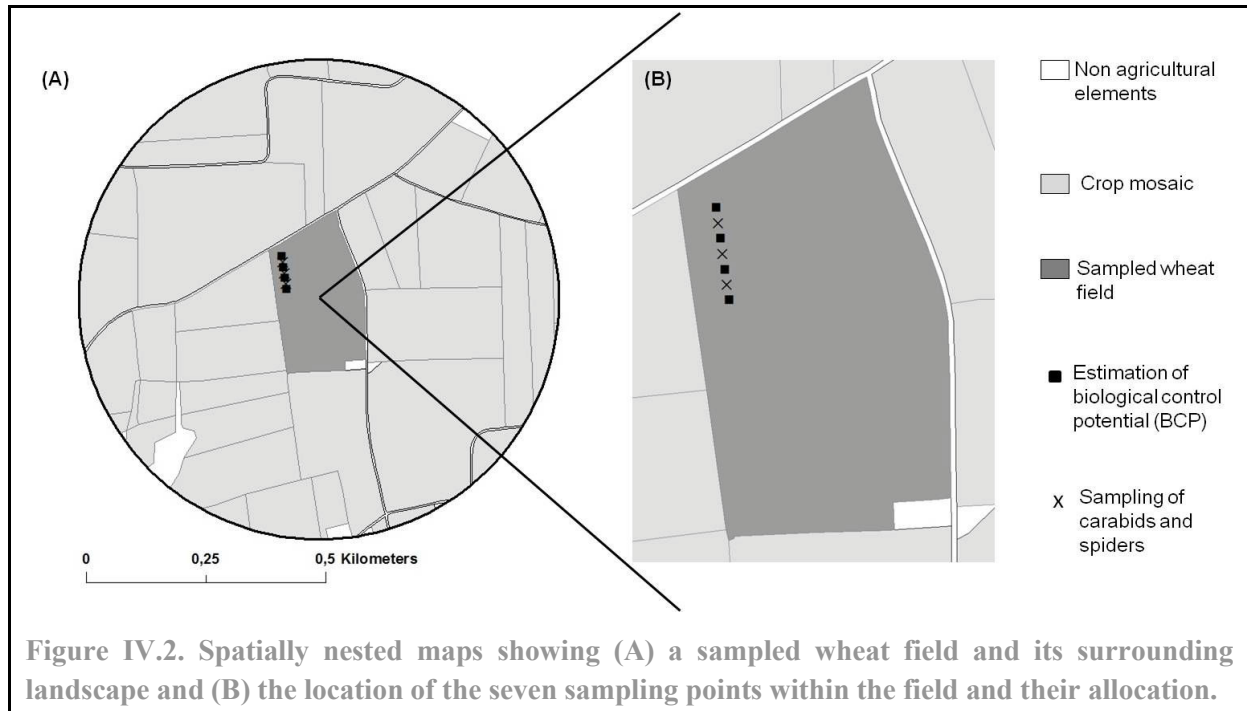
The study was conducted in the Zone Atelier Armorique (European Long Term Ecosystem Research Network, 48° 36'N, 1° 32' W), which is located in the northern part of Ille-et-Vilaine in Brittany, western France. The region is characterised by an oceanic climate, and agriculture is oriented toward mixed dairy farming. The dominant crops are temporary and permanent grasslands, in addition to winter cereals and maize. An extensive hedgerow network ('bocage') characterises the landscape, with small fields being separated by woody habitats (hedgerows and woodlands). However, the study area has a wooded density gradient, with more fragmented areas because of land re-allotment.

Within this study area, we selected 21 winter wheat fields based on a 2014 land cover map of the Zone Atelier Armorique, derived from aerial photography and validated by ground surveys. The fields were distributed along a gradient of differently structured landscapes, ranging from relatively simple landscapes to more complex ones, characterised by smaller fields, a higher percentage of grasslands and a denser hedgerow network (**Figure IV.1**).



Landscapes were circular areas with a radius of 500 m around the wheat fields (**Figure IV.2A**). The average size of the fields in the landscapes ranged from 0.8 to 2.9 ha (mean = 1.7 $\pm$ 0.6 ha SD). The percentage of grassland ranged from 13 to 43% (mean = 25 $\pm$ 8 % SD). The total length of hedgerows ranged from 1004 to 10422 m (mean = 5061 $\pm$ 2527 m SD). The study fields were selected to be as similar as possible in terms of land use history (cultivation only of cereals or maize over the last five years), and were at least 600 m distant from each

other to ensure sampling independence. We performed Mantel tests (based on Monte-Carlo permutation tests with 9999 replicates) to check for correlations between the geographic distance of the landscapes and landscape variables, with no spatial autocorrelation being found ($r = 0.20$, $p = 0.052$ for mean field size; $r = 0.15$, $p = 0.105$ for the percentage of grassland; $r = 0.11$, $p = 0.175$ for the total length of hedgerows). There was also no correlation between average size of the fields in the landscapes and the size of the sampled fields (Spearman's rank correlation rho of 0.20, $p = 0.388$).



2.2. Sampling protocol

In each wheat field, we established seven sampling points, which were distributed every 10 m along a 60 m transect. To avoid field margin effects on observations, each transect was established parallel to a field boundary and 25 m inside the field. Carabid beetles and spiders were sampled at three of the seven sampling points. Biological control potential (BCP) was estimated at the remaining four points, which were arranged alternately with the natural enemies sampling points (**Figure IV.2B**).

We sampled carabid beetles and spiders using pitfall traps (diameter: 9.5 cm, volume: 470 ml). The traps were half-filled with a solution of water, salt and monopropylene glycol to reduce surface tension. To cover as much of the carabid and spider seasonal activity periods in wheat fields as possible, traps were left continuously open in 2014 from 19 March to 25 June, and were collected every two weeks to obtain a total of seven sampling periods (**Table**

IV.1). All of the individuals were counted, and carabids and adult spiders were identified to the species level based on the Fauna Europaea nomenclature (van Helsdingen & Audisio 2013). For each sampling period, we pooled the data at the field level. We defined activity density as the number of captured individuals per field and we defined species richness as the number of recorded species per field.

Table IV.1. Sampling calendar

Sampling period	Date	Sampling of carabids and spiders	Estimation of biological control potential
S1 _{bcp}	19-March to 20-March		x
S1	19-March to 02-April	x	
S2 _{bcp}	02-April to 03-April		x
S2	02-April to 16-April	x	
S3 _{bcp}	16-April to 17-April		x
S3	16-April to 30-April	x	
S4 _{bcp}	30-April to 01-May		x
S4	30-April to 14-May	x	
S5 _{bcp}	14-May to 15-May		x
S5	14-May to 28-May	x	
S6 _{bcp}	28-May to 29-May		x
S6	28-May to 11-June	x	
S7 _{bcp}	11-June to 12-June		x
S7	11-June to 25-June	x	
S8 _{bcp}	25-June to 26-June		x

We estimated biological control potential (BCP) at the beginning of each sampling period and at the end of the final sampling period (**Table IV.1**). We used aphids stuck on labels, termed "aphid cards" (Östman *et al.*, 2001a; Geiger *et al.*, 2010; Winqvist *et al.*, 2011). Ten pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) were glued to a sandpaper card (6 x 7 cm) with an odourless repositionable spray glue. Aphid cards were stored in a freezer for few days until they were placed in the fields. In each wheat field, we placed one aphid card at each of the four BCP sampling points (**Figure IV.2B**), so that there was a total of four cards and 40 aphids in each field. Sandpaper cards were folded like a tent and pinned to the ground with the glued aphids facing downwards, so that aphids were protected from the rain, while facilitating detection by ground dwelling arthropod predators. For each sampling period, we pooled the data at the field level. We calculated the aphid removal rate based on the difference between

the number of aphids initially introduced to a field and the number of aphids remaining after 24 h.

2.3. Landscape descriptors

Landscape variables were calculated using ArcGIS 10.1 (ESRI) based on a 2014 land cover map of the study area. We calculated five descriptors of landscape structure in circles of 500 m radius around each sampled field (**Figure IV.2A**); specifically (1) the mean field size of all cultivated fields (ha), (2) the total length of hedgerows (m), (3) the percentage of land covered by crops (including annual and perennial crops), (4) the percentage of grasslands, and (5) the percentage of woody habitats (including woodlands and hedgerows). The landscape descriptors were highly correlated (Spearman correlations, see **Table IV.2**).

Table IV.2. Spearman correlation coefficients^a between landscape descriptors

	Mean field size	Length of hedgerows	Percentage of grasslands	Percentage of woody habitats
Mean field size (ha)	1.00			
Length of hedgerows (m)	-0.75	1.00		
Percentage of grasslands (%)	-0.78	0.68	1.00	
Percentage of woody habitats (%)	-0.40	0.29	0.34	1.00
Percentage of crops (%)	0.31	-0.24	-0.35	-0.88

^a Spearman correlations of < 0.5, 0.5–0.7 and > 0.7 are considered weak, moderate and strong, respectively.

We focused our analysis on a single landscape descriptor; therefore, only the average size of the fields in the landscape was used in the analysis. Mean field size (MFS) is a proxy for the length of non-cropped field margins, which takes into account complementary resources absent of annual crops as overwintering sites or food resources. However, it is also a landscape configuration measure, with smaller crops being linked to shorter distances from the edges to fields, which may facilitate arthropod fluxes between crop and non-crop habitats, as well as between adjacent fields.

2.4. Data analysis

2.4.1. Predator assemblages and BCP across the season

We described carabid and spider assemblages trapped throughout the whole sampling season, as well as their seasonal changes between sampling periods. Analyses of the seasonal effects on activity density, species richness and BCP were conducted using R 2.14.1 (R

Development Core Team, 2011), by Friedman or Cochran tests. We assessed the influence of sampling periods on carabid and spider species composition by ordination methods using the computer program CANOCO 4.53 (Biometris - Plant Research International). We excluded species with a single occurrence from the analyses, and abundance data were log-transformed. Based on the results of a detrended correspondence analysis (DCA, longest gradient < 3), linear methods were employed (Lepš and Šmilauer, 2003). We performed a redundancy analysis (RDA) to test for changes in species composition across the season, with sampling periods being coded as "dummy" variables. The significance of the sampling periods was tested using a Monte Carlo permutation test (500 permutations under reduced model).

2.4.2. The effect of mean field size on predator assemblages and BCP

Statistical analyses to test the effect of MFS on predator activity density, species richness and BCP were conducted using R 2.14.1. We tested correlations between MFS and the response variables using Spearman correlations. Nonparametric statistical methods were used because the assumptions of the parametric tests were not always fulfilled. We computed a first set of Spearman correlations for each sampling period, providing an overview of the change of the correlations across the season. For each sampling period, we tested the correlations between MFS and (1) predators activity density, (2) predator species richness, and (3) aphid removal rate. We also computed a second set of Spearman correlations for the whole sampling season by pooling the data from the seven sampling periods.

We computed the redundancy analysis of carabid and spider species composition data constrained by MFS using CANOCO 4.53, following the same procedure as that described for testing the influence of sampling periods (section 2.4.1). We first analysed each sampling period separately, before testing for the influence of MFS on the predator species composition of the whole sampling season. To assess the correlations between MFS and species composition changes across the season, we calculated intra-annual species turnover (β_{Tfield} , temporal beta-diversity) for each sampled field. β_{Tfield} was calculated for each field based on an average Sorensen similarity coefficient, with each Sorensen index comparing the number of species (sp) of two successive sampling periods (i and $i+1$) with the number of species common to the same two successive sampling periods ($sp_{i \cap i+1}$) (see Equation 1). When β_{Tfield} equals one, the identity of the carabid or spider species sampled in the field completely changed from one sampling period to the next. Correlations between MFS and β_{Tfield} were tested as previously using Spearman correlations.

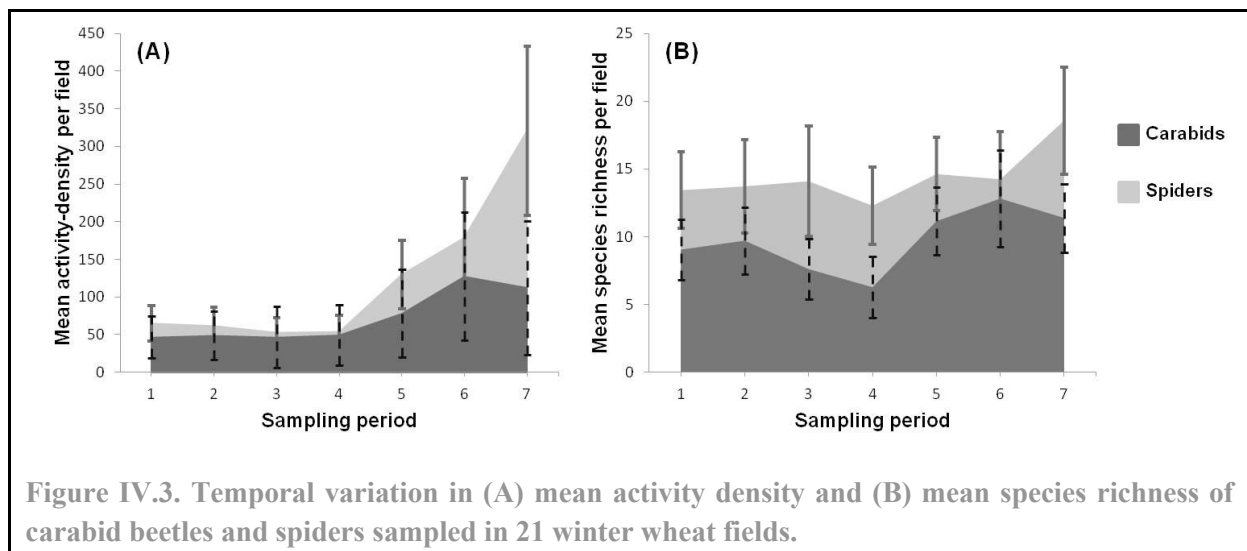
$$(Eq. 1) \quad \beta_{Tfield} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^6 (2 \times sp_{i \cap i+1}) / (sp_i + sp_{i+1})}{6}$$

3. Results

3.1. Predator communities

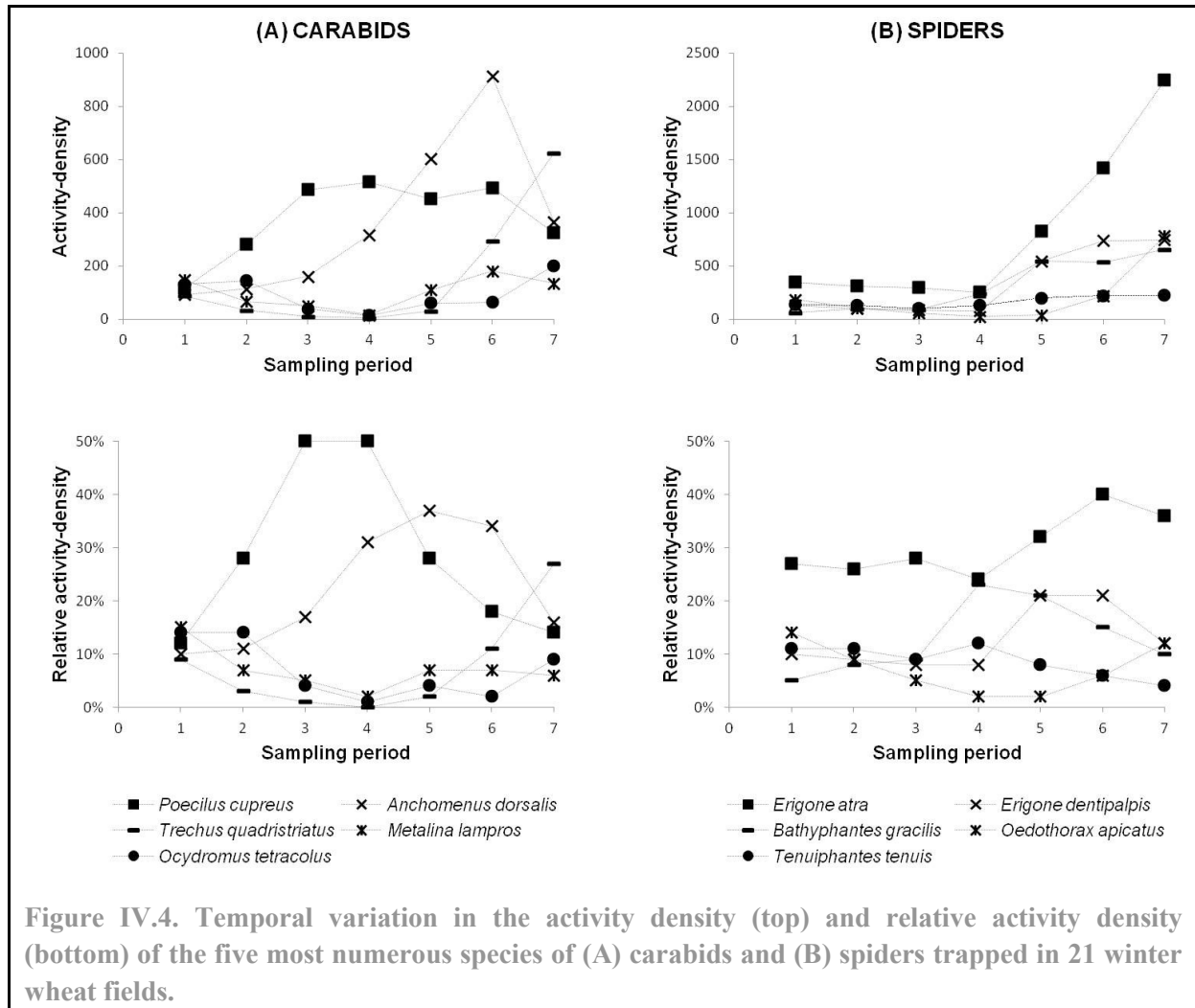
3.1.1. Description of the assemblages and changes across the season

From March to June, we captured 10679 carabids belonging to 63 species and 18115 spiders (including 1068 juveniles) belonging to 99 species (see **Appendix IV.2**). On average, 73 (± 66 SD) carabids and 123 (± 108 SD) spiders were captured per field per sampling period. We observed seasonal changes in activity density means for both taxa (Friedman test $p < 0.001$), with an increase in the local activity density of carabids and spiders from mid-May (sampling period S5) (**Figure IV.3A**). Regarding species richness, 23 (± 3 SD) carabid species and 34 (± 6 SD) spider species were captured per field over the whole sampling season. On average 10 (± 3 SD) carabid species and 14 (± 4 SD) spider species were captured per field per sampling period. Species richness means were also subjected to seasonal changes (Friedman test $p < 0.001$). Field carabid species richness decreased in early May (sampling period S4) and increased at the end of the sampling season in June, while field spider species richness remained fairly constant throughout the season, with an increase at the end (sampling period S7) (**Figure IV.3B**).



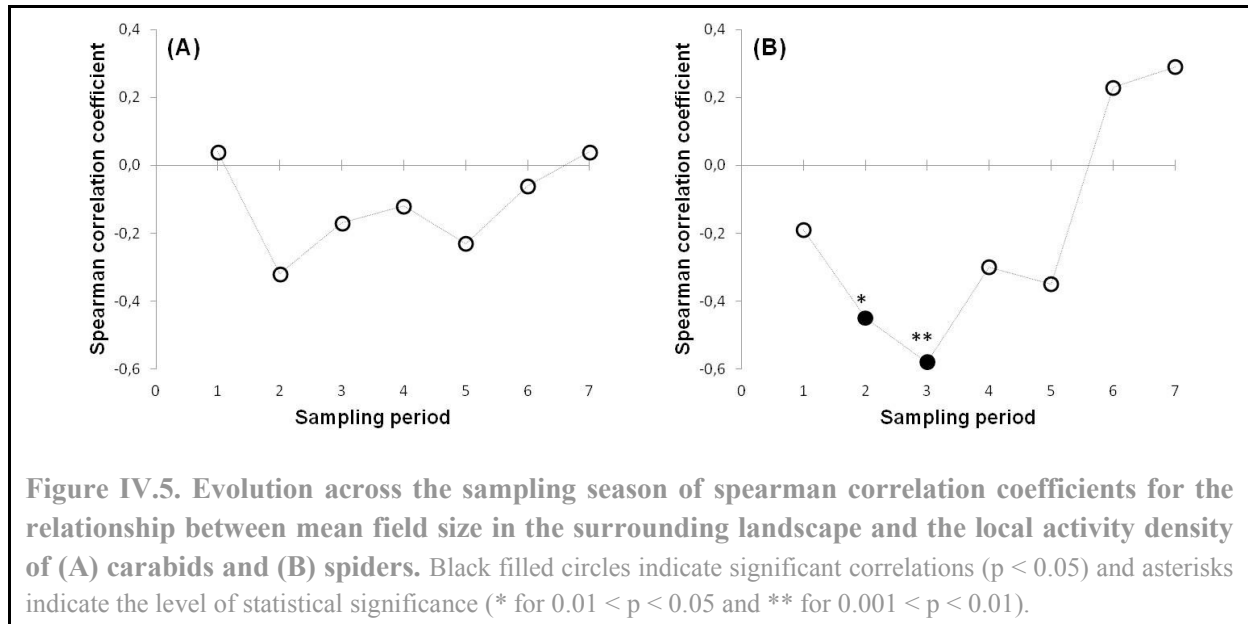
Poecilus cupreus, *Anchomenus dorsalis* and *Trechus quadristriatus* were the dominant carabid species (25%, 24% and 10% of total carabid specimens collected, respectively). *Erigone atra*, *Erigone dentipalpis* and *Bathypantes gracilis* were the dominant spider species (34%, 14% and 13% of total adult spider specimens collected, respectively) (see **Appendix IV.2**). Redundancy analysis models showed that sampling period had a significant effect on

carabid and spider species composition (RDA explained variation = 25.9%, $p = 0.002$; RDA explained variation = 37.5%, $p = 0.002$; respectively). From mid-April to mid-May (sampling periods S3 and S4), carabid assemblages were highly dominated by a few spring breeders species (*P. cupreus* and *A. dorsalis*), whereas autumn breeders species such as *T. quadristriatus* became more abundant from mid-June (Figure IV.4). The dominance structure of spider assemblages remained fairly constant throughout the season, with an increase in the activity density of most species from mid-May (sampling period S5).

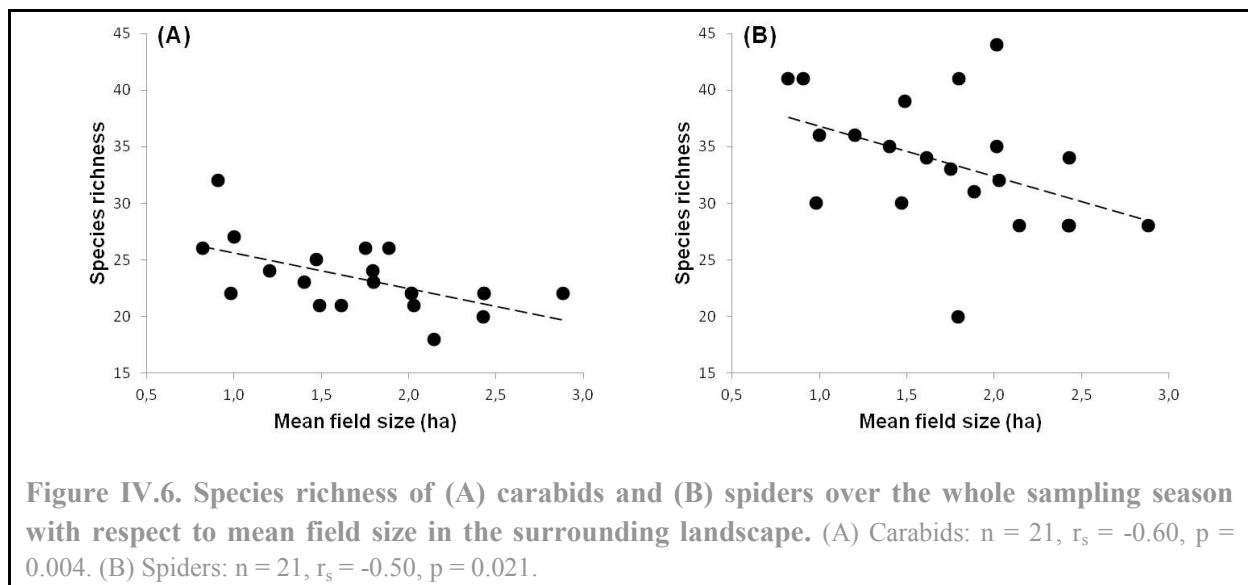


3.1.2. Effects of mean field size

The overall activity density did not show a significant correlation with mean field size (Carabids: $r_s = -0.15$, $p = 0.518$; Spiders: $r_s = -0.04$, $p = 0.880$), except for spiders during sampling periods S2 and S3 when it was significantly negative ($r_s = -0.45$, $p = 0.041$; $r_s = -0.58$, $p = 0.006$; respectively) (Figure IV.5).

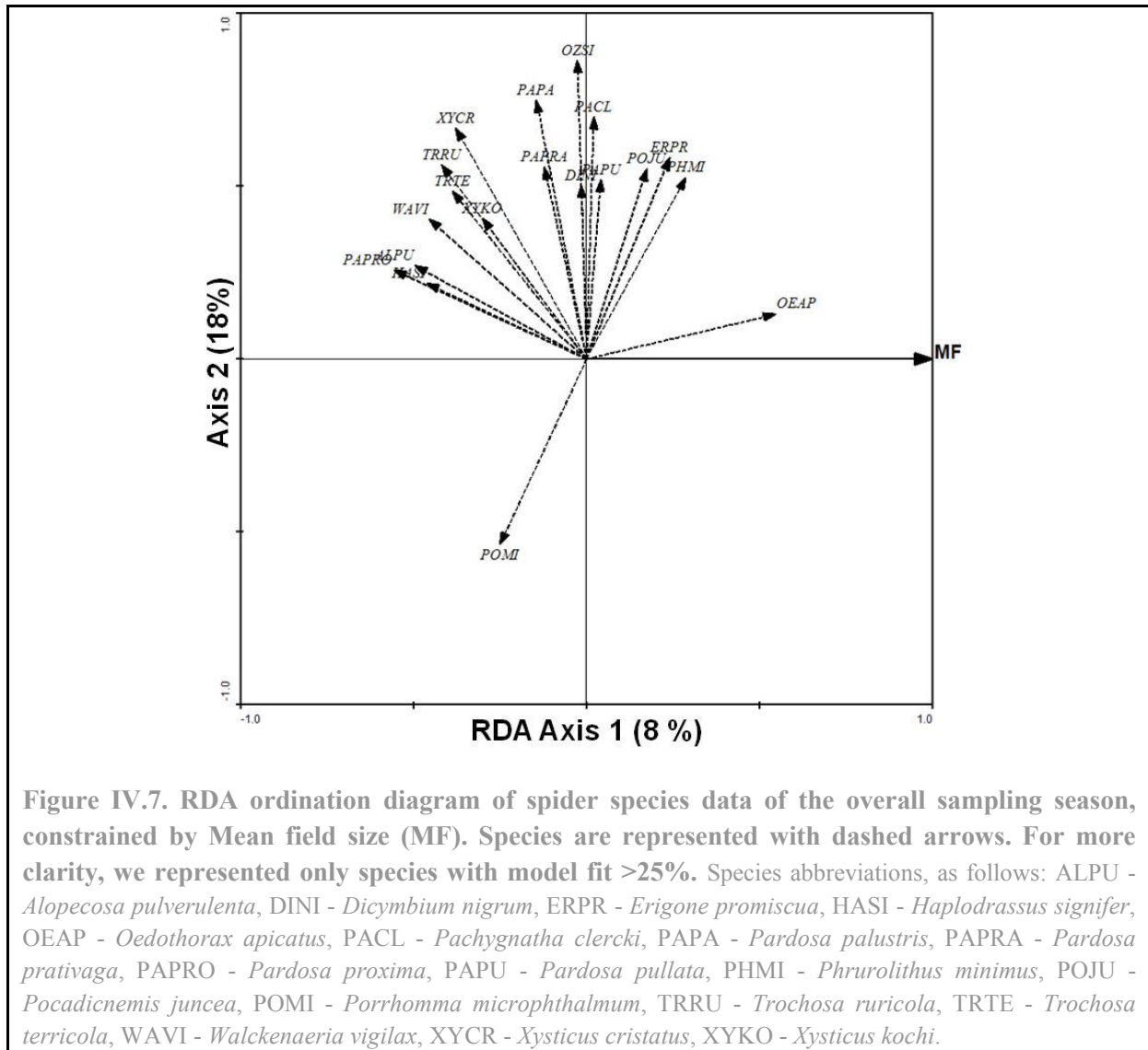


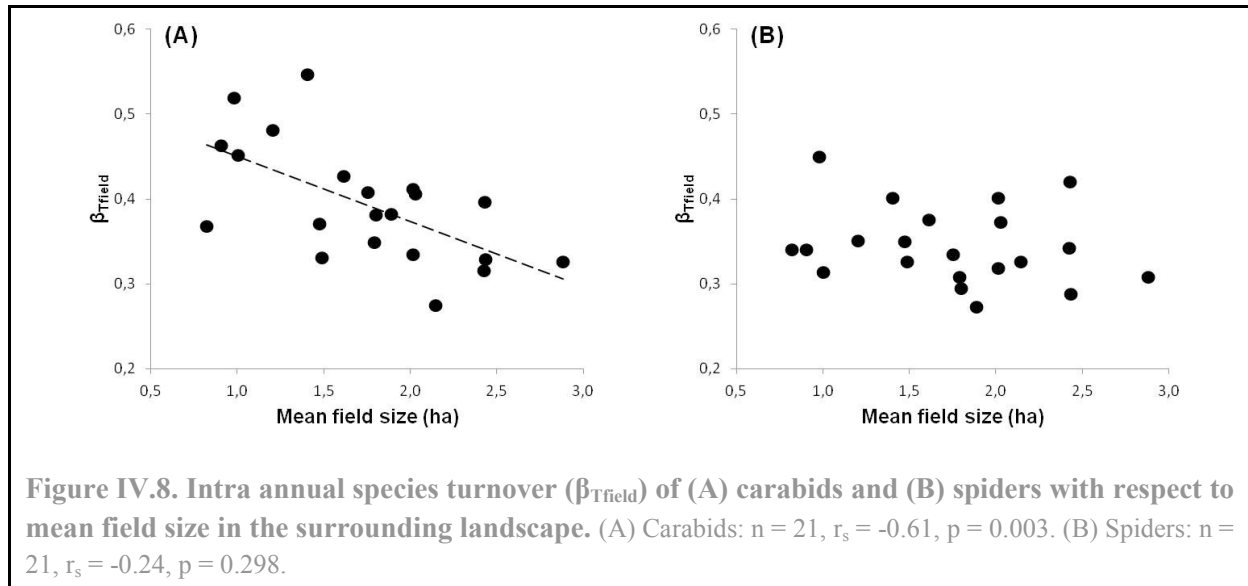
When considering the overall sampling season, we found significant negative correlations between MFS and species richness for both taxa (**Figure IV.6**). At the sampling period scale, the only significant, negative, correlations were found in period S6 for carabids ($r_s = -0.54$, $p = 0.011$) and periods S2 and S3 for spiders ($r_s = -0.59$, $p = 0.005$; $r_s = -0.56$, $p = 0.008$; respectively).



The relationships between MFS and carabid species composition were inconsistent from one sampling period to the next. MFS had a significant impact on spider species composition at the beginning of the sampling season (sampling periods S2, S3 and S4; RDA explained variation $> 8\%$ and $p < 0.05$). Certain species, such as *E. atra* or *Trochosa terricola*, were

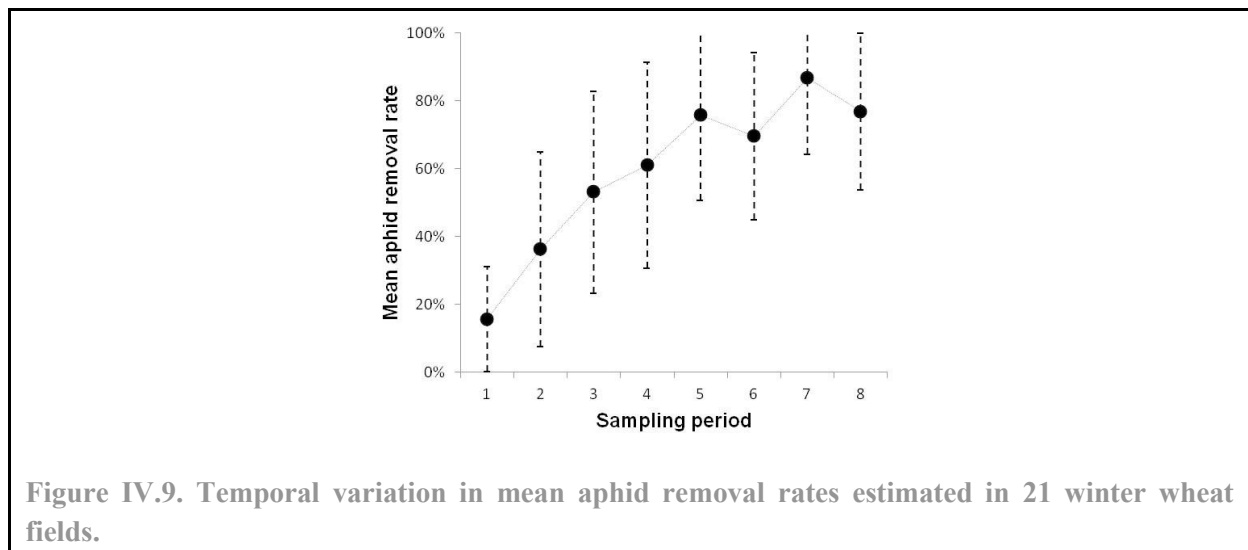
negatively affected by the average size of the fields; however, this effect disappeared from the month of May. Over the whole sampling season, MFS only significantly affected spider species composition (RDA explained variation = 8.0%, $p = 0.042$). Certain species, such as *Pardosa proxima* and *Alopecosa pulverulenta*, were more abundant in landscapes with smaller fields, unlike species, such as *Oedothorax apicatus* (Figure IV.7). In contrast, MFS only had a significant negative effect on changes in carabid species composition across the season (β_{Tfield}) (Figure IV.8).





3.2. Biological control potential

From March to June, 58% of the aphids placed over 24 hours in the wheat fields were removed (mean = 58% $\pm$ 16% SD). We observed an increase in predation rates as the season progressed (Cochran test $p < 0.001$) (Figure IV.9). We did not observe any effect of MFS on BCP.



4. Discussion

In this study, we found that landscape spatial structure, measured as mean crop field size, influenced generalist predator communities in cereal fields. As expected, this response was inconsistent across taxa, biodiversity measures and time.

The activity density of spiders was (negatively) correlated with mean field size only during the early part of the season (April). This result confirms the importance of non-crop habitats (e.g. woody field margins) as overwintering sites (Pfiffner and Luka, 2000), and demonstrates their role for the recolonisation of arable fields during spring (Öberg *et al.*, 2008). Shorter distances from edge to field may also facilitate spider colonisation (Östman *et al.*, 2001a). The strongest correlation between spider assemblage characteristics and landscape usually occur in spring (Schmidt and Tschardt, 2005; Öberg *et al.*, 2008). Two main processes may explain the disappearance of landscape effects later in the season. First, the dominant species in spider communities (*E. atra*, *E. dentipalpis*, *B. gracilis*) are highly mobile (Thomas *et al.*, 2003). Therefore, dispersion processes may quickly level out differences across landscapes. Second, most agrobiont linyphiids and lycosids evaluated in this study colonize fields during spring, where they begin reproduction early in the year (Thorbek *et al.*, 2004). Breeding, which is influenced by local factors rather than landscape variables (Thorbek *et al.*, 2003), may quickly become the main driver of spider activity density in crop fields. From our study, we could not reach conclusions about the effects of landscape structure later in summer; however, our results suggest the effect of mean field size on spider activity density is reversed. For example, during wheat harvest, we expect opposite movements from crops to semi-natural habitats, which become refuges for predators (Wissinger, 1997).

Mirroring the results obtained for spider activity density, our study showed significant correlations between mean field size and spider species richness and composition in April. Fewer species were detected in wheat fields in simple landscapes, probably due to the longer distances to favourable overwintering habitats. This result supports the hypothesis that larger species pools are sustained in complex landscapes (e.g. Schmidt *et al.*, 2005). However, the effect of landscape spatial structure on species richness and species composition disappeared later in May, which suggest as previously that dispersion processes may level out the differences between landscapes.

In contrast to our results on spiders, carabid activity density and species composition were not affected by landscape structure, contradicting published literature. We expected large forest species to be less frequent in simplified landscapes, rather than smaller species being more adapted to disturbance (Burel *et al.*, 2004; Aviron *et al.*, 2005). We also expected negative correlations between mean field size and carabid activity density early in the season

(e.g. Purtauf *et al.*, 2005b), and no relationships or positive relationships later in summer (Gardiner *et al.*, 2010; Al Hassan *et al.*, 2012). Indeed, spring breeders are supposed to be favoured by landscape complexity because they hibernate as adults in the surrounding non-crop habitats (Purtauf *et al.*, 2005b). The response of autumn breeders is expected to be more variable, because most individuals overwinter in the fields as larvae (Holland *et al.*, 2009), and because of the potential refuge and resource role of non-crop habitats in late summer. Our results confirmed that, unlike spiders, the species dominating carabid communities change throughout the year, with an increase in the abundance of autumn breeders (Holland *et al.*, 2009). However, these changes in species composition did not lead to contrasting responses to landscape structure across the season in our study area.

The lack of significant relationships between carabid communities and landscape might be due to our not selecting an appropriate landscape structure metric or optimal spatial scale (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). It would be interesting test different size of buffers in further studies (Schmidt *et al.*, 2008), and to analyse whether there is intra-annual variation in the spatial scale at which predator communities respond to landscape. However, factors other than landscape spatial structure may also be important drivers of ground beetle communities (see Holland & Luff 2000). In similar landscapes (Bertrand *et al.*, in press) we found that carabid activity density and species composition are mainly influenced by temporal heterogeneity of the crop mosaic. Landscape spatial structure of the sampling year had little effect compared to changes in crop diversity over a five-year period. In agricultural areas, landscapes temporal dynamics are rarely taken into account, even though predator and pest species communities might be strongly related to the history of the landscape (Marrec *et al.*, 2015; Schneider *et al.*, 2015).

Yet, we found that mean field size and carabid species richness were negatively correlated, as found for spiders. However, this relationship was mainly detected when considering the whole sampling season. The mechanisms leading to higher species richness seem to differ between the two studied taxa, which have quite different life history traits. Our results suggest that simple landscapes have lower species richness for carabid beetles because of a lower species turnover across the year. In fact, carabid communities tended to be more similar through time in simple compared to complex landscapes (Tscharntke *et al.*, 2007). As landscape did not affect species composition or species richness in any sampling period, small fields and increasing amounts of woody field margins may promote the adventitious presence of rare species, such as forest species and seed eaters, which tend to be encountered more frequently in dense hedgerow networks compared to agricultural fields (Burel *et al.*, 2004). Long-term sampling efforts have multiplied the potential for trapping these species and the chance to detect them in the assemblages (Tscharntke *et al.*, 2007).

These results demonstrate that temporal trends are an important component in the relationship between landscape and biodiversity. More specifically, the results obtained for

spiders in the current study support the importance of studying arthropod dynamics at fine temporal scales (Chaplin-Kramer *et al.*, 2013). As expected, the moment of the sampling season (April vs. June) or the selected time step (15 day sampling periods vs. the whole sampling season) influenced the detection and significance of landscape effects. The use of just broader temporal scales, such as cumulative annual values, may introduce a bias and mask potential effects that might be highlighted at a finer temporal resolution (such as week or month) (Chaplin-Kramer *et al.*, 2013). Short trapping periods may also miss effects that occur outside the trapping periods, as well as effects for which longer periods are possibly required to detect significance. However, the temporal scale (sampling period vs. sampling season) that reflects the effects of landscape structure, may vary with different parameters, including biodiversity measures (e.g. activity-density, species richness), taxon and, even, species. Therefore, annual-level sampling effort and analyses that incorporate different time steps may be necessary to assess how landscape affects natural enemy communities.

We hypothesized that landscape complexity indirectly enhance the biological control of pest during the early part of the season, through an increased activity density of generalist predators. This scenario is of great interest because previous studies have emphasised the importance of controlling pest numbers early in the season (Östman *et al.*, 2001a; Symondson *et al.*, 2002a). However, we found no significant relationship between landscape and predation rates; thus, landscape complexity did not enhance biological control potential regardless of the time of the sampling season or the time step considered. Increased generalist predator abundance with certain landscape features do not necessarily enhance biological control (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Structurally complex landscapes may simultaneously increase pest abundance, enhance prey diversity and, therefore, pest substitution, or lead to higher predator competition and intra-guild predation (Veres *et al.*, 2013). However, even though our experimental set-up using aphids allowed us to infer biological control potential, it did not reflect the actual process of predation in the fields. Further studies measuring pest population dynamics, plant damage and changes in crop yield are expected to enhance our understanding about the intra-annual influence of landscape spatial structure on biological pest control (Chaplin-Kramer *et al.*, 2013).

5. Conclusions

Our study shows that carabid and spider species richness in wheat fields benefit from small fields and greater quantities of field margins in the surrounding landscape, supporting the hypothesis that larger species pools are sustained in structurally complex landscapes. Our results also confirm the overwintering role of field margins for spiders. However, the moment of the sampling season (April vs. June) or the time step used in the analyses (15 days

sampling period vs. whole sampling season) influenced the detection and significance of the effects of landscape structure. Therefore, our study demonstrates the importance of seasonality in the relationship between landscape and biodiversity. As the appropriate time step for studying the effects of landscape structure appears to vary with biodiversity measures and taxa, annual-level sampling effort is advised when assessing how landscape pattern affect predator communities and the consequent biological control of pests.

Acknowledgements

C.B. received a Ph.D. scholarship from the French Ministry of Higher Education and Research (Université de Rennes 1). Funding for field work was provided by the Zone Atelier Armorique and the ERA-Net BiodiveERsA project FarmLand (ANR-11-EBID-0004). Special thanks to Léa Leclercq and Meichun Duan for help in the field, to Marie-Thérèse Querrien for providing the aphids and to Gérard Savary, Jean-Luc Roger, Cyril Courtial and Charlène Puzin for carabid and spider identification. Finally, we thank Dr. G. Schofield for English editing, and the farmers who allowed us to work on their fields.

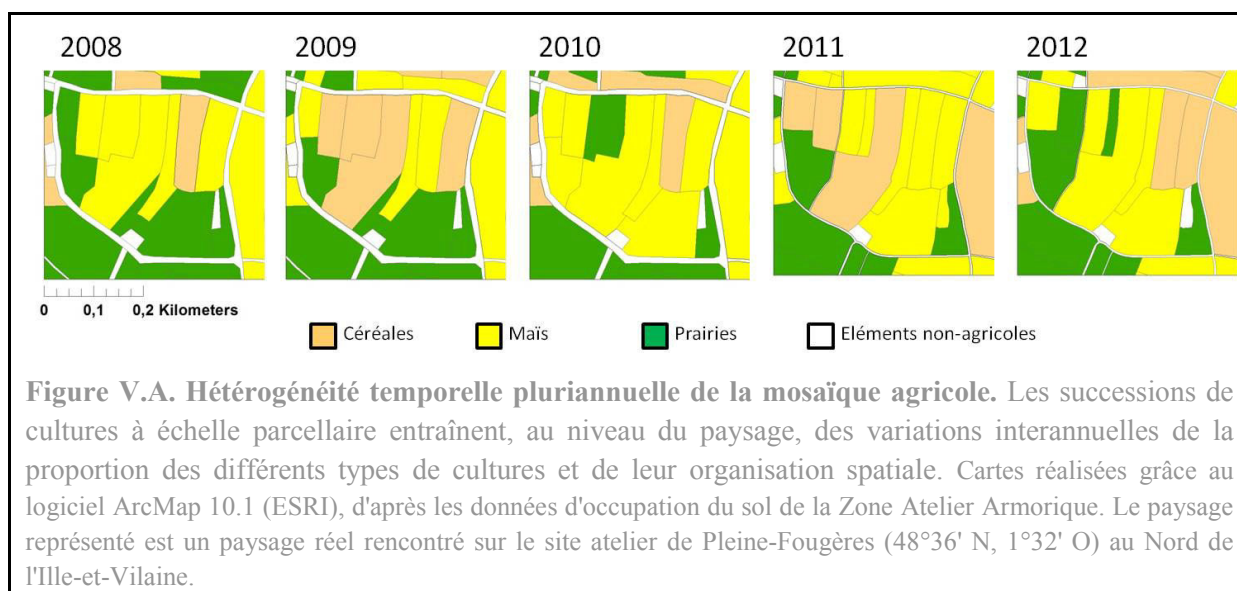
Chapitre V.

*Influence de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque
des cultures sur les auxiliaires généralistes et le
contrôle biologique des ravageurs*

Introduction au chapitre V : Objectifs et méthodologie

Objectifs

Au delà de l'hétérogénéité spatiale à laquelle nous nous sommes intéressés dans les chapitres précédents, la mosaïque agricole témoigne d'une forte hétérogénéité temporelle (**Figure V.A**). Celle-ci résulte des successions rapides de cultures et de pratiques agricoles, et est susceptible d'impacter les populations d'arthropodes présentes en milieu agricole (Vasseur *et al.*, 2013). Mais les études prenant en compte cette dimension temporelle sont rares (Uuemaa *et al.*, 2013), probablement car il est difficile d'avoir accès aux données nécessaires à la production de cartes d'occupation des sols sur plusieurs années consécutives.

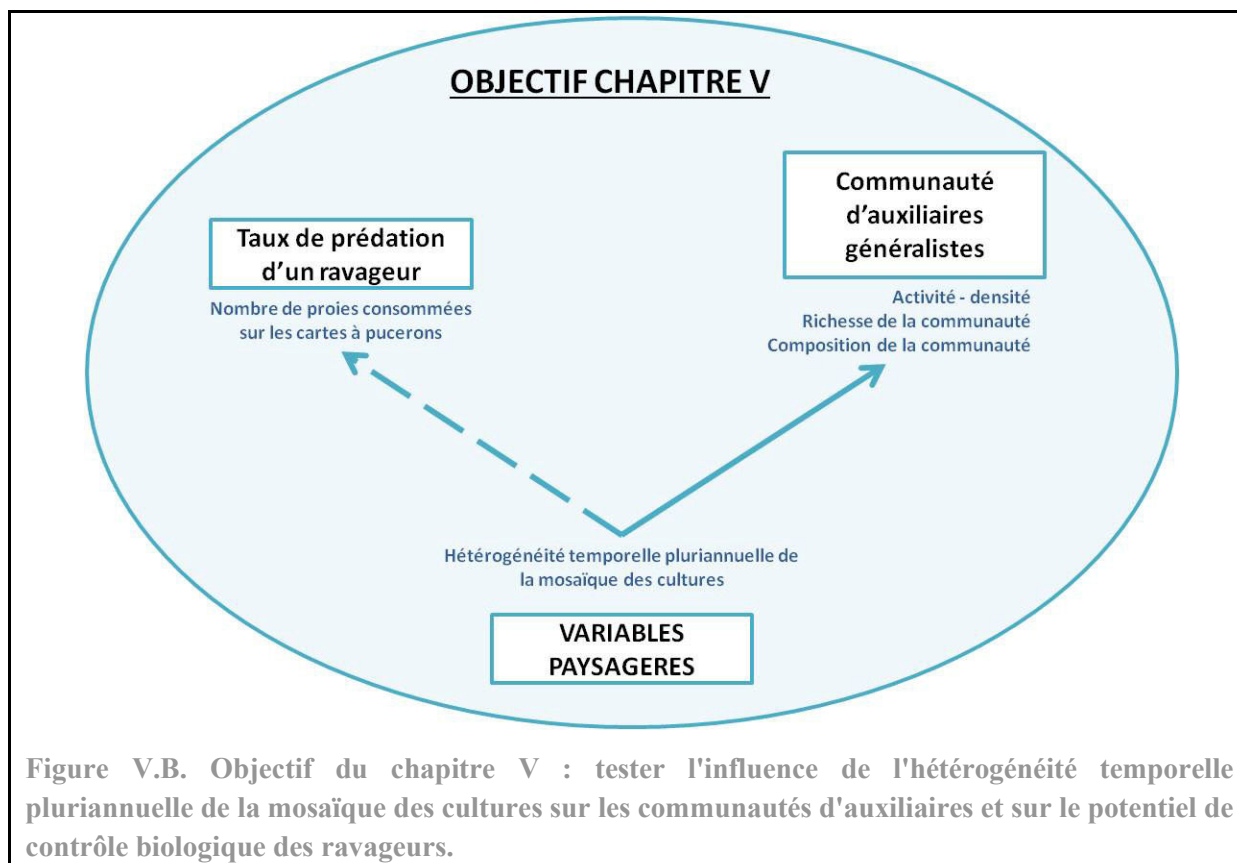


L'objectif de ce chapitre était donc de prendre en compte cette dimension temporelle souvent négligée en écologie du paysage, en étudiant l'effet de l'hétérogénéité temporelle pluriannuelle de la mosaïque des cultures sur les communautés de prédateurs généralistes (carabes et araignées) et sur le potentiel de contrôle biologique des ravageurs (**Figure V.B**).

Méthodologie - Choix des données

L'idée initiale était de travailler sur plusieurs régions, présentant des systèmes de culture différents pouvant conduire à des dynamiques spatio-temporelles contrastées. Les données récoltées dans le cadre du projet européen FarmLand (étude de terrain '*FarmLand 2013*,' voir **chapitre I**) pouvaient permettre de répondre à cet objectif, à condition de disposer de cartes d'occupation des sols des années précédant l'année d'échantillonnage (2013). Dans chacune

des régions FarmLand, un sous-échantillonnage des paysages - initialement sélectionnés le long d'un gradient d'hétérogénéité spatiale (**voir chapitre I section 2**) - pourrait permettre d'obtenir un nouvel ensemble de paysages distribués le long d'un gradient d'hétérogénéité temporelle.



Après synthèse des données disponibles, nous avons fait le choix de travailler sur les données récoltées en 2013 dans les régions 'Armorique', 'Coteaux de Gascogne', et 'Lleida' (**voir chapitre I Figure I.1**) :

- Pour la région 'Armorique', il était possible d'obtenir - par le biais du programme ISIS du CNES (www.isis-cnes.fr) et du projet GEOSUD (geosud.teledetection.fr) - des images satellites pour les années 2009 à 2013.
- Pour la région 'Coteaux', il était possible de récupérer - par le biais du CESBIO (Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphère) - des cartes de la région de 2006 à 2013.
- Pour la région 'Lleida', des données issues des déclarations PAC des agriculteurs (Politique Agricole Commune) - semblables aux données RPG françaises (Registre Parcellaire Graphique) mais à l'échelle de la parcelle - étaient disponibles pour les années 2008 à 2013.

Cependant, les cartes du CESBIO pour la région 'Coteaux' se sont vite avérées inutilisables. Les erreurs de classification d'une année sur l'autre étaient trop importantes, ce qui aurait fortement affecté le calcul de métriques d'hétérogénéité temporelle. Concernant les données issues des déclarations PAC pour la région 'Lleida', un gros travail de cartographie a permis d'aboutir à des cartes d'occupation du sol pour les années 2009 à 2013. Différentes métriques d'hétérogénéité temporelle ont ensuite été construites et calculées pour chacun des paysages échantillonnés. Mais le travail s'est arrêté là: la région étant dominée par des cultures pérennes telles que la vigne, les oliviers ou les amandiers, ainsi que par des monocultures de céréales, la grande majorité des paysages présentaient une hétérogénéité temporelle presque nulle. De plus, le nombre de carabes échantillonnés était très faible, ce qui limitait l'utilisation de ce jeu de données.

Méthodologie - Utilisation des données FarmLand Armorique 2013

Nous avons donc centré nos analyses sur les données de la région 'Armorique'. A partir d'images satellites SPOT et RapidEye (d'une résolution spatiale de 20 et 5 mètres respectivement) des cartes d'occupation du sol de 2009 à 2013 ont été réalisées avec l'aide de Julien Deniau (Ingénieur d'étude au SAD-Paysage en télédétection, SIG et analyse spatiale). Pour chaque parcelle de blé échantillonnée dans le cadre du projet européen FarmLand (**voir chapitre I section 2.2**), différentes métriques d'hétérogénéité temporelle ont été construites et calculées à différentes échelles spatiales. Ces métriques seront présentées dans la suite du chapitre. Notre objectif principal était de quantifier et tester la significativité des relations entre ces métriques d'hétérogénéité temporelle et les données biologiques recueillies sur le terrain (structure et composition des communautés de carabes et d'araignées ou potentiel de contrôle biologique mesuré grâce aux cartes à pucerons, **voir chapitre I section 3**).

La suite du chapitre concerne uniquement les relations entre l'hétérogénéité temporelle et les communautés de carabes. Ces résultats ont été présentés à la conférence jointe British Ecological Society/SFÉ en décembre 2014 à Lille (**voir Annexe VI**), et ont donné lieu à un article accepté dans la revue *Landscape Ecology*. Mais les résultats bruts des analyses statistiques concernant l'influence de l'hétérogénéité temporelle sur les communautés d'araignées et le potentiel de contrôle biologique sont disponibles en **Annexes V.1 et V.2**.

Résumé du chapitre V

L'hétérogénéité spatiale et temporelle de la mosaïque des cultures influence les coléoptères carabiques dans les paysages agricoles

Contexte. L'hétérogénéité spatio-temporelle des paysages est considérée comme un facteur majeur affectant la biodiversité. En contexte agricole, la composition et la configuration des parcelles cultivées ainsi que leur dynamique pluriannuelle doivent être prises en compte. Mais les éléments cultivés ont jusqu'à aujourd'hui été peu étudiés du fait de la dominance du paradigme habitat - matrice en écologie du paysage.

Objectifs. L'objectif principal de cette étude était d'étudier l'influence de l'hétérogénéité spatiale et temporelle pluriannuelle de la mosaïque des cultures sur les assemblages de coléoptères carabiques rencontrés en milieu agricole.

Méthodes. Les coléoptères carabiques ont été échantillonnés dans 40 parcelles de céréales situées à l'ouest de la France, et la richesse spécifique, l'abondance totale et l'abondance de groupes d'espèces présentant des capacités de dispersion différentes ont été mesurées. Pour chaque parcelle échantillonnée, différentes métriques caractérisant l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la mosaïque des cultures ont été calculées. Nous avons ensuite testé la significativité des relations entre ces mesures d'hétérogénéité et la structure ou composition des assemblages de carabes.

Résultats. Nos résultats ont montré que l'abondance des coléoptères carabiques était favorisée par l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures alentour. Cependant, toutes les espèces de carabes n'étaient pas influencées de la même façon par les métriques d'hétérogénéité spatiale et temporelle. Certaines espèces comme *Trechus quadristriatus*, présentant des capacités de dispersion importantes, étaient favorisées par l'hétérogénéité spatiale, tandis que des espèces moins mobiles telles que *Poecilus cupreus* étaient seulement favorisées par la dynamique temporelle des parcelles cultivées.

Conclusions. Nos résultats suggèrent que l'hétérogénéité spatiale, tout comme l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures, affectent la biodiversité des paysages agricoles - du moins les espèces qui utilisent les cultures au cours de leur cycle de développement ou qui se dispersent à travers les parcelles. Nous soulignons l'importance de prendre en compte cette composante de l'hétérogénéité des paysages dans les études en écologie qui concernent la biodiversité des paysages agricoles.

Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes

Colette Bertrand^{a,b}, Françoise Burel^b, Jacques Baudry^a

^a INRA, UR 0980, SAD-Paysage, F-35000 Rennes, France

^b CNRS, UMR 6553, ECOBIO, F-35000 Rennes, France

Corresponding author : Colette Bertrand, cbertrand689@gmail.com

Article sous presse dans la revue *Landscape Ecology* DOI: 10.1007/s10980-015-0259-4

Abstract

Context. Landscape spatio-temporal heterogeneity is regarded as an important driver of biodiversity. In agricultural landscapes, the composition and configuration of cultivated fields and their multi-year dynamics should be considered. But the habitat-matrix paradigm in landscape ecology has resulted in little consideration of cropped areas.

Objectives. The main objective of our study was to determine the influences of spatial and multi-year temporal heterogeneity of the crop mosaic on carabid beetle assemblages of agricultural landscapes.

Methods. Carabids were sampled in 40 cereal fields in western France, and their species richness, total abundance and abundance of species groups with different dispersal abilities were measured. For each sampling site, we computed different metrics that characterized crop mosaic spatial and temporal heterogeneity. We quantified relationships between carabid assemblages and heterogeneity metrics and tested their significance.

Results. Total carabid abundance increased with increase in temporal heterogeneity of the crop mosaic. However, all species were not influenced in the same way by spatial and temporal heterogeneity metrics. Some species with high dispersal power such as *Trechus quadristriatus* were more abundant in landscapes with high spatial heterogeneity, whereas the abundance of less mobile species such as *Poecilus cupreus* were only positively influenced by temporal crop dynamics.

Conclusions. Our results suggest that both the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic affects farmland biodiversity, at least for species that use crops during their life cycle or disperse through fields. We highlight the importance of taking this heterogeneity into account in further ecological studies on biodiversity in agricultural landscapes.

Keywords. Agroecology; Biodiversity; Dispersal abilities; Ground beetles; Landscape agronomy; Landscape heterogeneity.

1. Introduction

Agricultural landscapes with significant areas of semi-natural habitats are able to support higher biodiversity, which can help maintain ecosystem services (Ricketts *et al.*, 2008; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). The loss of semi-natural elements, which resulted from agricultural intensification, has been widely studied and is considered as one of the main factors for the loss of biodiversity in agricultural areas (Firbank *et al.*, 2008). In addition to decrease in semi-natural areas, enlarged farmland size, decreased number of crop types, and simplified and shortened crop successions are all potential contributors for the loss of biodiversity in intensified agricultural systems (Matson *et al.*, 1997; Benton *et al.*, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005). Despite the fact that croplands occupy 40% of the earth land surface (Foley, 2005), the effects of these changes in agricultural landscapes are often disregarded (Fahrig *et al.*, 2011). The habitat-matrix paradigm in landscape ecology has resulted in little consideration of these anthropogenic elements. The cultivated mosaic, which is defined as all of the agricultural parcels (annual and perennial crops) that constitute a landscape, does, however, have the potential for high biodiversity (Pimentel *et al.*, 1992). Therefore, more concerns should be given to the role of crop mosaics in biodiversity conservation.

Vasseur *et al.* (2013) highlighted two aspects of the heterogeneity of the crop mosaic: (1) spatial heterogeneity, which results from the diversity of crops and their spatial organization in the landscape at a given time, and (2) temporal heterogeneity, which results from the succession of different crops on a field. Temporal heterogeneity can lead to annual variation in the proportion and spatial layout of crop types in the landscape. These two components of heterogeneity may be related to biodiversity and ecosystem services, and could be considered when developing policies and guidelines for promoting biodiversity in agricultural environments (Benton *et al.*, 2003; Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig *et al.*, 2015). The few studies that have addressed the effects of crop mosaic's heterogeneity on biodiversity primarily considered spatial heterogeneity, which is often defined by two metrics: crop diversity, a measure of compositional heterogeneity, and mean crop field size or edge density, measures of configurational heterogeneity (Östman *et al.*, 2001a; Östman *et al.*, 2001b; Billeter *et al.*, 2008; Palmu *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015). These two components of spatial heterogeneity can affect carabid diversity (Billeter *et al.*, 2008; Palmu *et al.*, 2014), carabid fitness and biological control of aphids (Östman *et al.*, 2001a; Östman *et al.*, 2001b). In a recent study, Fahrig *et al.* (2015) find that a positive effect of configurational heterogeneity seems to be consistent among taxa and biodiversity measures.

Conversely, studies on the effects of temporal heterogeneity in agricultural areas are scarce (see Uuemaa *et al.*, 2013), perhaps because it is difficult to access land-use data needed to produce land-use maps for several years. Many studies that referred to time focused on

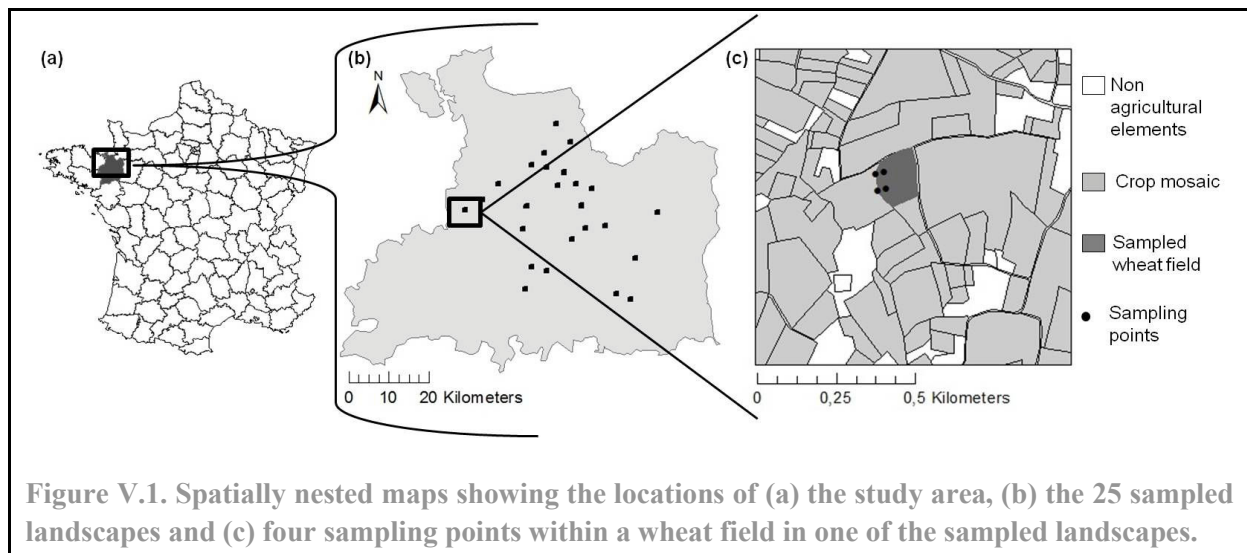
long-term land-use changes (Burel, 1992; Petit and Burel, 1998), mostly by replacing the temporal gradient with a spatial gradient (Burel *et al.*, 2004; Purtauf *et al.*, 2004). But the history of the landscape, including the changes over short periods due to the functioning of crop systems, is rarely taken into account. Disturbance history of the landscape may act as an ecological filter of the species pool, and can affect the local species assemblages observed on a field at a given time (de Blois *et al.*, 2001; Saint-Germain *et al.*, 2005). Some studies have nevertheless considered the impact of crop successions at the field level, as in Marrec *et al.* (2015) where post-overwintering emergences of *Brachinus sclopeta* (Coleoptera Carabidae) mainly occurred in the margins of fields sown with oilseed rape the previous year. At the landscape scale, temporal heterogeneity of the crop mosaic has mainly been assessed by changes in the proportions of specific crop types over time (Thies *et al.*, 2008; Le Féon *et al.*, 2013). However, few studies have accounted for the whole crop mosaic at a landscape scale and the effects of the multi-year temporal heterogeneity of crop mosaics on biodiversity are still mainly unknown.

The main objective of our study was to understand the influences of both the spatial and multi-year temporal heterogeneity of the crop mosaic on carabid beetle assemblages captured in crop fields. Carabid beetles are an important component of the total biodiversity of crops and semi-natural elements (Lovei and Sunderland, 1996) and are widely used in the assessment of biodiversity in agricultural landscapes. Their distribution is relatively well known, as well as the local and landscape drivers of their communities (Kromp, 1999). They were chosen as a biological model because they are sensitive to habitat changes and landscape transformations (Rainio and Niemelä, 2003). We investigated how carabid assemblages within cereal fields in western France were influenced by both spatial and temporal heterogeneity of surrounding cropped areas. We focused on three main hypotheses. (1) Agricultural landscapes with more spatially heterogeneous croplands have higher species richness than less heterogeneous landscapes. A higher diversity of crop types should provide resources for more species of carabids and greater crop complexity should benefit species that use more than one crop type through landscape complementation (Dunning *et al.*, 1992; Fahrig *et al.*, 2011). (2) Temporal heterogeneity of crops benefits species that are commonly found in agricultural landscapes and are adapted to open, dynamic environments. This could result in an increase in total carabid abundance, but may have a negative impact on the evenness of the community. (3) The influence of spatial and temporal heterogeneity differs among groups of species with different life history traits (Ribera *et al.*, 2001; Purtauf *et al.*, 2005a; Dufлот *et al.*, 2014), particularly among species with different mobility capacity, which is highly dependent on the ability to fly. According to the habitat templet theory (Southwood, 1977; Townsend and Hildrew, 1994), species with low flight abilities would be less abundant in highly dynamic landscapes due to their vulnerability to temporal variation in the distribution of suitable habitats (see also Wissinger, 1997).

2. Material and methods

2.1. Study site

Our study took place in the northern part of Ille-et-Vilaine in Brittany, western France (Zone Atelier Armorique, European Long Term Ecosystem Research Network, 48° 36' N, 1° 32' W) (**Figure V.1a**). This region is characterized by an oceanic climate and a fragmented field structure with small fields (average field size of 1.3 ha) and an important hedgerow network ("bocage"). The area is dominated by mixed farming with a specialization in dairy production; the dominant crops are grassland, winter cereals and maize. In our study area, long term (over 20 years) and temporary grasslands (3-5 years) are similar in terms of management and plant and carabid communities (Duflot *et al.*, 2015); they represent almost 50% of the cultivated area. Cereals (mainly wheat and barley) are mostly sown in autumn and harvested in July, while maize is sown in spring and harvested in October as maize silage. Low crop diversity has resulted in simplified rotations, and temporal fluctuations in the proportion of the main crops are usually quite simple: at the landscape scale, the proportion of grasslands generally remains constant whereas the proportions of cereals and maize fluctuate from one year to the next (see Vasseur *et al.*, 2013).



2.2 Sampling design and data collection

We selected landscapes based on a land cover map of the main crops in the study area (cereals, maize, grassland and oilseed rape), which was derived from 2010 multispectral satellite images (Landsat and RapidEye, spatial resolution of 30 and 5 m, respectively); details

of the landscape selection method can be found in Pasher *et al.* (2013) and in Fahrig *et al.* (2015). We selected twenty five 1 by 1 km landscapes (**Figure V.1b**) from the results of a moving window analysis along independent gradients of crop diversity and mean crop field size. Crop diversity measured using the Shannon diversity index ranged from 0.60 to 1.44 and mean crop field size ranged from 1.02 to 3.59 ha; the Spearman correlation coefficient between these two heterogeneity variables was -0.018. The temporal heterogeneity of the crop mosaic was not taken into account in the landscape selection process, but was determined later (see **section 2.3**). Agricultural cover varied between 78% and 92% for each landscape (mean = $85.1 \pm 3.3\%$ SD, min = 78.7%, max = 91.6%) as we wished to limit the range of variation in the amount of semi-natural area. The distance between two landscapes was at least 3.5 km to ensure their spatial independence.

We selected one or two winter wheat fields from each landscape for a total of 40 sampled fields. We established four sampling points in each wheat field: two 50 cm inside the field and 50 m apart from each other, and two 25 m inside the field and parallel to the first two points (**Figure V.1c**) (similar to Fahrig *et al.*, 2015). To avoid bias due to the potential influence of non-agricultural elements, each point was at least 50 m apart from non-agricultural land use such as forest and built area. For each field, the adjacent habitat to the field side with the sampling points consisted of a hedgerow.

We sampled carabid beetles using pitfall traps (diameter: 9.5 cm, volume: 470 ml) that were half-filled with a solution of water, salt and a small amount of soap to reduce surface tension. Traps were left open for four days twice during the summer with at least one month between surveys (Fahrig *et al.*, 2015). The sampling periods extended from May 16th to June 10th and from June 13th to July 8th in 2013. The sampled fields were balanced between trapping weeks regarding to their heterogeneity features, to avoid for confounding effects between landscape heterogeneity and species phenology. All individuals were identified to species (based on the Fauna Europaea nomenclature, determination key for species living in northwestern France; Roger *et al.*, 2013). Flight abilities were estimated from the literature. We used two classes of dispersal, poor and good dispersers, based on the classification from Hendrickx *et al.* (2009), which takes into account wing development, flight musculature and flight observations (**Table V.1**). Carabid data of different traps and sampling periods were pooled at the field level. We determined carabid abundance as the number of captured individuals per field and species richness as the number of recorded species per field. We quantified evenness of the species assemblage using Pielou's evenness index.

Table V.1. Carabid species dispersal classes based on the classification from Hendrickx et al. (2009).

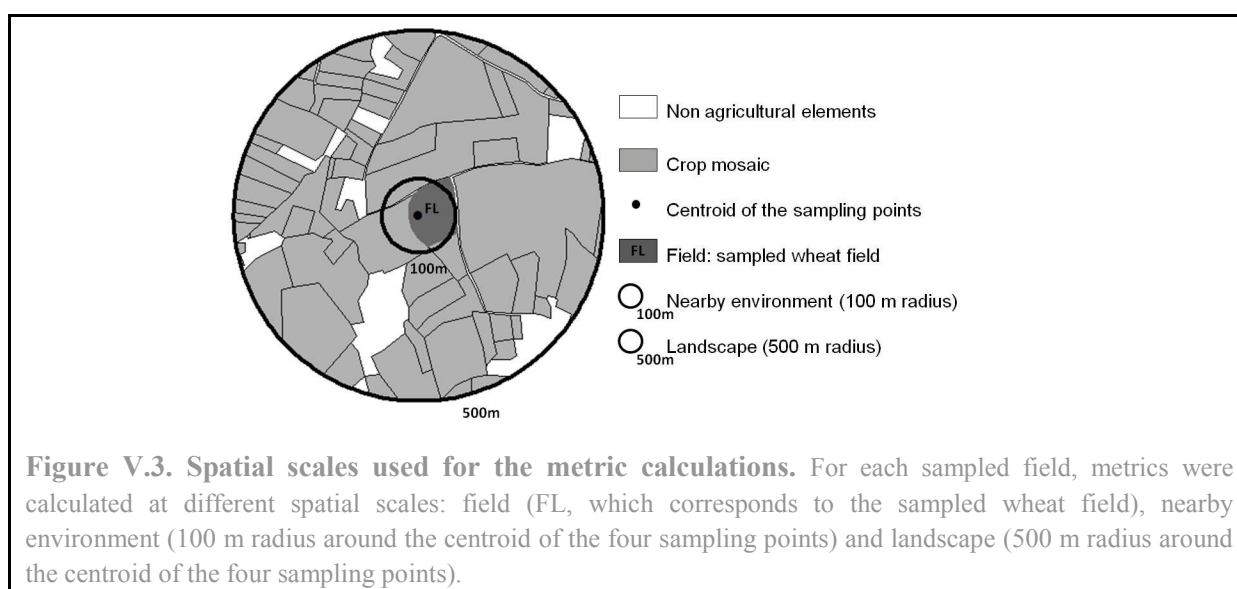
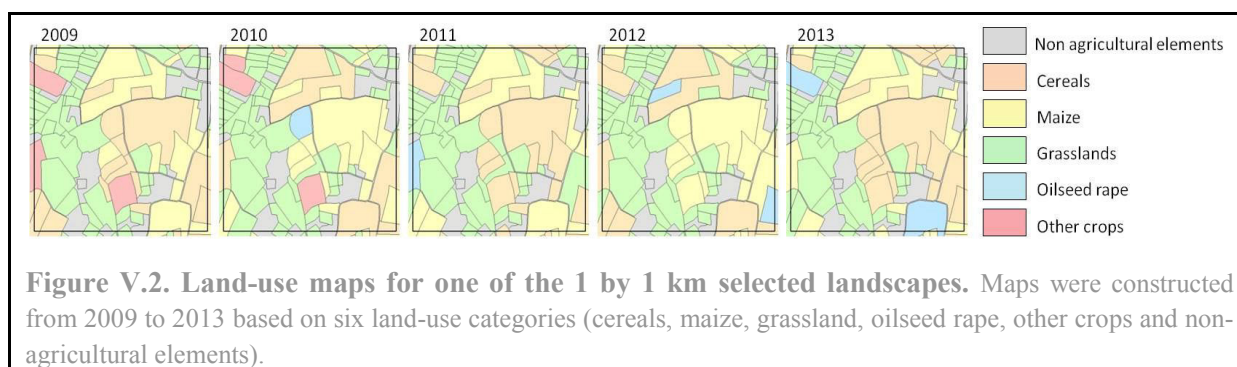
Dispersal classes used in this study	Dispersal classes as established by Hendrickx et al. (2009)	Class properties as defined by Hendrickx et al. (2009)
Poor dispersers	Class 1 and Class 2	Cursorial dispersers (brachypterous species + dimorphic and macropterous species with partially developed wings or absence of functional flight musculature); and wing dimorphic and polymorphic species for which less than 10% of the investigated individuals exhibit functional wings and/or functional flight musculature
Good dispersers	Class 3 and Class 4	Dimorphic and polymorphic species for which flight records based on visual observations and window trap captures have been reported; and constant macropterous species with functional flight musculature and for which flight records are frequently reported

2.3 Characterization of the spatial and temporal heterogeneity of the cultivated area

We constructed annual land-use maps from 2009 to 2013 using multispectral satellite images (SPOT and RapidEye, spatial resolution of 20 and 5 m, respectively) (**Figure V.2**). A five-year period was considered as it represents the average length of a complete crop rotation in the study area (Thenail *et al.*, 2009). For each year, we classified land use using ENVI 4.7 software (ITT Visual Information Solutions 2009) into six categories: cereals, maize, grassland, oilseed rape, other crops and non-agricultural elements. We manually validated the results with data from the Registre Parcellaire Graphique (RPG), which provides information on crop types for farms receiving subsidies from the Common Agricultural Policy of the European Union, and with photo interpretation using ArcGIS 10.1 (ESRI). We completed the validation with ground surveys in July 2013 to check field boundaries and non-agricultural elements.

We used two final maps: (1) a landscape cover map for 2013 for assessing the spatial heterogeneity of the crop mosaic in 2013 and (2) a map of fields crop succession from 2009 to 2013 for assessing the temporal heterogeneity of the crop mosaic over the five year period. For each of the 40 sampled fields, we calculated six spatial and temporal heterogeneity metrics, each at two or three spatial scales: field (FL, the sampled wheat field), 100 m buffers (nearby environment) and 500 m buffers (landscape) using ArcGIS 10.1 (ESRI) (**Figure V.3**). We therefore tested a total of fifteen metrics (**Table V.2**). We characterized the spatial heterogeneity of the crop mosaic of the sampling year 2013 using the metrics ‘Crop diversity’

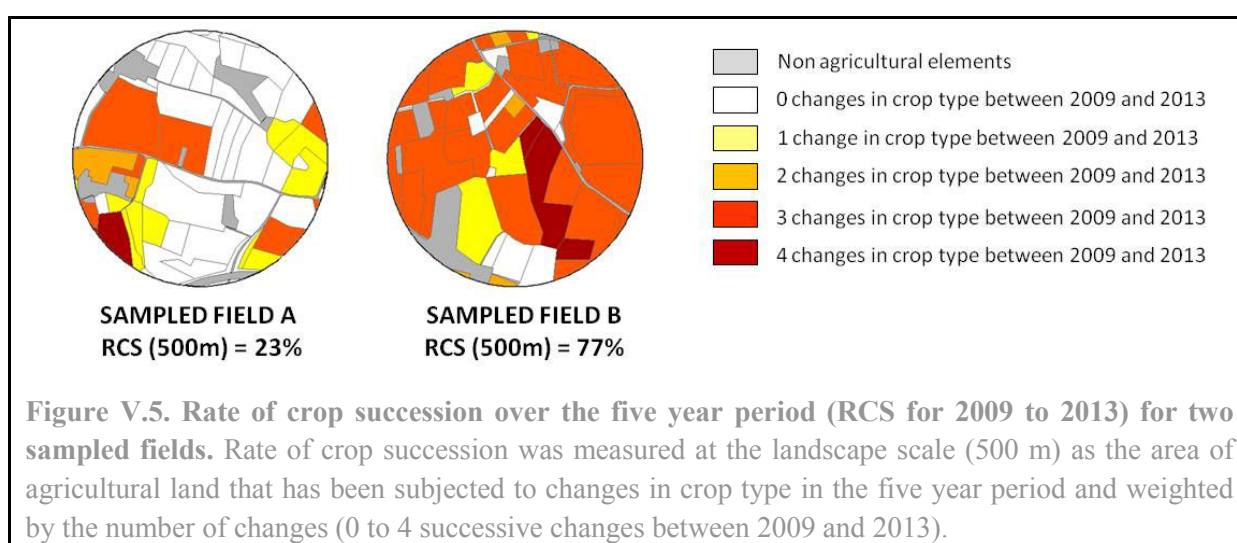
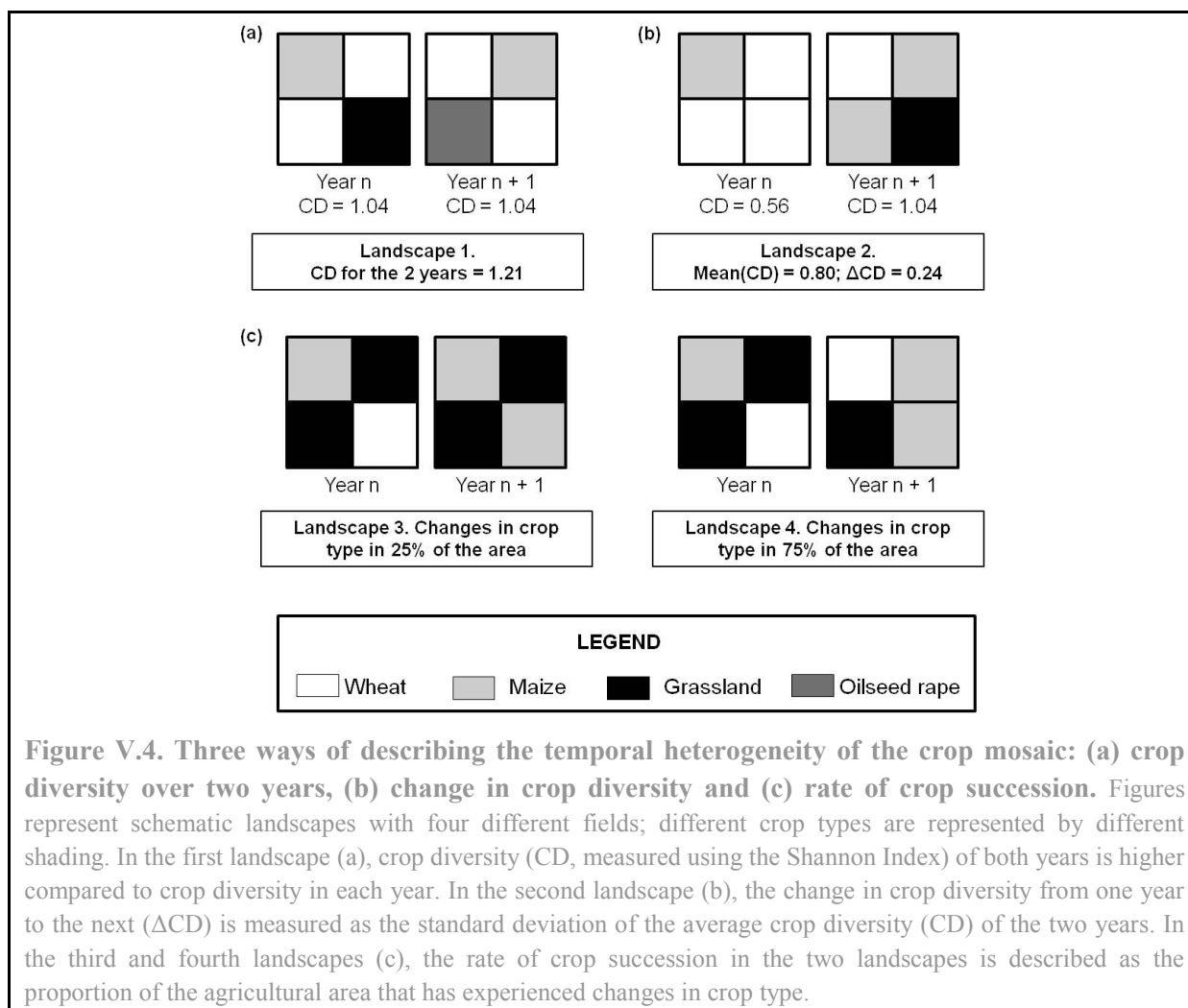
(Shannon index) and 'Mean field size' to represent crop composition and field pattern complexity, respectively (Fahrig *et al.*, 2011) (Table V.2).



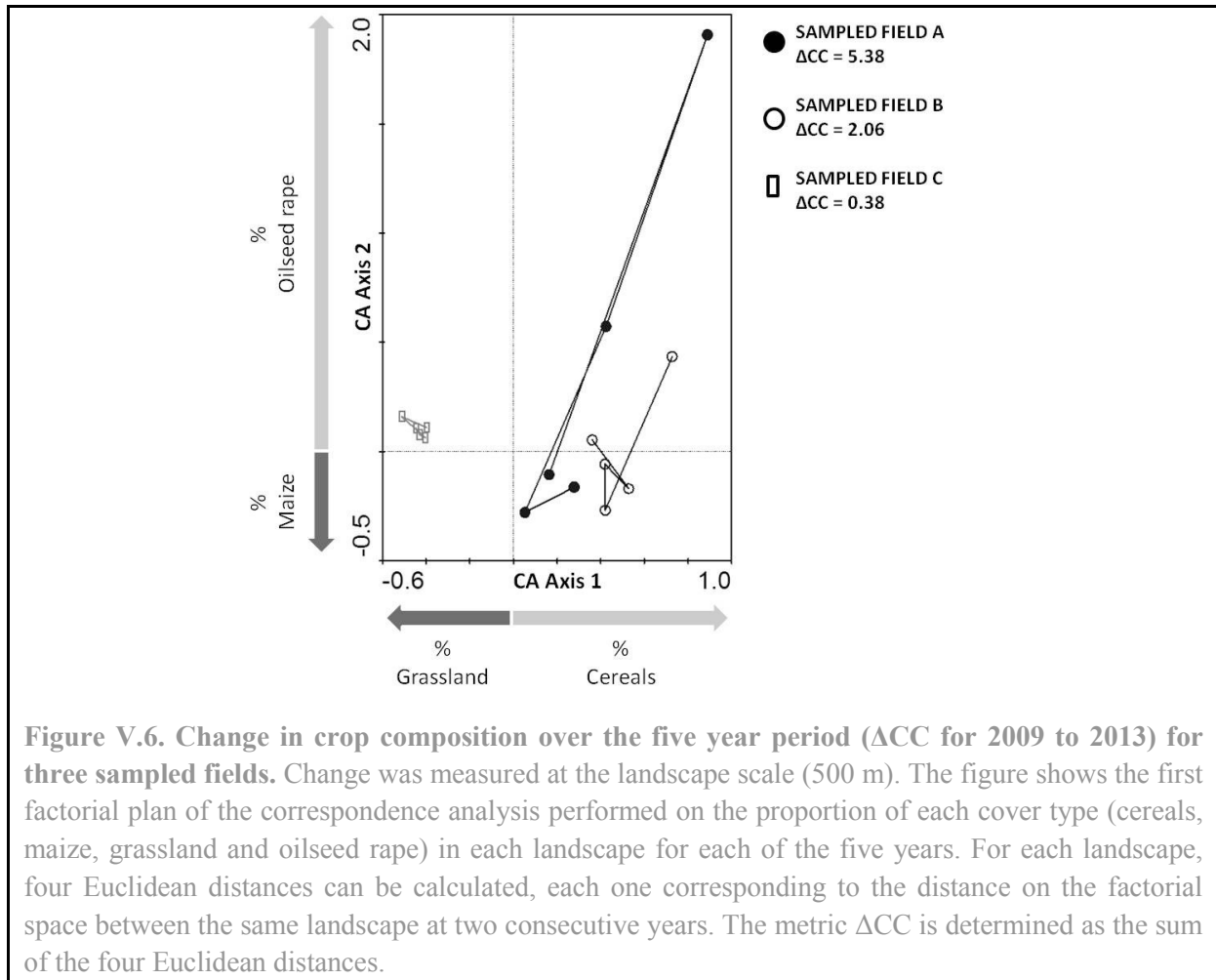
We described the temporal heterogeneity of the crop mosaic over the five-year period using four metrics (Table V.2). 1) Crop diversity across the five year period ('Five year crop diversity') was measured using the Shannon index. This metric reflected the fact that crop diversity across several years can be higher than crop diversity in a single year (Figure V.4a). 2) The metric 'Change in crop diversity' from one year to another was determined as the standard deviation of the average Shannon Index for the five years. The variability in crop diversity is due to the variation in the proportion of the main crop types in the landscape (cereals, maize, grassland and oilseed rape) (Figure V.4b). 3) We used the frequency of the changes in crop types over the five year period to measure the metric 'Rate of crop succession'. In each field, the same crop can be maintained or there may be one to four changes in crop type, which can lead to a more or less important spatio-temporal mosaic dynamic (Figure V.4c ; Figure V.5).

Table V.2. Description of the metrics and scales used for assessing the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic. See Figure V.3. for an explanation of the scales.

Acronym	Metric	Description	Scales
Spatial heterogeneity	CD	Crop diversity	100, 500 m
	MF	Mean field size (ha)	Field, 100, 500 m
Temporal heterogeneity	CD5y	Five year crop diversity	Field, 100, 500 m
	Δ CD	Change in crop diversity	100, 500 m
	RCS	Rate of crop succession (%)	Field, 100, 500 m
	Δ CC	Change in crop composition	100, 500m



4) The metric 'Change in crop composition' was determined over the five year period (Vasseur *et al.*, 2013); the compositional changes result from the year-to-year fluctuation in the relative area of cereals, maize and grassland, and from the introduction in crop successions of new crops such as oilseed rape (Figure V.6).



2.4 Statistical analyses

We conducted statistical analyses using R 2.14.1 (R Development Core Team, 2011). We first tested correlations between the fifteen heterogeneity metrics using Spearman coefficients (Table V.3). Nonparametric statistical methods were used because data were not normally distributed. Most correlation coefficients were <0.7 , which suggests that the different spatial and temporal heterogeneity metrics were generally not highly redundant (according to Dancey and Reidy (2004) categorization). To assess the existence of confounding variables, we also examined correlations with additional landscape descriptors: the proportion of semi-natural elements in the landscape, the proportions in the landscape of the main crops present in the

study area (cereal, maize, grassland and oilseed rape) and changes in the area occupied by these crops over the five year period (**Table V.4**).

We conducted statistical analyses to test the influence of the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on the structure of carabid beetle assemblages in two steps. To simplify the number of models tested, the first step was to identify the explanatory variables most related to carabid abundance, evenness and species richness. As there were fifteen explanatory variables (**Table V.2**), there were more than 32 700 possible models for each dependent variable. We therefore computed conditional random forests with the R party package 1.0-6 (Hothorn, 2006; Strobl *et al.*, 2007; Strobl *et al.*, 2008). This method has already been used in ecology to distinguish relevant from irrelevant variables in variable selection approaches (Puech *et al.*, 2014). It allowed us to examine the contribution of each predictor by providing a measure of 'variable importance' (Strobl *et al.*, 2008; Strobl *et al.*, 2009b) and thus select the most relevant variables to be considered in linear models. We fixed the number of trees as 2000 and the number of input variables randomly sampled as candidates at each node as the square root of the total number of variables (often suggested as a default value in the literature; see Strobl *et al.*, 2009b). We performed conditional computation of variable importance to adjust for correlations between predictors and the stability of the results was verified checking that the same ranking was achieved with different random seeds. Variables were considered as informative and relevant when their conditional importance score was above the absolute value of the lowest negative-scoring variable (Strobl *et al.*, 2009b).

The second step was to quantify and to test the significance of the impacts of the important variables (pre-selected with conditional random forests) on carabid beetle assemblages using generalized linear mixed models. When two of the selected variables were highly correlated (Spearman's rank correlation coefficient >0.7 ; Dancey and Reidy, 2004) (**Table V.3**), we only introduced the most important one (according to the random forests results) into the models. Three generalized linear mixed models were performed at the field level on carabid abundance, evenness and species richness. The abundance model was fitted with the Poisson distribution using the R lme4 package 0.999999-0 (Bates *et al.*, 2012), whereas species richness and evenness models were fitted with the normal distribution using the R nlme package 3.1-108 (Pinheiro *et al.*, 2013). For each model, a landscape random effect was specified to take into account spatial autocorrelation between two cereal fields in the same landscape. For the abundance model fitted with Poisson distribution, the field was added as a second nested random effect to account for overdispersion (Lee and Nelder, 2000). For each of the three models, a multimodel inference procedure was applied using the R MuMIn 1.9.0 package (Burnham, 2004; Barton, 2013). This method allowed us to perform model selection by (1) creating a set of models with all possible combinations of the initial variables, (2) sorting them according to the Akaike Information Criterion (AIC) and (3) giving us the

relative importance of each variable, which measures the frequency of the variable within the set of models weighted by the models' respective statistical supports. We used multimodel averaging to account for model selection uncertainty and to obtain robust parameter estimates. We did averaging on the top-model set with $\Delta AIC < 2$ (Burnham, 2004). To test whether species respond differently to landscape spatial and temporal heterogeneity based on their dispersal abilities, the same two steps procedure was applied to two other response variables: the abundance of poorly dispersing carabids and the abundance of well dispersing carabids.

We finally carried out ordination methods using CANOCO 4.53 (Biometris - Plant Research International) to assess the influence of the fifteen heterogeneity metrics on carabid beetle species composition. We excluded from the analyses species with just one single occurrence, and abundance data were log-transformed. Given the results of a detrended correspondence analysis (DCA, longest gradient < 3), linear methods were employed (Lepš and Šmilauer, 2003). We first performed a principal components analysis (PCA) to visualize for species composition variations between fields. A passive projection of the spatial and temporal heterogeneity metrics allowed us to assess the potential relationships between some species and these metrics. We then applied redundancy analysis (RDA) and partial RDA to formally identify the main spatial and temporal heterogeneity metrics having an effect on carabid species composition (see Jeanneret *et al.*, 2003). The significance of each metric was first tested separately using a Monte Carlo permutation test (500 permutations under reduced model). Only metrics significant at $p < 0.05$ were included in the models. We performed an RDA with the whole set of significant metrics, followed by a partial RDA to achieve partitioning of variance: the variation explained by one set of metrics (spatial or temporal heterogeneity metrics, respectively), as well as its significance (Monte Carlo permutation test), was given after eliminating the variation due to the other set of metrics, used as covariable.

Table V.3. Spearman correlation coefficients^a between the fifteen metrics of spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic. See Table V.2 for abbreviations of the variables.

	CD5y (FL)	RCS (FL)	MF (FL)	CD5y (100m)	RCS (100m)	ΔCD (100m)	ΔCC (100m)	CD (100m)	MF (100m)	CD5y (500m)	RCS (500m)	ΔCD (500m)	ΔCC (500m)	CD (500m)
CD5y (FL)	1.00													
RCS (FL)	0.49	1.00												
MF (FL)	0.00	0.01	1.00											
CD5y (100m)	0.53	0.42	-0.15	1.00										
RCS (100m)	0.36	0.79	0.12	0.21	1.00									
ΔCD (100m)	0.11	-0.05	-0.05	-0.43	0.02	1.00								
ΔCC (100m)	0.30	0.51	0.17	0.42	0.54	0.04	1.00							
CD (100m)	0.08	0.27	-0.39	0.47	-0.05	-0.37	-0.02	1.00						
MF (100m)	-0.15	-0.04	0.48	-0.35	0.28	0.20	0.17	-0.46	1.00					
CD5y (500m)	-0.02	0.00	-0.01	0.07	0.09	-0.04	0.29	-0.06	0.12	1.00				
RCS (500m)	0.00	0.07	0.06	-0.15	0.43	0.04	0.21	-0.28	0.35	0.72	1.00			
ΔCD (500m)	0.16	-0.35	0.20	-0.07	-0.28	0.22	0.06	-0.17	0.16	0.06	-0.07	1.00		
ΔCC (500m)	0.07	-0.22	0.04	-0.04	-0.13	0.16	0.25	-0.16	-0.04	0.54	0.36	0.56	1.00	
CD (500m)	-0.03	-0.02	-0.16	0.08	0.05	-0.04	0.17	0.03	-0.04	0.78	0.55	0.02	0.32	1.00
MF (500m)	0.00	-0.13	0.50	-0.28	0.22	0.05	0.07	-0.43	0.71	0.11	0.43	0.19	0.15	0.01

^a Spearman correlations of < 0.5, 0.5 - 0.7, > 0.7 are considered weak, moderate and strong, respectively; strong correlations are highlighted in bold italics.

Table V.4. Spearman correlation coefficients^a between metrics of spatial and temporal heterogeneity at the landscape scale (500 m) and other landscape descriptors. See Table V.2 for abbreviations of variables. Other landscape descriptors include the proportion of semi-natural area (PSN), the proportion of each crop type in the sampling year 2013 (PW, PM, PG and PO for wheat, maize, grassland and oilseed rape, respectively), the proportion of each crop type for all years between 2009 and 2013 (PW5y, PM5y, PG5y and PO5y for wheat, maize, grassland and oilseed rape, respectively) and the changes in the proportion of each crop type over the five year period (Δ PW, Δ PM, Δ PG, Δ PO for the standard deviation of the proportions of wheat, maize, grassland and oilseed rape, respectively).

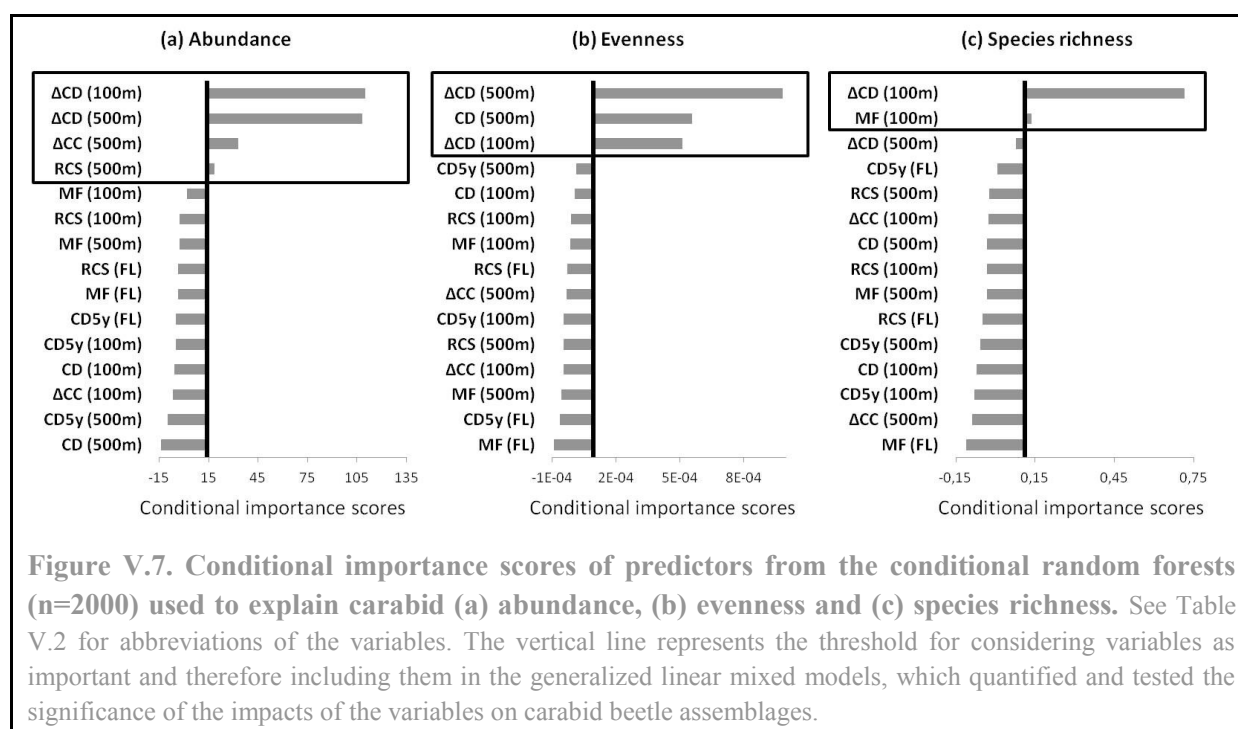
	CD (500m)	MF (500m)	CD5y (500m)	RCS (500m)	ΔCD (500m)	ΔCC (500m)
PSN (500m)	0.09	-0.07	-0.08	-0.06	-0.43	-0.50
PW (500m)	0.56	0.39	0.64	0.67	0.11	0.27
PM (500m)	0.27	-0.07	0.28	0.34	-0.40	-0.12
PG (500m)	-0.72	-0.30	-0.79	-0.78	-0.01	-0.28
PO (500m)	0.72	-0.03	0.53	0.28	0.23	0.37
PW5y (500m)	0.59	0.38	0.86	0.81	0.06	0.44
PM5y (500m)	0.30	0.09	0.39	0.60	-0.24	0.02
PG5y (500m)	-0.64	-0.32	-0.88	-0.87	0.03	-0.37
PO5y (500m)	0.68	-0.13	0.81	0.47	0.01	0.56
Δ PW (500m)	0.14	0.17	0.25	0.15	0.55	0.66
Δ PM (500m)	-0.03	0.20	0.11	0.26	0.52	0.64
Δ PG (500m)	-0.10	0.18	-0.26	0.03	0.52	0.19
Δ PO (500m)	0.62	-0.13	0.76	0.39	0.10	0.60

^a Spearman correlations of < 0.5, 0.5 - 0.7, > 0.7 are considered weak, moderate and strong, respectively; strong correlations are highlighted in bold italics

3. Results

We captured a total of 2797 carabids belonging to 58 species across the 40 sampled fields. *Poecilus cupreus*, *Metallina lampros*, *Anchomenus dorsalis*, *Pterostichus melanarius* and *Trechus quadristriatus* were the five most abundant species. *P. cupreus* accounted for 36% of captured individuals and the five species accounted for more than 72%. Assemblages were largely dominated by individuals with low dispersal abilities (78% of captured individuals). *P. cupreus*, *M. lampros* and *A. dorsalis* were the three most abundant species with low dispersal abilities (78% of 2177 captured individuals), whereas *T. quadristriatus*, *Loricera pilicornis* and *Agonum muelleri* were the three most abundant species with high dispersal abilities (48% of 614 captured individuals).

3.1 Effects of spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on carabid abundance, evenness and species richness



Using conditional random forests, four temporal heterogeneity metrics were selected as important factors for explaining total carabid beetle abundance: 'Change in crop diversity' at scales of 100 and 500 m (Δ CD 100 and 500 m), 'Change in crop composition' at 500 m (Δ CC 500 m) and 'Rate of crop succession' at 500 m (RCS 500 m). Two of these metrics were also identified as important for carabid evenness (Δ CD 100 and 500 m) and one for carabid species richness (Δ CD 100 m). 'Crop diversity in the sampling year 2013' at 500 m (CD 500

m) and 'Mean field size' at 100 m (MF 100 m) were also identified as important for explaining carabid evenness and species richness, respectively (see Figure V.7).

Following this selection by random forests, generalized linear mixed models showed no significant effects of spatial and temporal metrics on species richness (with a significance threshold of $p < 0.05$). However, temporal heterogeneity, and more specifically ΔCD 500 m had a significant positive effect on carabid abundance (Table V.5). Abundance of carabid beetles was higher in landscapes with greater change in crop diversity over the five year period; these landscapes also had 'little temporal continuity' in the area occupied by the main crops of the study site in the five year period, which means that they present important changes in the area occupied by cereals, maize and grassland (see Table V.4). But the evenness of the assemblages was negatively influenced by the metric 'Change in crop diversity' at the landscape scale (ΔCD 500 m) (Table V.5), suggesting that only a few species were favoured by this metric.

Table V.5. Summary of the results of the generalized linear mixed models for carabid abundance, evenness and species richness. See Table V.2 for abbreviations of variables.

Model ^a	Variable	Importance ^b	Relative Importance ^c	Multimodel estimate $\pm$ SE ^d	z or t value ^d	P value ^d
Abundance	ΔCD (500m)	74%	85%	5.19 ± 2.30	2.26	0.024
	ΔCD (100m)	58%	62%	1.88 ± 1.01	1.86	0.063
	RCS (500m)	37%	31%	0.93 ± 0.72	1.29	0.197
	ΔCC (500m)	25%	0%			
Evenness	ΔCD (500m)	81%	100%	-1.13 ± 0.48	-2.38	0.032
	ΔCD (100m)	22%	0%			
	CD (500m)	19%	0%			
Species richness	ΔCD (100m)	93%	100%	10.61 ± 6.03	1.76	0.100
	MF (100m)	24%	0%			

^a The abundance model was fitted with the Poisson distribution, whereas species richness and evenness models were fitted with the normal distribution.

^b Each variable's importance within all possible models.

^c Each variable's importance within the best candidate models ($\Delta AIC < 2$).

^d Estimates, z or t-values and P-values after multimodel averaging of the top-model set ($\Delta AIC < 2$).

Conditional random forests identified temporal heterogeneity metrics as important for explaining the abundance of carabids with low dispersal abilities (Δ CD 100 and 500 m; Δ CC 500 m; RCS 500 m), whereas 'Crop diversity in the sampling year 2013' at 500 m (CD 500 m) was important for the abundance of well dispersing carabids (see **Figure V.8**). The Five year crop diversity at 500 m (CD5y 500 m) was also selected as important for the abundance of good dispersers. However, this metric was highly correlated to CD 500m (see **Table V.3**) and therefore was not included in the generalized linear mixed models.

Following this selection by random forests, the results of the generalized linear mixed models confirmed that good dispersers responded significantly and positively to spatial heterogeneity (CD 500 m) (**Table V.6**). These carabid species were more abundant in landscapes with high crop diversity in 2013; these landscapes also had the highest proportion of oilseed rape, the lowest proportion of grassland and the highest crop diversity over the five year period (CD5y 500 m) (see **Tables V.3 and V.4**). Conversely, poor dispersers were positively influenced by the temporal heterogeneity of the crop mosaic: carabids with low powers of dispersal were more abundant in landscapes with greater change in crop diversity over the five year period (Δ CD 500 m) (**Table V.6**).

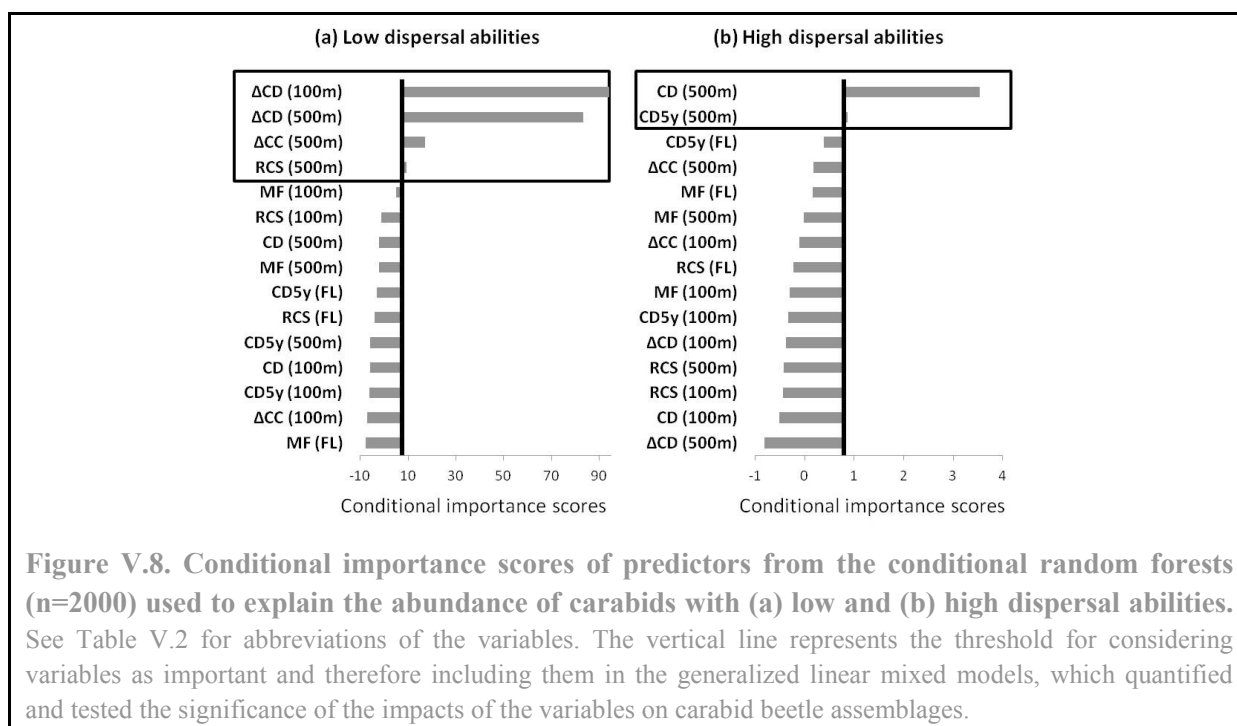


Table V.6. Summary of the results of the generalized linear mixed models for the abundance of species with low or high dispersal abilities. See Table V.2 for abbreviations of variables.

Model ^a	Variable	Importance ^b	Relative Importance ^c	Multimodel estimate $\pm$ SE ^d	z value _d	P value _d
Low dispersers	Δ CD (500m)	65%	76%	5.56 $\pm$ 2.73	2.04	0.041
	Δ CD (100m)	60%	73%	2.34 $\pm$ 1.22	1.92	0.055
	RCS (500m)	29%	14%	0.83 $\pm$ 0.83	1.00	0.319
	Δ CC (500m)	23%	0%			
High dispersers	CD (500m)	100%	100%	1.09 $\pm$ 0.52	2.08	0.037

^a Models were fitted with the Poisson distribution.^b Each variable's importance within all possible models.^c Each variable's importance within the best candidate models (Δ AIC<2).^d Estimates, z-values and P-values after multimodel averaging of the top-model set (Δ AIC <2).

3.2 Effects of spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on the species composition of carabid assemblages

Ordination methods were applied on 48 species, after excluding species with one single occurrence. The first two axes of the PCA on carabid data explained 35% of the variation in carabid species composition. The first principal component (PCA axis 1) explained 22% of the variation and was positively correlated to the abundance of *P. cupreus*, whereas the second principal component (PCA axis 2) explained 13% of the variation and was positively correlated to the abundance of *T. quadristriatus* (**Figure V.9**). Change in crop diversity over the five-year period at scales of 100 and 500 m (Δ CD 100 and 500 m) were the two heterogeneity metrics the most correlated with PCA axis 1 ($r = 0.43$ and $r = 0.38$, respectively).

After eliminating the heterogeneity metrics that did not explain any significant part of the species composition variation, two temporal heterogeneity metrics (Δ CD 100 and 500 m) and one spatial heterogeneity metric (CD 500 m) were included in the RDA model. They explained 13% of the variability in carabid species composition ($p = 0.004$; Monte Carlo permutation test, 500 permutations under reduced model). The partial RDA analysis showed that temporal heterogeneity metrics explained 8.1% of species composition variation ($p = 0.014$), while the spatial metric explained 4.7% of the variation ($p = 0.020$). There was little overlap between these two variable sets.

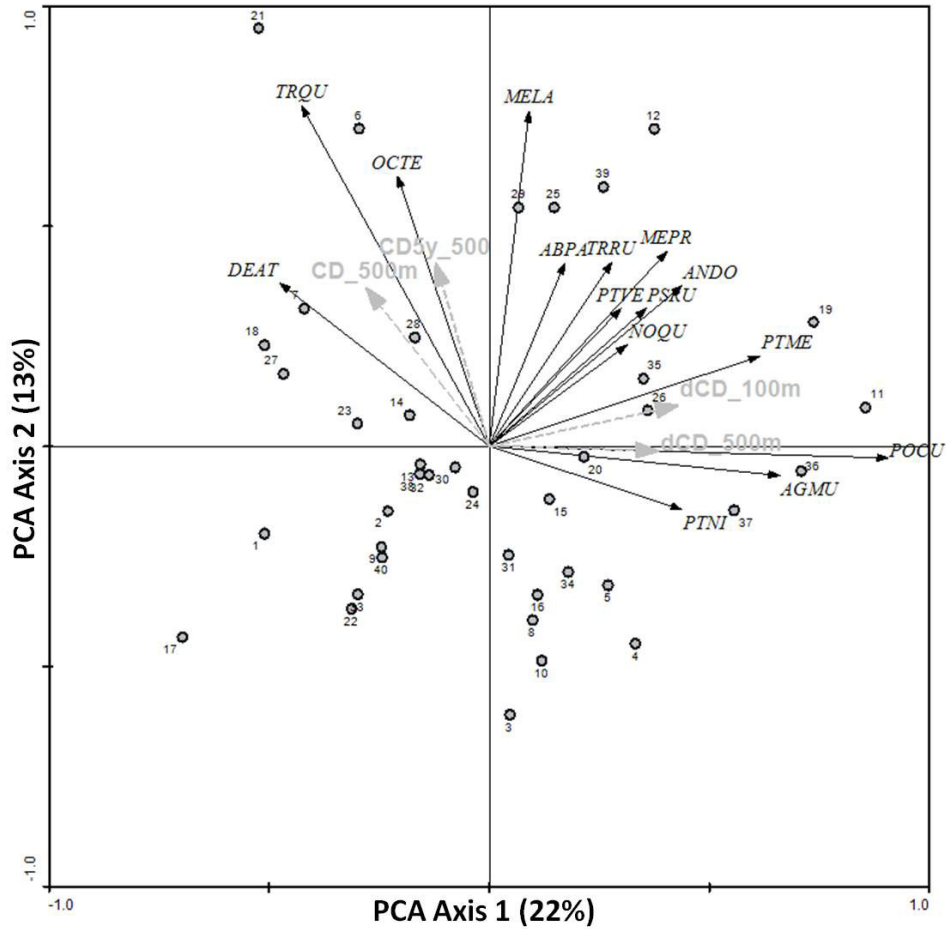


Figure V.9. PCA ordination of carabid beetles species composition on the 40 sampled wheat fields. Fields are represented with circles and species are represented with solid black arrows. For more clarity, we represented only species with model fit >15%. Axis 1 and 2 together explained 35 % of the variation in species composition. Spatial and temporal heterogeneity metrics (represented with dashed grey arrows) were projected *a posteriori* into the calculated ordination space. For more clarity, we represented only the metrics for which correlation coefficients with the ordination axes were < -0.35 or > 0.35. See Table V.2 for abbreviations of spatial and temporal heterogeneity metrics. Species abbreviations as follows: ABPA - *Abax parallelepipedus*; AGMU - *Agonum muelleri*; ANDO - *Anchomenus dorsalis*; DEAT - *Demetrias atricapillus*; MELA - *Metallina lampros*; MEPR - *Metallina properans*; NOQU - *Notiophilus quadripunctatus*; OCTE - *Ocydromus tetracolus*; POCU - *Poecilus cupreus*; PSRU - *Pseudoophonus rufipes*; PTME - *Pterostichus melanarius*; PTNI - *Pterostichus niger*; PTVE - *Pterostichus vernalis*; TRQU - *Trechus quadristriatus*; TRRU - *Trechus rubens*.

4. Discussion

Our first hypothesis concerning the role of spatial heterogeneity on carabid species richness was not validated. Contrary to other studies that found an increase in carabid diversity with spatial heterogeneity (Billeter *et al.*, 2008; Palmu *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015), our results do not support any evidence of a positive effect of crop diversity and mean field size on carabid species richness. Billeter *et al.* (2008) conducted their study across seven European countries with a wide range of variation in the average number of crops grown on a farm (1.2 – 7.7). In Fahrig *et al.* (2015), mean field size varied between 1 and 13 ha. In our study, differences in spatial heterogeneity may not have been large enough to produce a significant effect on carabid species richness (Burel *et al.*, 1998). Indeed the number of crops grown in each landscape varied between 3 and 5 and mean field size varied between 1 and 3.6 ha. Moreover, in our study site the proportion of grassland was negatively correlated with crop diversity. Grasslands are favourable elements for carabid species richness (Purtauf *et al.*, 2005b; Bianchi *et al.*, 2006). The proportion of grasslands was thereby a confounding factor that can have offset the negative influence of low spatial heterogeneity on carabid species richness. Due to the negative correlation with grassland area, the spatial heterogeneity gradient can also be considered as a gradient of increasing agricultural use (annual crops vs. grasslands), or a gradient of increasing disturbance (with more spatially heterogeneous landscape being more disturbed due to farming practices such as ploughing, pesticides and crop rotations). Land use intensity may also have been a confounding factor concealing the effect of crop diversity on species richness (Hendrickx *et al.*, 2007).

Our second hypothesis was that temporal heterogeneity of the crop mosaic may benefit species commonly found in agricultural landscapes, which could result in an increase in the total carabid abundance but have a negative impact on the evenness of the community. We found support for this hypothesis with carabid species composition being influenced by changes in crop diversity at scales of 100 and 500m; the abundance of species such as *Poecilus cupreus* and *Pterostichus melanarius* was positively correlated with these temporal heterogeneity metrics. Carabid beetle abundance and evenness were also more sensitive than species richness to the heterogeneity of the crop mosaic, particularly to changes in crop diversity over the five year period. Carabid abundance was higher in landscapes with 'little temporal continuity' in the area occupied by cereals, maize and grassland during the five year period (i.e. landscapes presenting important changes in the area occupied by these crops). The persistence of carabid populations depends on the long-term availability of sufficient suitable habitat. The lack of temporal continuity in each crop type area may promote some generalist species, such as *P. cupreus* and *P. melanarius*, that are likely to use different crops indiscriminately (Jonsen and Fahrig, 1997). Many of the dominant carabid species in agricultural landscapes can live on several crops (Luff, 1987). *P. cupreus*, the dominant

species of our captured individuals, is commonly considered as eurytopic and highly tolerant of disturbance (Turin and Den Boer, 1988). *P. cupreus* beetles are also generalist predators, which are often associated with cropped habitats and expected to be less sensitive to landscape change and disturbance (Purtauf *et al.*, 2005a; Winqvist *et al.*, 2014).

The positive relationship between total carabid abundance and crop temporal heterogeneity could have interesting consequences for biological pest control. Most carabid species in agricultural areas are natural enemies of pests, and the positive link between their abundance and effectiveness of biological control has already been assessed (Menalled *et al.*, 1999; Chang and Snyder, 2004; Östman, 2004). However, we do not expect that the instability of the crop mosaic influences all species equally; effects on species likely differ according to their ecological requirements (Ribera *et al.*, 2001; Purtauf *et al.*, 2005a). We found a negative effect of change in crop diversity on carabid evenness, reinforcing the fact that only few species, such as *P. cupreus* and *P. melanarius*, were favoured. The results regarding the structure of the assemblages have reflected effects of the crop mosaic on a small number of dominant species (i.e. open ground specialists, adapted to disturbed areas), which supports previous findings that emphasize that the study of landscape effects on arthropod communities require more than the measure of species richness and overall abundance (Clough *et al.*, 2007; Winqvist *et al.*, 2014). The consequences of the altered dominance structure in carabid assemblages for community properties or ecosystem processes are still unclear but we could expect negative effects on community resistance or resilience (Hillebrand *et al.*, 2008).

Our results showed that carabid species respond differently to spatial and temporal landscape heterogeneity based on their dispersal abilities. Species with high dispersal abilities, dominated by *Trechus quadristriatus*, were only influenced by the current landscape composition. Population persistence in a landscape can be related to the presence of complementary habitats that are spatially or temporally connected (Vasseur *et al.*, 2013). As species mobility reflects their potential use of different distant environments, good dispersers like *T. quadristriatus* can benefit from landscape complementation during the season more easily than carabids with low dispersal abilities (Van Huizen, 1977) and can move to other crops when some fields become unsuitable due to crop phenology and agronomic interventions (Men *et al.*, 2004). However, our result of greater abundance of poor dispersers in landscapes with important changes in crop diversity was not consistent with our third hypothesis. Although mobility is highly dependent on the ability to fly, carabid beetles can also disperse by walking. The distance that species can traverse by walking is highly correlated with their size; large species are likely to travel distances of about one kilometre (Den Boer, 1977). By only considering the ability to fly as an indicator of species mobility, we might have underestimated the dispersal power of species such as *P. cupreus* or *P. melanarius*, which are known to be capable of moving several hundred meters and have been

considered by some researchers as species with high dispersal ability (Turin and Den Boer, 1988; Den Boer, 1990). Dispersal ability and the vulnerability of the species to temporal variation in the distribution of suitable habitats could depend on the type of landscape where the species evolved (Fahrig, 2007). Species like *P. cupreus* and *P. melanarius* are generalist species commonly found in agricultural landscapes (Kromp, 1999; Holland and Luff, 2000), adapted to disturbed and dynamic environments (Turin and Den Boer, 1988) and not dependent on a single crop type. Despite lower mobility, they would be less vulnerable to changes in crop type in space and time. However, results regarding the impact of the heterogeneity of the crop mosaic on abundance of carabid species groups with different dispersal abilities reflects once again the effects on a small number of dominant species. As response to landscape heterogeneity may be species-specific (Schmidt *et al.*, 2008; Gardiner *et al.*, 2010), further studies on dominant species that will take into account their ecological requirements and life history traits may provide a better understanding of the influence of the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic on the structure and dynamics of their populations. Due to species phenology, assemblages composition change over the year (French and Elliott, 1999). Although this issue has been poorly studied, this could lead to intra-annual variations in the impact of landscape features on natural enemies communities (Schmidt *et al.*, 2005; Öberg *et al.*, 2008). Studies taking into account longer trapping periods should allow to analyze whether the impact of crop mosaic heterogeneity varies over a year, and if these variations are related to the species composition of the assemblages or to some specific life history traits.

We showed that both the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic affect carabid assemblages in cereal fields, underlying the importance of both aspects of heterogeneity for ecological studies. Although many spatial heterogeneity metrics are available (McGarigal and Marks, 1995), efforts are still needed to account for temporal heterogeneity. Remote sensing remains a major asset for producing cover maps and could be further exploited to integrate the temporal dimension in landscape ecology. Here we proposed four simple temporal metrics that may help synthesize different aspects of the temporal heterogeneity of cropped areas across a short period of time. As these four metrics are quite general and do not depend on a particular crop type, they can be easily applied to other agricultural landscapes. However, it is important to keep in mind that the spatio-temporal heterogeneity of the crop mosaic is controlled by farmers and is based on agronomic factors. In particular, crop successions, a basic principle of agronomy at the field level, are the determining factor of landscape temporal heterogeneity. This implies that the relevance and significance of the metrics and their meaning or 'consistency' (Cushman *et al.*, 2008) must be strongly dependent on the cropping system of the study site. The metrics should be studied carefully in conjunction with other landscape factors such as the area occupied by different dominant crops. For example, we found that in our study site some spatial heterogeneity

metrics were highly correlated to the proportion of grasslands. Therefore, grassland area was a confounding variable that should not be forgotten when interpreting the results. Other management practices, such as ploughing, insecticides applications and harvest, are partly related to the nature of the crops. These agricultural practices are also disturbing factors that create a 'hidden heterogeneity' (sensu Vasseur *et al.*, 2013) likely to impact arthropod populations. The spatial and temporal heterogeneities resulting from these agricultural practices are rarely taken into account at the landscape scale, and more empirical work on this topic is needed (e.g. Puech *et al.*, 2014; Puech *et al.*, 2015).

Landscape processes operate on a variety of spatial and temporal scales, and questions remain about the appropriate scales for studying a particular ecological problem (Jackson and Fahrig, 2012, 2014). In accordance with other studies in landscape ecology that have taken into account different spatial scales, our results indicate that for the dominant carabid species in cereal fields, the landscape scale (500 m) seems more appropriate than more local scales (Aviron *et al.*, 2005; Schweiger *et al.*, 2005; Maisonhaute *et al.*, 2010). Although this was not directly tested in this study, the time period that affects the structure and composition of arthropod assemblages may also vary for different groups based on their life history traits (Fahrig, 1992). Different temporal scales could be tested in further studies to identify the most relevant time periods for different taxa.

5. Conclusions

Our results suggest that both the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic may have an impact on farmland biodiversity, at least for species that use crops during their life cycle or disperse through fields. We assume that this could also affect associated ecosystem services that are important for agricultural production. Hence, we highlight the importance of considering the spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic in further studies on biodiversity in agricultural areas. We proposed simple and general metrics that may be relevant and should be tested in different agricultural systems. As the spatial and temporal heterogeneity of croplands benefits biodiversity and associated ecosystem services, new landscape guidelines for promoting biodiversity in agricultural environments should be considered.

Acknowledgements

C.B. received a Ph.D. scholarship from the French Ministry of Higher Education and Research (Université de Rennes 1). Field work was carried out as part of FarmLand, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004). Multispectral satellite images were acquired from GEOSUD, a project (ANR-10-EQPX-20) in the program "Investissements d'Avenir" managed by the French National Research Agency, the ISIS Programme of the French space agency CNES and the Zone Atelier Armorique. Special thanks go to Romain Georges, Diab Al Hassan and Olivier Jambon for help in the field, to David Giralt (CTFC, Solsona - Spain), Audrey Alignier and Stéphanie Aviron for valuable suggestions and to Dr. K. Harper for English editing. Finally, we thank the LETG-Rennes-COSTEL lab for the original map used for landscape selection and Julien Deniau for the construction of the land-use maps. This study was made possible by the acceptance of farmers to let us sample in their fields.

Discussion générale et perspectives

Tableau VI.1. Récapitulatif des principaux résultats de la thèse.

	MARS	AVRIL	MAI	JUIN
Hétérogénéité spatiale	Composition Habitats semi-naturels (% habitats boisés)	Non évalué		<i>Pas d'effet significatif</i> Chap. III
	Composition Mosaïque des cultures (Diversité des cultures)			Carabes : Composition spécifique modifiée Chap. III et V (+) Abondance / reproducteurs d'automne (<i>P. melanarius</i> ; <i>P. rufipes</i> ; <i>T. quadristriatus</i>) (+) Abondance / esp. dispersives (<i>T. quadristriatus</i>) Araignées : (+) Abondance totale (Annexe V.1)
	Hétérogénéité de Configuration (Petites parcelles, beaucoup de bordures de champ dont des haies)			<i>Pas d'effet significatif</i> Araignées : Chap. IV Composition spécifique modifiée (+) Abondance totale (+) Richesse spécifique Carabes : (+) Abondance totale Chap. III (+) Abondance / reproducteurs de printemps (<i>A. dorsalis</i> ; <i>P. cupreus</i> ; <i>M. lampros</i>) Contrôle biologique : (+) Taux de prédation Carabes : (+) Turn-over annuel des espèces et (+) Richesse spécifique Chap. IV Araignées : (+) Richesse spécifique
Hétérogénéité temporelle	Composition Mosaïque des cultures (Changements de la diversité des cultures)	Non évalué		Carabes : Composition spécifique modifiée Chap. V (+) Abondance totale (+) Abondance / esp. peu dispersives (<i>P. cupreus</i> ; <i>P. melanarius</i>) (-) Equitabilité de la communauté
	Composition Mosaïque des cultures (Diversité des cultures sur 5 ans)			Araignées : (+) Richesse spécifique (Annexe V.1)
	Composition Mosaïque des cultures (Changements de la composition des cultures)			Contrôle biologique : (-) Taux de prédation (Annexe V.2)

1. Bilan des connaissances produites

L'objectif principal de ce travail de thèse était d'évaluer les effets de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles sur des auxiliaires généralistes des cultures et sur le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. L'hétérogénéité des paysages a, dans la plupart des cas, été évaluée à une seule échelle spatiale. Nous n'avons pas procédé à des changements d'échelle. L'hétérogénéité a été caractérisée soit, dans le cadre du projet européen FarmLand, à l'échelle d'un paysage carré de 1 km de côté (**Chapitre III**), soit dans des paysages circulaires de 500 m de rayon (**Chapitre IV et V**). Des études antérieures ont en effet montré que ces échelles (500m à 1km) sont pertinentes pour estimer les effets du paysage sur l'abondance et la richesse spécifique des carabes et des araignées (e.g. de la Peña *et al.*, 2003; Clough *et al.*, 2005; Schmidt and Tschamtkke, 2005; Batáry *et al.*, 2007; Öberg *et al.*, 2007; Drapela *et al.*, 2008). L'originalité de ce travail était 1) d'intégrer les surfaces agricoles dans la caractérisation de l'hétérogénéité spatiale du paysage, 2) de prendre en compte l'hétérogénéité temporelle interannuelle des surfaces cultivées, et 3) de tester l'impact de l'hétérogénéité des paysages sur les auxiliaires généralistes et aussi sur le potentiel de contrôle biologique qu'ils exercent. Les principaux résultats de ce travail sont synthétisés par la **Tableau VI.1** et commentés ci-dessous.

1.1. La mosaïque agricole joue un rôle important pour les auxiliaires des cultures

Nos résultats soulignent l'importance de l'hétérogénéité spatiale des surfaces cultivées pour la biodiversité des paysages agricoles. Les carabes qui hivernent dans le sol des parcelles au stade larvaire, émergent en été et se reproduisent à l'automne, sont favorisés par la diversité des cultures dans le paysage (**Tableau VI.1, Chapitre III**). Ces résultats s'inscrivent dans la tendance actuelle d'une prise en compte croissante du rôle de la mosaïque des cultures. Cette dernière est considérée aujourd'hui comme une mosaïque d'habitats dans lesquels certaines espèces peuvent s'alimenter, se reproduire et se disperser (Wallin, 1989; Wissinger, 1997; Noordhuis *et al.*, 2001; Rand *et al.*, 2006). Quelques études antérieures ont déjà mis en évidence un impact positif de la diversité des cultures sur la biodiversité agricole, notamment sur la richesse spécifique et sur la diversité des communautés d'arthropodes (Billeter *et al.*, 2008; Palmu *et al.*, 2014). Des cultures variées peuvent en effet fournir des ressources pour des espèces différentes. Mais nos résultats montrent que la diversité des cultures peut également favoriser l'abondance de certaines espèces de carabes, et Östman *et al.* (2001b) ont mis en évidence un effet positif de cette diversité sur la fitness de certaines espèces. Ces résultats suggèrent que ces espèces peuvent bénéficier d'une complémentarité spatiale et/ou temporelle (Dunning *et al.*, 1992) entre différents types de cultures (Men *et al.*, 2004; Carrière

et al., 2006; Vasseur *et al.*, 2013). Pour une culture donnée, la structure du couvert contrôle la disponibilité des ressources biotiques et abiotiques. Or cette structure du couvert varie au cours d'une année, entre la semence et la récolte de la culture. Ces changements sont à l'origine de déplacements des insectes au sein de la mosaïque des cultures (Burel *et al.*, 2013). Dans le cas des carabes qui se reproduisent à l'automne, les individus - actifs de juin à novembre - utilisent très probablement pour se nourrir, se reproduire et pondre différentes cultures présentant des phénologies contrastées (comme par exemple les céréales puis le maïs) (Burel *et al.*, 2013).

Nos résultats mettent également en évidence l'intérêt de prendre en compte l'histoire récente des surfaces agricoles. Nous avons caractérisé l'hétérogénéité temporelle interannuelle notamment par les changements de la diversité des cultures sur les cinq dernières années. Ces changements favorisent certaines espèces de carabes communément rencontrées dans les parcelles agricoles (comme *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*), et susceptibles de jouer un rôle important en tant qu'auxiliaires des cultures (**Tableau VI.I, Chapitre V**). Des études antérieures ont mis en évidence que les changements d'une année sur l'autre dans la proportion d'une culture peuvent conduire à des effets de concentration ou de dilution des populations de ravageurs et d'auxiliaires dans le paysage (Thies *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2013; Schneider *et al.*, 2015). Les travaux de Le Féon *et al.* (2013) montrent également que l'abondance et la richesse spécifique d'autres groupes d'arthropodes (abeilles solitaires) sont influencées par la proportion de parcelles intégrant au moins un an de prairie dans la succession culturelle des cinq dernières années. Les successions culturelles déterminent en effet, pour les organismes considérés, la disponibilité et l'accessibilité dans le temps de ressources cultivées favorables. La survie d'une espèce dépend de sa capacité à trouver et coloniser au fil des années de nouveaux patchs de ressources dans le paysage.

1.2. L'hétérogénéité de configuration des paysages : une composante essentielle

Nos résultats montrent qu'au printemps, les araignées sont plus abondantes dans les parcelles de céréales situées dans des paysages composés de petites parcelles. Au début de l'été, les paysages à petit parcellaire favorisent également 1) les taux de prédation de pucerons mesurés par les cartes de prédation, et 2) l'abondance des carabes qui se reproduisent au printemps et qui hivernent en tant qu'adultes dans des habitats semi-naturels (**Tableau VI.I, Chapitre III et IV**). Des études antérieures ont déjà mis en évidence un effet négatif de la taille moyenne du parcellaire sur 1) l'abondance et la richesse spécifique des communautés de d'arthropodes (e.g. Weibull and Östman, 2003), 2) la fitness des individus (Bommarco, 1998; Östman *et al.*, 2001b), et 3) le potentiel de contrôle biologique des ravageurs (Östman *et al.*, 2001a). Dans une étude récente, Fahrig *et al.* (2015) montrent que la diminution de la taille

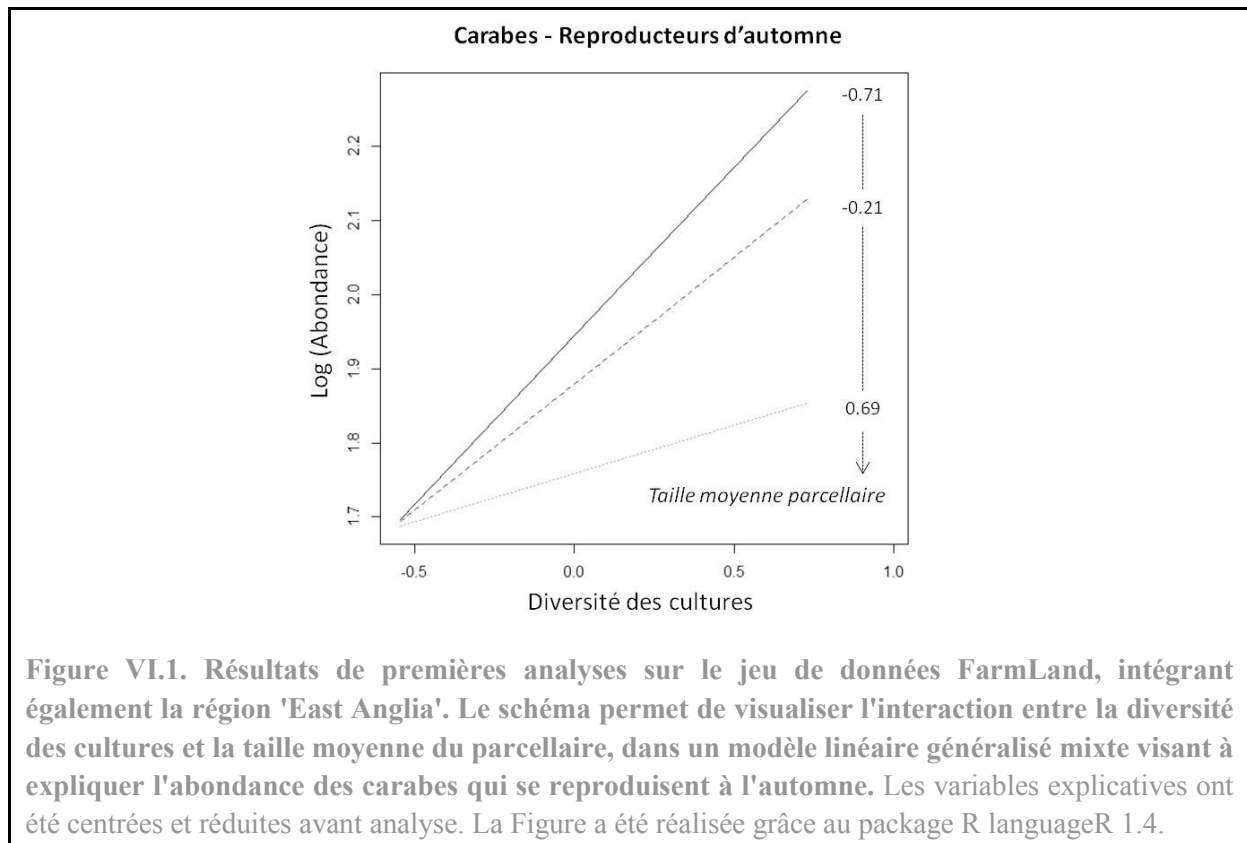
moyenne du parcellaire a un effet positif sur une large gamme de taxa et de mesures de biodiversité.

La taille moyenne du parcellaire est très fortement négativement corrélée à la densité de bordures de champ non cultivées (et par conséquent à la longueur de haies dans le cadre de notre étude). Ces habitats sont connus pour être des zones refuge et ressource importantes pour la biodiversité des paysages agricoles (Dennis and Fry, 1992; Meek *et al.*, 2002) (voir aussi Marshall, 2004). Ce sont notamment des zones d'hivernation pour les carabes qui se reproduisent au printemps et qui hivernent sous forme adulte, ainsi que pour la plupart des araignées, qui hivernent sous forme immature ou adulte (e.g. Pfiffner and Luka, 2000). Une diminution de la taille des parcelles cultivées augmente les zones d'interface entre milieux cultivés et bordures de champ non cultivées. Ceci favorise l'accessibilité des ressources et donc la complémentarité entre ces deux types d'habitats (Fahrig *et al.*, 2011). Des petites parcelles favorisent également la colonisation et la pénétration des auxiliaires dans les cultures.

Ces résultats montrent que l'hétérogénéité de configuration des paysages - et plus particulièrement l'intrication entre différents types d'habitats - est une dimension essentielle à prendre en compte dans l'étude de la biodiversité des parcelles agricoles (voir aussi Marshall *et al.*, 2006). Cette dernière dépend plus de la présence d'habitats semi-naturels en bordure de parcelle que de la surface totale qu'occupent ces habitats dans le paysage (Concepcion *et al.*, 2012). Des analyses préliminaires sur les données du projet FarmLand (analyses non présentées dans le cadre de ce manuscrit de thèse, intégrant la région 'East Anglia' en plus des régions 'Göttingen', 'Armorique' et 'Coteaux') montrent que, pour les carabes qui se reproduisent à l'automne, l'effet positif de la diversité des cultures est plus fort dans les paysages composés de petites parcelles (**Figure VI.1**). Ces premiers résultats, qui restent à confirmer, soulignent également l'importance de l'hétérogénéité de configuration des paysages : la complémentarité entre différents types de cultures serait elle aussi dépendante de leur accessibilité.

1.3. Temporalité des relations entre paysage et biodiversité

Nos résultats ont permis d'affiner la question du rôle de l'hétérogénéité spatiale du paysage (**Tableau VI.I, Chapitre IV**), qui est souvent étudié sur l'ensemble d'une saison d'échantillonnage, ou à un moment particulier de la saison. Nos résultats montrent par exemple que l'abondance, la richesse spécifique et la composition spécifique des communautés d'araignées sont influencées par la taille moyenne du parcellaire très tôt dans la saison (**Tableau VI.1; Chapitre IV**). Mais cet effet disparaît par la suite, à partir du mois de mai. Ces résultats sont similaires à ceux mis en évidence par Öberg *et al.* (2008) et Schmidt and Tschardtke (2005).



La disparition de l'effet est probablement due à des processus de dilution et/ou reproduction, et permet d'expliquer l'absence de relations entre les communautés d'araignées et l'hétérogénéité spatiale des paysages dans le **Chapitre III** de ce manuscrit de thèse (échantillonnage réalisé en mai - juin). Ces résultats soulignent l'importance de la temporalité dans les relations entre paysage et biodiversité. L'influence du paysage sur les communautés d'arthropodes est variable dans le temps, car 1) les communautés d'arthropodes peuvent être sujettes à des variations de composition du fait de la phénologie des espèces (French and Elliott, 1999), 2) les exigences écologiques des espèces qui les composent peuvent évoluer au cours d'une année, et 3) les ressources offertes par le paysage peuvent évoluer au cours d'une année du fait de la phénologie des couverts (e.g. Rand *et al.*, 2006).

Les résultats obtenus dans le **Chapitre III** permettent de supposer que l'effet de la taille moyenne du parcellaire sur l'abondance des carabes peut être lui aussi variable au cours d'une année. La taille moyenne des parcelles peut influencer les communautés de carabes au printemps (communautés dominées par les reproducteurs de printemps). Mais cet effet peut disparaître au cours de l'été quand l'abondance des reproducteurs d'automne - qui sont surtout influencés par la diversité des cultures (**Tableau VI.**; **Chapitre III**) - augmente. Nos résultats n'ont cependant pas permis de mettre en évidence la temporalité de la relation entre l'abondance des carabes et la taille moyenne du parcellaire (**Chapitre IV**). Cette absence de résultats peut-être due à un manque de puissance dans le jeu de données. Beaucoup de

facteurs peuvent affecter l'activité-densité des carabes (e.g. Fournier and Loreau, 2001; Thomas *et al.*, 2006). Dans le cas de notre jeu de données, l'activité-densité était très variable d'une parcelle à une autre. Le nombre de parcelles étudiées (21 parcelles) n'était peut-être pas suffisant pour mettre en évidence un effet paysager (vs. 147 parcelles dans le cadre des données FarmLand).

1.4. L'effet de l'hétérogénéité des paysages varie en fonction des groupes d'espèces considérés, qui diffèrent par leurs traits d'histoire de vie

Nos résultats montrent qu'à l'intérieur d'un même taxon, et notamment au sein des carabes, des groupes d'espèces qui diffèrent par leurs traits d'histoire de vie présentent des réponses différentes à l'hétérogénéité spatiale ou temporelle des paysages. Nous avons montré dans le **Chapitre III** que les reproducteurs de printemps étaient affectés par la taille moyenne du parcellaire et la densité de bordures de champ non cultivées, tandis que les reproducteurs d'automne étaient favorisés par la diversité des cultures dans le paysage. Nous avons aussi montré dans le **Chapitre V** que certaines espèces de carabes présentant des capacités de dispersion importantes (*Trechus quadristriatus*) étaient favorisées par l'hétérogénéité spatiale, tandis que des espèces moins mobiles (*Poecilus cupreus*) étaient seulement favorisées par la dynamique temporelle des parcelles cultivées.

Ces résultats vont dans le sens des travaux qui soulignent que pour comprendre l'influence du paysage sur les communautés d'arthropodes, on ne peut pas se limiter à l'étude de mesures de biodiversité globales (comme l'abondance totale ou la richesse spécifique des communautés) (e.g. Winqvist *et al.*, 2014). Les carabes vivant dans les agro-écosystèmes sont un groupe diversifié dont les nombreuses espèces présentent des traits d'histoire de vie contrastés (Holland and Luff, 2000). Plusieurs études ont déjà montré que les effets de l'hétérogénéité du paysage sur ce groupe peuvent varier en fonction du mode trophique (Purtauf *et al.*, 2005a; Winqvist *et al.*, 2014), de la taille des espèces et de leurs capacités de dispersion (Ribera *et al.*, 2001; Hendrickx *et al.*, 2009), ou encore de leurs stratégies de reproduction (Purtauf *et al.*, 2005b; Duflot *et al.*, 2014). De même, chez les araignées, les deux familles les plus abondantes en milieu agricole (les linyphiides et les lycosides) présentent des stratégies de dispersion très contrastées (Weyman *et al.*, 2002). Nous n'avons pas observé, dans le cadre de cette thèse, de différences entre ces deux familles quant à leur réponse au paysage. Mais plusieurs études ont mis en évidence des réponses contrastées entre ces deux groupes (e.g. Öberg *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2008). L'ensemble de ces résultats souligne la nécessité de prendre en compte les exigences écologiques et les traits d'histoire de vie des espèces pour mieux appréhender l'effet de l'hétérogénéité des paysages.

La prise en compte des traits d'histoire de vie des espèces nécessite cependant des méthodes d'analyse particulières, que nous n'avons pas utilisées dans le cadre de cette thèse

(analyses 'RQL' et 'Fourth-corner'; Dray and Legendre, 2008) (analyses 'community weighted means of traits'; Garnier *et al.*, 2007). Nous nous sommes limités à évaluer les effets du paysage sur l'abondance de certains groupes (e.g. reproducteurs de printemps vs. reproducteurs d'automne chez les carabes, ou araignées linyphiides vs. araignées lycosides), ce qui peut limiter les conclusions que nous pouvons tirer de cette étude. Les groupes d'espèces étudiés étaient souvent dominés par un faible nombre d'espèces. Nous pouvons donc nous poser les questions suivantes :

- Les résultats observés sont-ils dus à une réponse propre aux quelques espèces dominantes, ou sont-ils partagés par l'ensemble des espèces possédant ce trait d'histoire de vie ?
- Le trait pris en compte est-il vraiment à l'origine des résultats, ou la réponse au paysage est-elle influencée par d'autres traits communs aux quelques espèces dominantes? Par exemple : *Trechus quadristriatus* répond positivement à la diversité des cultures. Est-ce dû au fait que les individus présentent des capacités de dispersion importantes (**Chapitre V**), ou au fait que ce sont des reproducteurs d'automne (**Chapitre III**)?

Dans le cadre du projet Farmland, le travail de thèse d'Aliette Baillod (Agroecology group, Université de Göttingen, Allemagne) a pour objectif d'étudier les effets de l'hétérogénéité spatiale des paysages sur les traits des carabes et des araignées. Cette étude devrait permettre de vérifier les premières tendances que nous avons pu observer dans le cadre de cette thèse.

2. Prendre en compte l'hétérogénéité des paysages agricoles, limites et perspectives

2.1. Comment caractériser l'hétérogénéité des paysages? Le choix des métriques

Dans le cadre de cette thèse, nous avons choisi certaines métriques pour caractériser l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles. Il existe dans la littérature un nombre très important de métriques permettant de décrire la structure des paysages (e.g. McGarigal and Marks, 1995), ce qui peut rendre leur choix ainsi que la comparaison entre études difficiles. Nous discuterons dans la suite de cette section les intérêts et les limites des métriques que nous avons sélectionnées (**résumés en Tableau VI.2**).

2.1.1. Hétérogénéité spatiale

2.1.1.1. Hétérogénéité spatiale des habitats semi-naturels

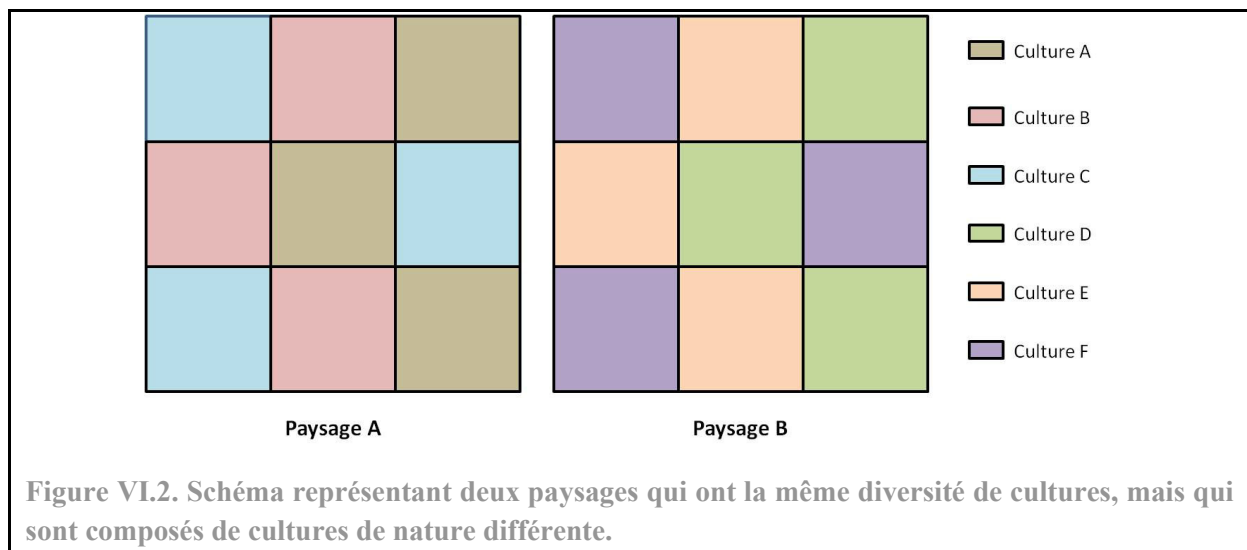
Le pourcentage en éléments semi-naturels est l'une des métriques les plus répandues dans la littérature pour caractériser l'hétérogénéité des paysages agricoles (e.g. Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Dans le cadre de cette thèse, nous avons défini l'hétérogénéité de composition des habitats semi-naturels à partir du pourcentage d'éléments boisés dans le paysage (bois, linéaires boisés, friches) (**Tableau VI.2**). Ces éléments sont les principaux habitats semi-naturels en Europe. Leur rôle pour de nombreux auxiliaires des cultures en tant que sites de refuge, de nourrissage, de reproduction, et d'hivernation est bien établi (e.g. Bianchi *et al.*, 2006). Cette métrique est cependant assez restrictive. Elle ne prend pas en considération d'autres zones de régulation écologique comme les bandes enherbées ou les prairies permanentes peu productives (Geiger *et al.*, 2009). Elle masque également la diversité des éléments boisés (bois vs. haies vs. friches) qui peuvent jouer des rôles différents en fonction des espèces et de leurs exigences écologiques (voir Fahrig *et al.*, 2011). Outre le pourcentage en habitats semi-naturels, il serait intéressant d'intégrer dans nos modèles statistiques leur diversité, mesurée par exemple grâce à un indice de Shannon (voir Hiron *et al.*, 2015).

Nous avons caractérisé l'hétérogénéité de configuration des habitats semi-naturels par la longueur du réseau de haies en bordure de parcelles agricoles (Concepcion *et al.*, 2012) (**Tableau VI.2**). L'hétérogénéité de configuration est un paramètre peu étudié, même si l'on retrouve dans la littérature quelques études qui mesurent des longueurs d'interfaces (Duflot *et al.*, 2014), des densités de patches (Hiron *et al.*, 2015) ou la proximité entre tâches d'habitats (Hendrickx *et al.*, 2007). La longueur du linéaire de haies en bordure de parcelles équivaut à calculer une longueur d'interfaces entre surfaces cultivées et habitats semi-naturels boisés.

Elle traduit l'accessibilité dans le paysage de ces zones refuges et/ou ressources, et permet d'étudier la complémentarité des habitats en lien avec les déplacements des individus dans la mosaïque (Dunning *et al.*, 1992; Vasseur *et al.*, 2013). Cette métrique ignore cependant d'autres types de bordures de champ non-cultivées (bandes herbeuses, talus, fossés) qui jouent aussi un rôle important pour les auxiliaires des cultures (Dennis and Fry, 1992; Varchola and Dunn, 2001), et qu'il serait intéressant de prendre en compte dans nos modèles.

2.1.1.2. Hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures

Nous avons caractérisé l'hétérogénéité de composition de la mosaïque agricole par un indice de diversité de Shannon, qui mesure la diversité et l'équitabilité des différents types de cultures (**Tableau VI.2**). Une diversité de cultures plus importante offre une diversité d'habitats et de ressources favorables à différentes espèces, ainsi qu'aux espèces nécessitant plusieurs ressources au cours de leur cycle de développement (Fahrig *et al.*, 2011). Cette métrique est transposable à différents contextes paysagers et systèmes de production. Ceci nous a permis (dans le cadre du projet européen Farmland) d'analyser de façon simultanée différentes régions dont les paysages étaient composés de cultures de nature différente. Cette métrique est cependant très dépendante des choix initiaux quant aux catégories de cultures (**voir Annexe I.1**), qui peuvent être faits de façon arbitraire ou en essayant de prendre en considération les exigences écologiques des espèces (**voir section 2.3**). Cette métrique est également indépendante de la nature des cultures qui composent le paysage (**Figure VI.2**).



Or, les communautés de carabes varient en fonction des type de culture, qui diffèrent par les conditions microclimatiques et les pratiques agricoles associées (e.g. Holland and Luff, 2000). La nature des couverts conditionne la qualité de la ressource à laquelle ont accès les espèces étudiées. Un paysage présentant une faible diversité de cultures mais essentiellement composé

de prairies n'offre pas les mêmes ressources qu'un paysage essentiellement composé de parcelles de maïs. Il serait intéressant d'intégrer dans nos modèles la proportion des différents types de cultures susceptibles de jouer un rôle favorable ou défavorable pour les organismes considérés (e.g. Purtauf *et al.*, 2005b; Batáry *et al.*, 2007), à condition que ces proportions ne soient pas corrélées à l'indice de Shannon (comme c'est le cas de la prairie en région Armorique, voir Chapitre V).

Nous avons caractérisé l'hétérogénéité de configuration de la mosaïque des cultures par la taille moyenne du parcellaire (Table VI.2). Lorsque la taille moyenne des parcelles diminue, les interfaces entre différents types de cultures sont susceptibles d'augmenter, favorisant la complémentarité entre cultures. Cependant, cette métrique est très fortement corrélée à la longueur de bordures de champ non-cultivées. Elle traduit également l'accessibilité des habitats semi-naturels, ainsi que l'accessibilité des éléments cultivés à partir des zones refuges (Östman *et al.*, 2001b; Fahrig *et al.*, 2015). Cette métrique est très intéressante à prendre en compte et a un impact fort sur les communautés d'auxiliaires présentes dans les parcelles agricoles (voir section 1). Mais elle est redondante avec la longueur du linéaire de haies ou de bordures de champ non-cultivées (section 2.1.1.1). De plus, elle ne caractérise pas vraiment la répartition spatiale des différents types de cultures dans le paysage (Figure VI.3). Cette distribution spatiale des cultures pourrait être estimée par d'autres métriques comme le nombre de patchs d'un même type de culture (Hiron *et al.*, 2015) (Figure VI.3), la moyenne et/ou l'écart-type de la taille des patchs d'un même type de culture, ou encore en travaillant sur des longueurs d'interfaces entre cultures de même nature et cultures de nature différente.

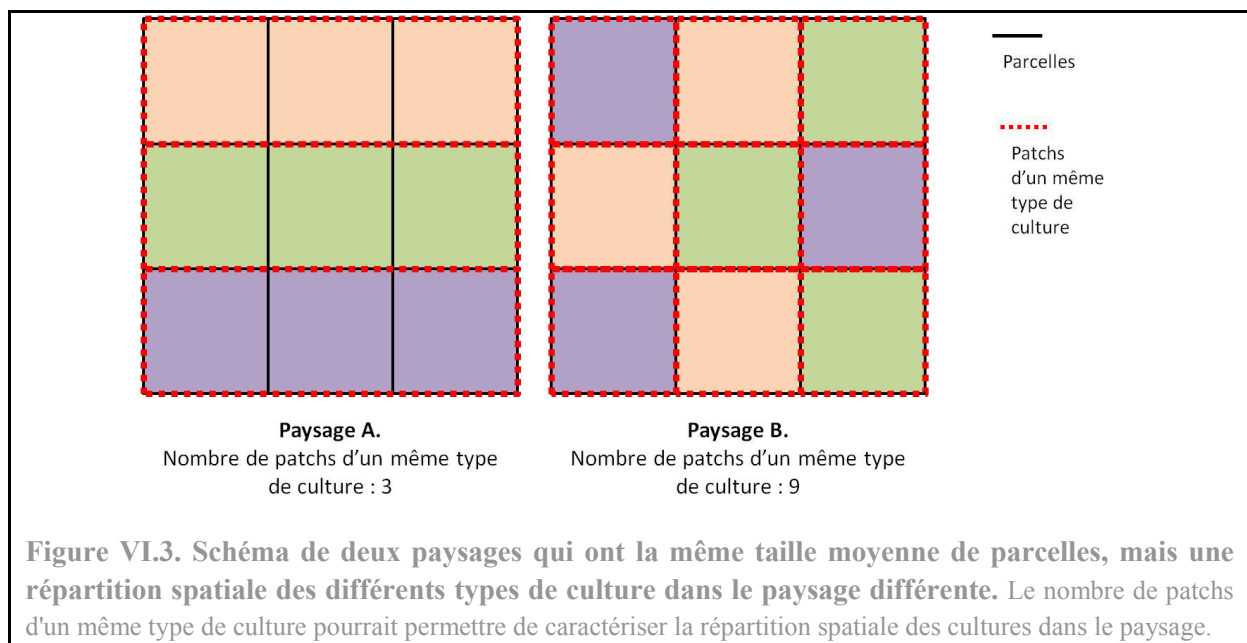


Tableau VI.2. Récapitulatif des métriques d'hétérogénéité utilisées dans le cadre de cette thèse; intérêts et limites.

Hétérogénéité spatiale	Habitats semi-naturels	Composition	Métrique : % d'habitats boisés <i>Rend compte de la disponibilité dans le paysage de zones refuges ou ressources</i> Mais : <i>Ne prends pas en compte d'autres types d'habitats (ex. prairies permanentes). Ne rend pas compte de la diversité et de l'hétérogénéité des habitats semi-naturels (ex. bois, linéaires boisés, friches)</i> Autre métrique : Intégrer également l'indice de Shannon des différents types d'habitats semi-naturels
		Configuration	Métrique : Longueur du linéaire de haies (m) (= interfaces éléments boisés et surfaces cultivées) <i>Accessibilité dans le paysage des zones refuges ou ressources.</i> Mais : <i>Ne prends pas en compte d'autres types de bordures de champs (bandes herbeuses, talus, fossés)</i> Autres métriques : Intégrer également la longueur de bordures herbeuses / Longueur totale de bordures de champ non cultivées
	Mosaïque des cultures	Composition	Métrique : Diversité des cultures (indice de shannon) <i>Prends en compte la diversité de la ressource disponible pour une large gamme d'espèces. Métrique facilement transposable à différents contextes paysagers et systèmes de production</i> Mais : <i>Comment classer les différents types de cultures? Métrique très générale qui ne prend pas en compte la nature des cultures et la qualité de la ressource pour les organismes considérés.</i> Autres métriques : Analyse conjointe des proportions de différents types de cultures jouant un rôle favorable ou défavorable pour les organismes considérés
		Configuration	Métrique : Taille moyenne du parcellaire (ha) <i>Métrique concrète, simple à utiliser, et qui est parlante pour les agriculteurs et les décideurs publiques</i> Mais : <i>Ne permet pas de séparer l'effet de la configuration de la mosaïque des cultures de l'effet de la quantité de bordures de champ non-cultivées. Ne décrit pas la répartition spatiale des différents types de cultures dans le paysage.</i> Autres métriques : Nombre de patchs de cultures d'une même nature; Moyenne et/ou écart-type de la taille des patchs de cultures de même nature
Hétérogénéité temporelle	Mosaïque des cultures	Composition	Métriques : Diversité des cultures sur cinq ans (indice de shannon); Changements dans la diversité des cultures; Fréquence des successions culturelles; Changements dans la composition des cultures <i>Métriques qui synthétisent différents aspects de l'hétérogénéité temporelle de la composition de la mosaïque agricole. Métriques facilement transposables à différents contextes paysagers et systèmes de production.</i> Mais : <i>Métriques très générales, qui peuvent être difficiles à interpréter, et qui ne prennent pas en compte de façon directe la nature des cultures et les changements dans la qualité de la ressource.</i> Autres métriques : Analyse conjointe des changements dans les proportions de différents types de cultures susceptibles de jouer un rôle favorable ou défavorables pour les organismes considérés. Comment prendre en compte l'hétérogénéité temporelle de la configuration de la mosaïque agricole? (hétérogénéité des interfaces entre différents types de cultures?)

2.1.2. Hétérogénéité temporelle

Nous avons caractérisé l'hétérogénéité temporelle de la composition de la mosaïque des cultures par quatre métriques différentes : 1) la diversité des cultures sur cinq ans, 2) les changements dans la diversité des cultures, 3) la fréquence des successions culturales, et 4) les changements dans la composition des cultures (**Tableau VI.2**). Ces métriques nous ont permis de synthétiser différents aspects de l'hétérogénéité temporelle de la composition de la mosaïque agricole : 1) la diversité des ressources sur une période de cinq ans, 2) la stabilité de cette diversité de ressources, 3) la stabilité de la localisation des différentes ressources dans le paysage, et 4) la stabilité de la nature de ces ressources. Ces nouvelles métriques nous ont permis de mettre en évidence l'importance de l'histoire récente du paysage pour les auxiliaires des cultures (**voir section 1**). Ces métriques sont transposables à différents contextes paysagers et systèmes de production, mais elles présentent les mêmes inconvénients que ceux cités précédemment pour l'indice de Shannon. Il serait intéressant d'intégrer dans nos modèles des métriques qui prennent en compte les changements de surface ou la fréquence de retour de certains types de couverts en particulier, susceptibles de jouer un rôle favorable ou défavorable pour les organismes considérés (Thies *et al.*, 2008; Le Féon *et al.*, 2013; Schneider *et al.*, 2015). Ces métriques sont plus faciles à interpréter d'un point de vue écologique, mais sont cependant plus difficilement généralisables entre taxa et contextes environnementaux.

2.2. Vers une approche fonctionnelle des paysages agricoles

En ce qui concerne l'hétérogénéité spatiale des paysages, nous avons fait le choix d'analyser de façon séparée les habitats semi-naturels et les surfaces cultivées. Cette distinction permet de séparer les cultures d'autres habitats pour lesquels la fréquence et l'intensité des perturbations anthropiques est plus faible. Elle nous a permis de mettre en évidence le rôle complémentaire de ces deux grands types d'occupation des sols (**voir section 1**). Mais il serait intéressant d'aller un peu plus loin dans la caractérisation des couverts et de ne pas se limiter à cette approche trop dichotomique surfaces cultivés / habitats non-cultivés. Le travail de thèse de Rémi Duflot (Duflot, 2013) met en évidence que les prairies (permanentes comme temporaires) abritent des communautés de coléoptères carabiques distinctes de celles des cultures annuelles et des habitats boisés. Ces éléments peuvent être considérés comme une troisième catégorie d'occupation des sols, qui joue un rôle important dans les processus de complémentarité entre couverts.

Cette approche pose la question de la définition des différentes classes d'occupation des sols, qui peut se faire avec ou sans prise en considération de leur rôle écologique pour les groupes d'espèces étudiés. Dans le cadre de cette thèse, nous avons suivi la démarche générale mise en place dans le cadre du projet européen FarmLand, et nous avons caractérisé les

paysages agricoles par leur hétérogénéité "structurelle". Les types d'occupation du sol sont classés en différentes catégories de couverts selon leurs modes de gestion ou leurs caractéristiques physiques (**voir Annexe I.1**). L'article de Fahrig *et al.* (2011), qui est la base du projet Farmland, souligne cependant l'importance de prendre en considération l'hétérogénéité "fonctionnelle" des paysages : « *la description et la mesure de l'hétérogénéité devraient être basées sur les fonctions attendue (par exemple la fourniture de nourriture, de sites de nidification ou de voies de dispersion) fournies par cette hétérogénéité à l'espèce ou aux groupes d'espèces d'intérêt* ».

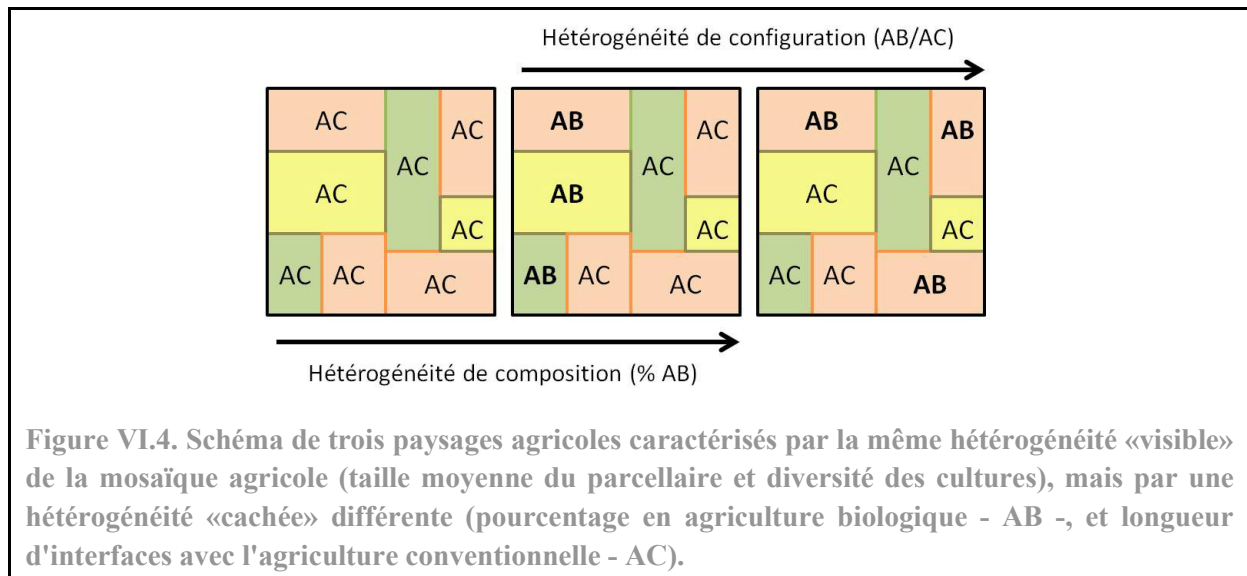
Comment caractériser les paysages par leur hétérogénéité fonctionnelle? Deux approches sont envisageables. La première (voir Duflot, 2013) consiste à définir *a posteriori* les catégories de couverts en fonction des communautés qu'ils hébergent. Cette approche requiert cependant d'échantillonner l'ensemble des couverts d'un paysage. Ce genre d'approche est également difficile à mettre en place dans des études à large échelle, qui intègrent des contextes régionaux et environnementaux variés susceptibles d'influencer eux-mêmes la composition des communautés d'auxiliaires (Schweiger *et al.*, 2005). La deuxième approche (voir Fahrig *et al.*, 2011) consiste à définir les catégories de couverts à partir des connaissances bibliographiques disponibles quant aux ressources qu'ils fournissent aux groupes d'espèces étudiés. Cependant, même pour les carabes, qui sont l'un des taxons les plus connus en entomologie (voir notamment Kotze *et al.*, 2011), les connaissances concernant les exigences écologiques et les traits d'histoire de vie des différentes espèces qui dominent les assemblages en milieu agricole sont inégales et incomplètes. Une telle approche reste donc selon nous encore difficile à mettre en place, et nécessite avant tout d'approfondir les connaissances disponibles sur le rôle des différents types de cultures et d'habitats semi-naturels pour les groupes d'espèces étudiés.

2.3. Hétérogénéité de la mosaïque des cultures : prendre en compte les pratiques agricoles

De nombreux travaux ont mesuré à l'échelle de la parcelles les effets de certaines pratiques agricoles (type de culture, densité de semis, produits phytosanitaires, labour) (e.g. Holland and Luff, 2000), ou de modes de production (agriculture biologique ou conventionnelle) (e.g. Bengtsson *et al.*, 2005), sur la biodiversité et les services écosystémiques. Cependant, les pratiques agricoles sont peu prises en compte dans la description de l'hétérogénéité spatiale des paysages (Puech, 2014).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons décrit à l'échelle du paysage deux caractéristiques des surfaces agricoles : la taille du parcellaire et la nature des cultures. Nous avons montré que l'organisation du parcellaire tout comme la diversité des cultures dans le paysage sont deux variables qui influencent la biodiversité présente dans les parcelles de céréales (**voir**

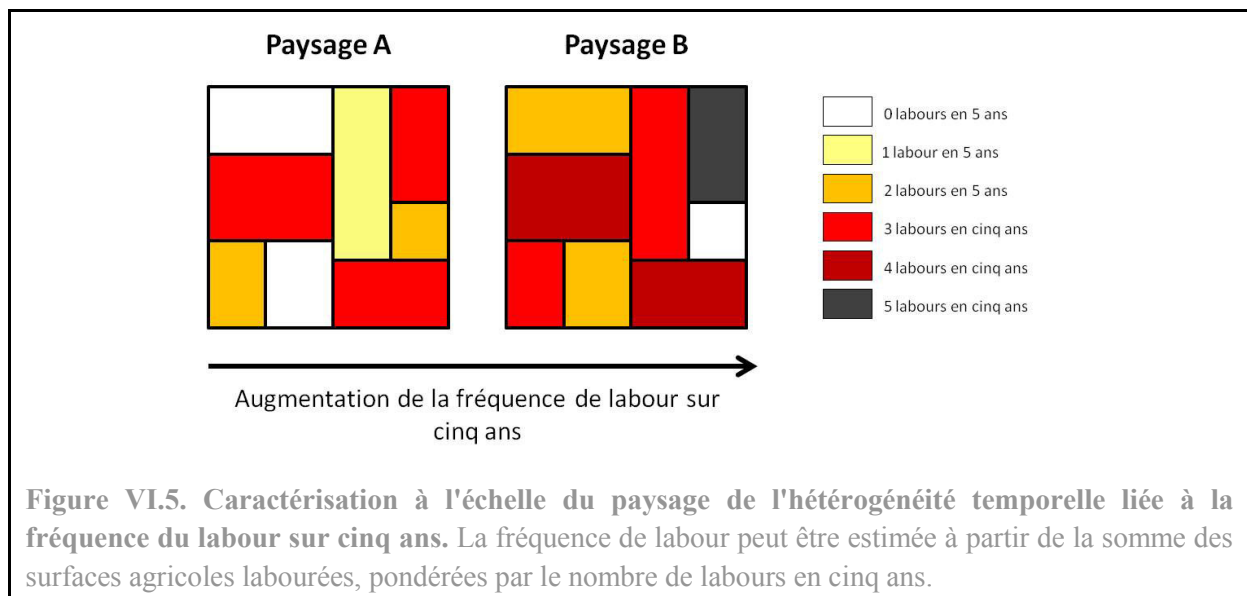
section 1). Ces deux caractéristiques des surfaces agricoles sont faciles à caractériser et à cartographier à partir de relevés terrains ou d'images satellites, car elles sont "visibles". Mais la diversité des pratiques agricoles et leur organisation au niveau du paysage produit un type d'hétérogénéité qui n'est pas toujours détectable à l'œil nu ou grâce à la télédétection. Cette hétérogénéité est décrite par Vasseur *et al.* (2013) par le concept d' « *hétérogénéité cachée* » (**Figure VI.4**). La prise en compte de l'hétérogénéité liée aux pratiques permettrait notamment une représentation plus fonctionnelle des paysages (**voir section 2.2**) (Fahrig *et al.*, 2011).



La caractérisation de l'hétérogénéité "cachée" peut être assez simple lorsque l'on ne considère que la dichotomie de certains modes de production (agriculture biologique vs. agriculture conventionnelle par exemple). Des études ont montré que les paysages présentant de larges surfaces en agriculture biologique sont plus favorables à la biodiversité (Holzschuh *et al.*, 2008; Rundlöf *et al.*, 2008; Gabriel *et al.*, 2010). La prise en compte de l'hétérogénéité "cachée" devient plus compliquée lorsque l'on s'intéresse de façon plus fine à la diversité des pratiques. Le travail de thèse de Camille Puech (Puech, 2014) propose des pistes de réflexion à ce sujet. Il met en évidence l'existence d'une large diversité de pratiques agricoles dans les systèmes en agriculture biologique comme en agriculture conventionnelle, et identifie les pratiques qui permettent de favoriser les auxiliaires quel que soit le mode de production.

Cependant, outre l'hétérogénéité spatiale qu'elles engendrent, les pratiques agricoles sont le moteur principal de l'hétérogénéité temporelle intra et interannuelle des paysages agricoles (Vasseur *et al.*, 2013). Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'un des aspects de l'hétérogénéité temporelle interannuelle des paysages agricoles : les successions culturales. Nos résultats ont montré que des paysages dans lesquels la diversité des cultures était très variable d'une année à l'autre favorisaient quelques espèces de carabes inféodées aux

cultures (*Poecilus cupreus*; *Pterostichus melanarius*) (voir section 1). Cependant, les différentes métriques que nous avons utilisées n'intègrent pas de façon directe l'hétérogénéité "cachée" que nous venons d'évoquer. Prenons l'exemple de la métrique qui mesure la fréquence des successions culturales (Rate of crop succession, voir Chapitre V). Une parcelle qui reste en maïs cinq années consécutives est considérée de la même façon qu'une parcelle qui reste en prairie cinq ans de suite : aucune d'entre elles ne présente de changements de la nature du couvert. Ces deux parcelles témoignent malgré tout de fréquences de labour ou de traitements phytosanitaires très différentes. Or des études montrent que ces variables influencent les auxiliaires des cultures et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs (e.g. Thomas and Jepson, 1997; Holland and Luff, 2000). Sherratt and Jepson (1993) montrent notamment que les chances d'un prédateur polyphage de persister dans une parcelle traitée dépendent de la quantité de parcelles traitées alentour. Il serait donc intéressant d'aller plus loin dans la caractérisation de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque agricole, en intégrant l'hétérogénéité cachée liée aux pratiques agricoles (voir Figure VI.5). Cependant, l'acquisition d'informations sur les pratiques sur les cinq dernières années pour un ensemble de paysages exige un travail d'enquêtes très coûteux en temps et se heurte encore aujourd'hui à des verrous méthodologiques importants (Puech, 2014).



3. Perspectives concernant l'évaluation des effets de l'hétérogénéité du paysage sur les communautés d'auxiliaires et le contrôle biologique des ravageurs

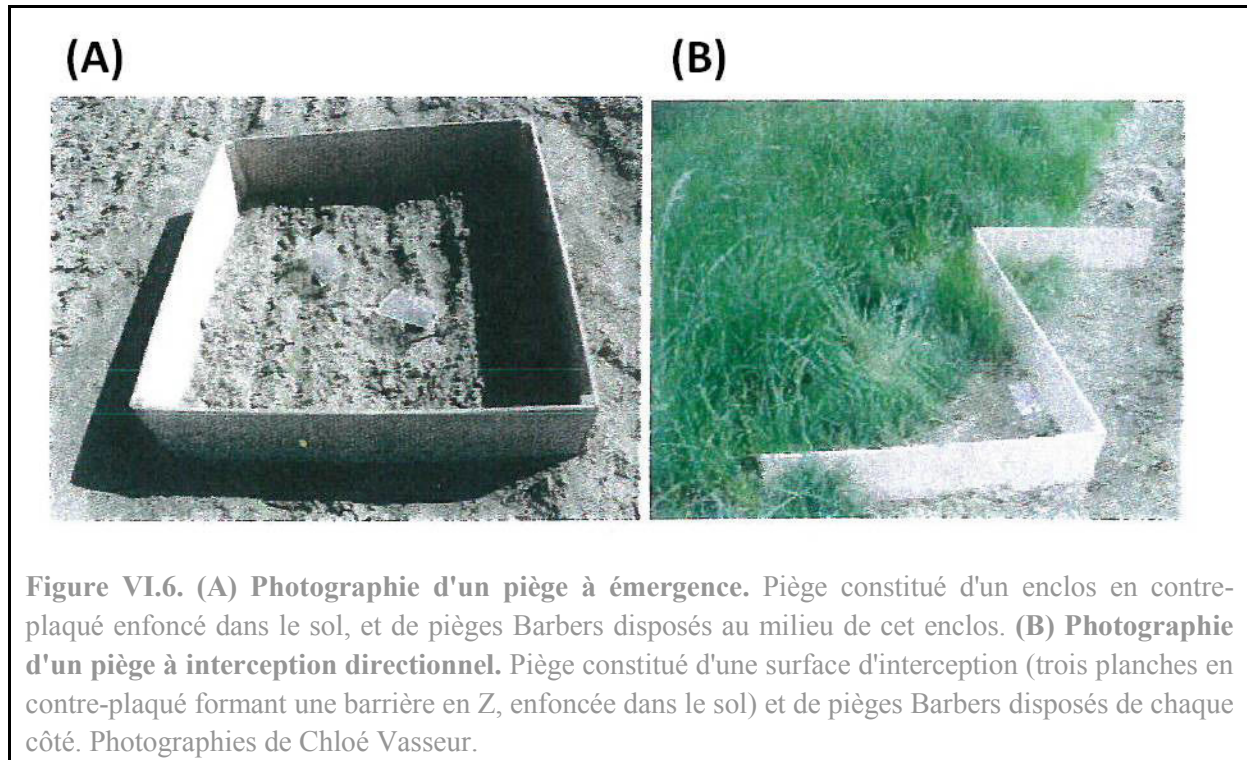
4.1. Etudier la dynamique des populations d'auxiliaires

Une meilleure compréhension de l'influence de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages sur les communautés d'auxiliaires nécessite de s'intéresser à la dynamique spatio-temporelle des populations concernées. L'effet de variables environnementales sur la dynamique des populations est cependant difficile à évaluer à partir de simples études de terrain. Cela requiert l'utilisation de modèles de simulation spatialement explicites, souvent propres à chaque espèce, et dont le paramétrage nécessite beaucoup de données sur la démographie et le comportement des espèces considérées (voir par exemple Pichancourt *et al.*, 2006).

Cependant, dans le cas de groupes relativement mobiles comme les carabes et les araignées, la structuration spatiale des populations est en grande partie le résultat des comportements individuels de déplacements et de dispersion. Pour comprendre le rôle de la mosaïque des cultures et des habitats non cultivés sur la dynamique intra- et interannuelle des communautés d'auxiliaires, une première approche consiste à étudier les déplacements des individus et les flux de populations au niveau des interfaces entre différents types de couverts. Dans son travail de thèse, Chloé Vasseur a mis au point une étude terrain couplant différentes méthodes de piégeages des coléoptères carabiques. Cette méthode permet de mieux appréhender les processus saisonniers à partir de simples mesures d'activité-densité (voir aussi Burel *et al.*, 2013; Russon and Woltz, 2014). Les jeunes adultes émergeant du sol étaient capturés au moyen de pièges à émergence. L'activité-densité des adultes était mesurée par des pièges Barbers libres. Les déplacements des adultes étaient évalués grâce à des pièges à interception directionnels (voir Figure VI.6). Cette approche a été testée sur une seule espèce de carabes (*Pterostichus melanarius*, voir Burel *et al.*, 2013) mais pourrait être étendue aux quelques espèces dominant les assemblages dans les parcelles cultivées.

Ce genre d'étude exige un travail de terrain assez lourd, qui est difficile à mettre en place sur un nombre de paysages très important. Cependant, lors de travaux semblables à ceux mis en place dans le cadre de cette thèse, il serait envisageable de sélectionner quelques paysages présentant un niveau d'hétérogénéité contrastée (notamment en termes de diversité des cultures et de taille moyenne du parcellaire). Dans chacun de ces paysages, il serait possible de placer des pièges à émergence au niveau des bordures de champ non cultivées et des différents types de cultures, ainsi que des pièges à interception au niveau des interfaces entre ces différents types d'occupation des sols. L'ajout de pièges d'interception en vol (window

traps ou tentes malaises) permettrait d'estimer également les flux d'espèces de carabes qui se dispersent en volant (Van Huizen, 1977; Macfadyen and Muller, 2013). L'utilisation de pièges collants (sticky traps; Greenstone *et al.*, 1985) serait une autre alternative permettant d'estimer les flux d'araignées qui se dispersent par ballooning. Ces études pourraient être menées sur une année entière. Ceci permettrait d'apporter des éléments de discussion concernant les mouvements intra-saisonniers des arthropodes adultes, ainsi que les mouvements interannuels de redistribution des individus au sein de la mosaïque paysagère.



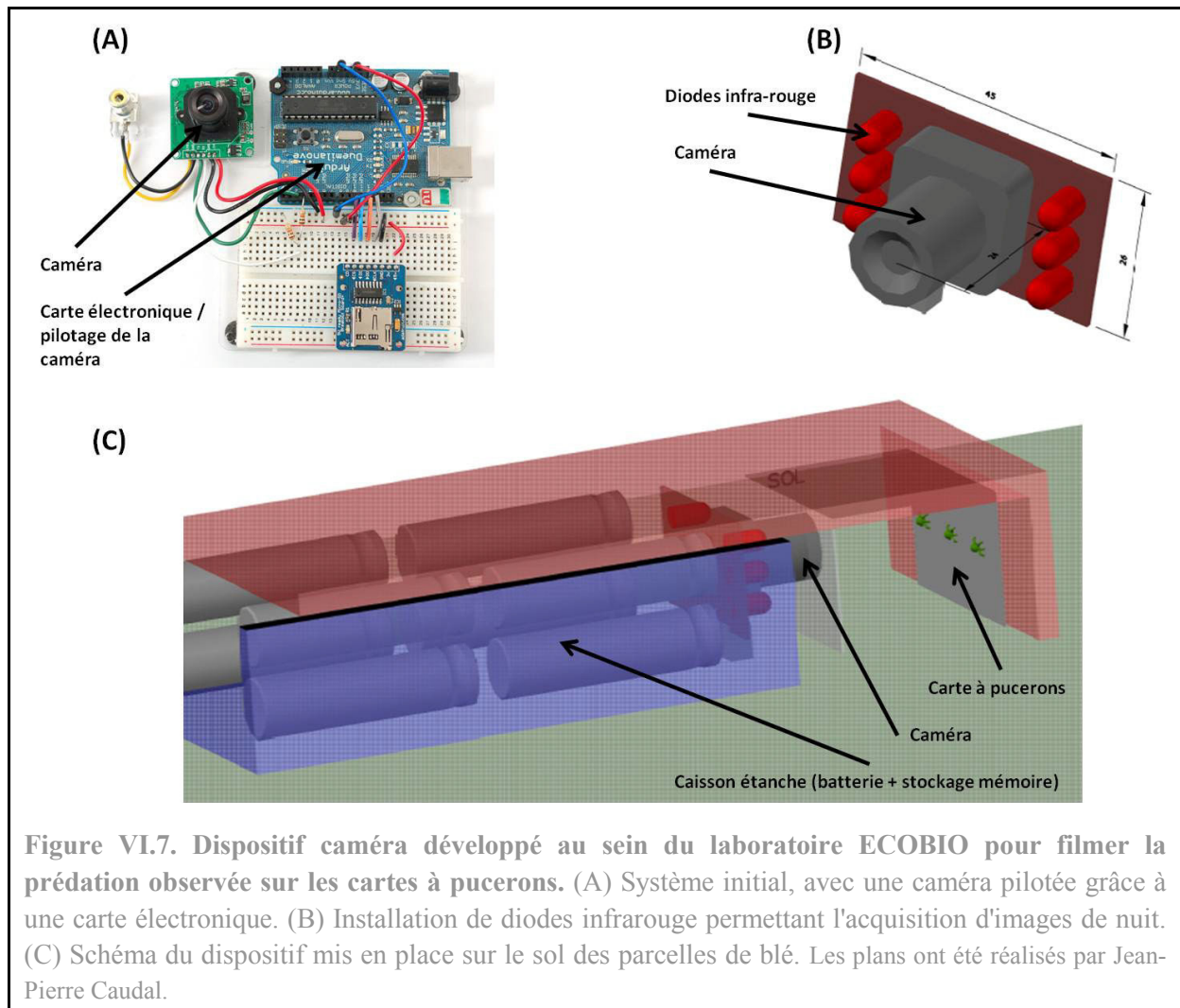
4.2. Comment mesurer le contrôle biologique des ravageurs ?

Dans le cadre de cette thèse, nous avons estimé le potentiel de prédation des parcelles en utilisant des pucerons sentinelles introduits dans les parcelles sur des cartes de prédation. Cette méthode a déjà été utilisée dans le cadre de plusieurs études scientifiques (e.g. Östman, 2004; Geiger *et al.*, 2010). Les résultats du **Chapitre II** montrent que les taux de prédation mesurés par les cartes à pucerons sont corrélés à l'activité-densité des carabes (voir aussi Östman, 2004). Mais les taux de prédation ne sont pas corrélés à la structure des communautés d'araignées, qui occupent pourtant, dans les parcelles agricoles, un rôle important en tant qu'auxiliaires généralistes (Nyffeler and Sunderland, 2003).

Des questions persistent quant à l'utilisation qui peut être faite des résultats obtenus à partir de ce genre de protocoles. Ce dispositif donne-t-il une bonne estimation du potentiel de

contrôle biologique engendré par les communautés d'auxiliaires généralistes? Avons-nous le droit d'établir des liens entre la structure des communautés d'auxiliaires généralistes piégés dans les parcelles et le potentiel de prédation observé grâce aux cartes à pucerons? Pour répondre à ces questions, il serait indispensable de connaître dans un premier temps la nature des arthropodes ayant consommé les pucerons introduits dans les parcelles. L'observation directe permettrait d'apporter des éléments de discussion intéressants (Merfield *et al.*, 2004) (Smith and Gardiner, 2013). Romain Georges et Jean-Pierre Caudal (ingénieurs d'étude CNRS - Unité ECOBIO) développent en ce moment un dispositif caméra qui devrait permettre de filmer les cartes à pucerons dans les parcelles pendant 24 heures (**Figure VI.7**). Le système est équipé d'un caisson étanche, d'une batterie puissante, d'une carte mémoire pour le stockage des images, et de diodes infrarouge permettant l'acquisition d'images de nuit. Il est équipé également d'un système de détection de mouvements permettant d'économiser la batterie et de réduire le temps de traitement des images une fois les données acquises. Le système de détection de mouvements consiste en un système de déclenchement de photo par capteur de vibration. Les pucerons sont collés sur les capteurs, et quand un prédateur s'attaque au puceron, cela déclenche une photographie. Des premiers tests ont été réalisés en laboratoire, et les images permettent d'identifier si le prédateur est un carabe ou une araignée pour les espèces de taille supérieure à 6 mm. Le système de détection de mouvements est également efficace pour ces espèces, mais se déclenche de façon plus aléatoire pour des individus de petite taille (< 4 mm). Les essais devraient se poursuivre d'ici à l'année prochaine, avec des essais prévus dans les parcelles au printemps prochain.

Plusieurs articles de recherche ou de synthèse sur les relations entre paysage et contrôle biologique (e.g. Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Chaplin-Kramer *et al.*, 2013; Veres *et al.*, 2013) mettent en avant la nécessité de quantifier l'efficacité de la lutte biologique de façon plus directe. Cela peut se faire en prenant en compte par exemple 1) la croissance des populations de ravageurs en lien avec les populations d'auxiliaires, 2) les dégâts évités sur les cultures, ou 3) les pertes de rendement évitées. Mais l'ensemble des études qui visent à tester l'effet du paysage sur le contrôle biologique des ravageurs sont conduites aujourd'hui dans des paysages réels où l'utilisation d'insecticides est encore élevée. Ces traitements phytosanitaires compliquent l'interprétation des résultats quant à l'effet de variables paysagères sur les populations de ravageurs, les dégâts observés sur les plantes ou encore les rendements. Les résultats sont donc difficilement extrapolables à des paysages futurs où l'utilisation de pesticides serait faible (Veres *et al.*, 2013). Les fermes expérimentales ont sûrement un rôle important à jouer dans la mise en place d'études testant les effets de l'hétérogénéité des paysages (notamment en termes de taille moyenne du parcellaire, diversité des cultures et successions culturales) tout en limitant l'influence de certaines pratiques agricoles comme les traitements phytosanitaires.



4. Conclusion et perspectives concernant la protection intégrée des cultures et l'aménagement des paysages agricoles

Nous avons mis en évidence, dans le cadre de ce travail, que l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles - et notamment **la taille moyenne du parcellaire, la diversité des cultures et sa variabilité interannuelle** - influencent les auxiliaires généralistes et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs. Ce sont donc des leviers d'action potentiels pour la protection intégrée des cultures. La diversité des cultures génère dans le paysage une mosaïque de couverts présentant des complémentarités écologiques pour les auxiliaires. La diminution de la taille du parcellaire permet de répartir spatialement ces cultures, et leur imbrication facilite les déplacements des prédateurs entre couverts. La diminution de la taille du parcellaire augmente également la densité de bordures de champ (zones ressource et refuge pour les ennemis naturels des ravageurs) et facilite la colonisation des parcelles par les auxiliaires.

L'organisation des cultures apparaît donc comme un levier d'action important, complémentaire à la préservation des habitats semi-naturels dans le paysage, pour gérer des populations d'auxiliaires et promouvoir le contrôle biologique des ravageurs. Certaines mesures agro-environnementales (MAE), comme l'aide à la diversité des assolements (MAE diversification), peuvent aider à promouvoir la diversité des cultures à l'échelle de l'exploitation agricole. Une étude réalisée par l'INRA (Meynard *et al.*, 2013) souligne cependant qu'une vraie diversification des productions peut-être contrainte par :

- 1) un faible développement de l'industrie semencière et de l'agrofourmiture (e.g. machinisme associées;
- 2) un manque de connaissances et de références sur la conduite de nouvelles cultures, et la nécessité de mettre en place un processus d'apprentissage autour de ces cultures;
- 3) des incompatibilités au niveau de l'exploitation en termes de parcellaire, temps de travail, matériel et stockage;
- 4) un faible développement des filières en aval.

Cependant, même si l'organisation des cultures est réfléchie à l'échelle de la parcelle ou de l'exploitation, la mosaïque agricole qui résulte de l'agrégation d'exploitations individuelles peut être très aléatoire (Thenail *et al.*, 2009). **Comment gérer l'hétérogénéité spatiale ou temporelle à l'échelle d'un paysage de l'ordre de 1km², très souvent composé de parcelles appartenant à plusieurs exploitations agricoles?** Nous pensons que deux approches peuvent être envisagées.

La première consiste à promouvoir les **échanges parcellaires**, dans l'objectif de diminuer le morcellement des exploitations agricoles. Cet acte par lequel les parties s'accordent pour échanger une ou plusieurs parcelles peut prendre différentes formes (voir

<http://www.ademe.fr/sites/default/files/assets/documents/les-echanges-parcellaires.pdf>) : 1) échanges de propriétés (la parcelle change de propriétaire et de locataire), 2) échanges de fermiers (échange de locataire et élaboration de nouveaux baux), ou 3) échanges en jouissances (changement de locataire mais uniquement dans l'usage). Le regroupement des parcelles d'une exploitation permettrait de mieux concilier spatialement l'unité de gestion des parcelles cultivées (c'est-à-dire l'exploitation agricole), et la mosaïque agricole dans laquelle évoluent les espèces et se déroulent les processus écologiques à la base de services écosystémiques. Cependant, un parcellaire regroupé aboutit souvent à un agrandissement des parcelles et une diminution de la diversité des cultures, ce qui est contraire à l'effet recherché.

La deuxième approche consiste à favoriser les **dispositifs de gestion collective** des paysages selon une approche environnementale (voir Papy and Torre, 2003). Un exemple intéressant est celui de l'association SOMEA, dans la Somme. Au début des années 2000, dans l'objectif de limiter le ruissellement et l'érosion des sols sur un bassin versant, l'association a mis en place des démarches de négociation annuelle des assolements (Joannon, 2012). Après enquête auprès des agriculteurs, des cartes d'assolement prévisionnels étaient produites au printemps. Les agriculteurs pouvaient librement consulter cette carte et s'organiser entre eux pour modifier des affectations de culture dans les zones présentant des risques de ruissellement (du fait d'agréations spatiales de cultures d'hiver ou de printemps). Aujourd'hui, des dispositifs tels que les Groupements d'Intérêt Economique et Environnemental (GIEE ou GI2E, qui associent plusieurs exploitations agricoles engagées dans une démarche pour l'agro-écologie, voir <http://agriculture.gouv.fr/file/giee-laafcle87eff2pdf>) pourraient permettre de favoriser, à l'échelle des paysages, la gestion collective de l'organisation du parcellaire et des cultures en prenant en compte des objectifs environnementaux.

Bibliographie

- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology* 15, 24-33.
- Al Hassan, D., Parisey, N., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2012. Relationship between landscape composition and the abundance of aphids and their natural enemies in crop fields. *European Journal of Environmental Sciences* 2.
- Alavanja, M.C., Hoppin, J.A., Kamel, F., 2004. Health Effects of Chronic Pesticide Exposure: Cancer and Neurotoxicity. *Annu. Rev. Public Health* 25, 155-197.
- Asteraki, E., 1993. The potential of carabid beetles to control slugs in grass/clover swards. *Entomophaga* 38, 193-198.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108, 205-217.
- Ayre, K., 2001. Effect of predator size and temperature on the predation of *Deroceras reticulatum* (Muller)(Mollusca) by carabid beetles. *Journal of Applied Entomology* 125, 389-395.
- Barbaro, L., Van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32, 321-333.
- Barton, K., 2013. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.9.0. <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn>.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I., Erdős, S., 2007. Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions* 13, 196-202.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., 2012. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-0. <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182-188.
- Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., in press. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*.
- Beyer, H.L., 2004. Hawth's analysis tools for ArcGIS. Available at <http://www.spatial ecology.com/htools>.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 1715-1727.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmanns, M., Simova, P., Verboom, J., Van

- Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45, 141-150.
- Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O., Wiltshire, C.W., Hughes, L., 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology* 69, 367-379.
- Bommarco, R., 1998. Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecological Applications* 8, 846-853.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Breiman, L., 2001. Random forests. *Machine learning* 45, 5-32.
- Burel, F., 1989. Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology* 2, 215-226.
- Burel, F., 1992. Effect of landscape structure and dynamics on species diversity in hedgerow networks. *Landscape Ecology* 6, 161-174.
- Burel, F., Aviron, S., Baudry, J., Le Féon, V., Vasseur, C., 2013. The structure and dynamics of agricultural landscapes as drivers of biodiversity. *Landscape ecology for sustainable environment and culture*. Springer, pp. 285-308.
- Burel, F., Baudry, J., 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19, 47-60.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y.R., Millán de la Peña, N., 2004. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning* 67, 195-204.
- Burnham, K.P., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33, 261-304.
- Carcamo, H.A., Spence, J.R., 1994. Crop type effects on the activity and distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology* 23, 684-692.
- Carrière, Y., Ellsworth, P.C., Dutilleul, P., Ellers-Kirk, C., Barkley, V., Antilla, L., 2006. A GIS-based approach for areawide pest management: the scales of *Lygus hesperus* movements to cotton from alfalfa, weeds, and cotton. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 118, 203-210.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, e1400253.
- Chang, G.C., Snyder, W.E., 2004. The relationship between predator density, community composition, and field predation of Colorado potato beetle eggs. *Biological Control* 31, 453-461.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N.J., Kremen, C., 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 181, 206-212.
- Chaplin-Kramer, R., Kremen, C., 2012. Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications* 22, 1936-1948.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14, 922-932.

- Chiverton, P., 1986. Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Horn.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology* 109, 49-60.
- Chiverton, P., 1987. Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley. *Annals of Applied Biology* 111, 257-269.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., Tscharnkte, T., 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography* 32, 2007-2014.
- Clough, Y., Kruess, A., Tscharnkte, T., 2007. Organic versus conventional arable farming systems: Functional grouping helps understand staphylinid response. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 285-290.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93, 323-336.
- Coluzzi, K., 2005. Arthropod scavengers of Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) cadavers.
- Concepcion, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batary, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology* 49, 695-705.
- Cushman, S.A., McGarigal, K., Neel, M.C., 2008. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators* 8, 691-703.
- Daily, G., 1997. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.
- Dajoz, R., 2002. *The Coleoptera. Carabids and tenebrionids: ecology and biology*. Éditions Tec & Doc.
- Dancey, C., Reidy, J., 2004. *Statistics without maths for psychology*. Harlow: Pearson Education Limited.
- de Blois, S., Domon, G., Bouchard, A., 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* 16, 421-436.
- de la Peña, N.M., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F., 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 94, 59-72.
- Den Boer, P.J., 1977. Dispersal power and survival: carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous papers* 14.
- Den Boer, P.J., 1990. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biological Conservation* 54, 175-192.
- Dennis, P., Fry, G.L., 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 95-115.
- Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, J.-M., 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 81-106.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder,

- B., Schurr, F.M., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609-628.
- Drapela, T., Moser, D., Zaller, J.G., Frank, T., 2008. Spider assemblages in winter oilseed rape affected by landscape and site factors. *Ecography* 31, 254-262.
- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Duelli, P., 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62, 81-91.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I., Jakob, S., 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54, 193-207.
- Duflot, R., 2013. Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité: quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles? Université Rennes 1.
- Duflot, R., Aviron, S., Ernoult, A., Fahrig, L., Burel, F., 2015. Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecological Research* 30, 75-83.
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., Burel, F., 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica* 56, 19-26.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 169-175.
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.-D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978-2984.
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387-400.
- Ekschmitt, K., Wolters, V., Weber, M., 1997. Spiders, carabids, and staphylinids: the ecological potential of predatory macroarthropods. *Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production*. New York: Marcel Dekker, 307-362.
- Fahrig, L., 1992. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theoretical Population Biology* 41, 300-314.
- Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21, 1003-1015.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-112.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 200, 219-234.
- Firbank, L.G., Petit, S., Smart, S., Blain, A., Fuller, R.J., 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 777-787.
- Foley, J.A., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570-574.

- Forman, R.T., 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10, 133-142.
- Forman, R.T., Godron, M., 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31, 733-740.
- Fournier, E., Loreau, M., 2001. Activity and satiation state in *Pterostichus melanarius*: an experiment in different agricultural habitats. *Ecological Entomology* 26, 235-244.
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks CA.
- French, B.W., Elliott, N.C., 1999. Spatial and temporal distribution of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in riparian strips and adjacent wheat fields. *Environmental Entomology* 28, 597-607.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E., Benton, T.G., 2010. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters* 13, 858-869.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics* 68, 810-821.
- Gardiner, M., Landis, D., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G., 2010. Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean fields. *Biological Control* 55, 11-19.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany* 99, 967-985.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamtker, T., Winqvist, C., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11, 97-105.
- Geiger, F., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* 54, 529-535.
- Greenslade, P., 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *The Journal of Animal Ecology*, 301-310.
- Greenstone, M.H., Morgan, C.E., Hultsch, A.-L., 1985. Spider ballooning: development and evaluation of field trapping methods (Araneae). *Journal of Arachnology*, 337-345.
- Harwood, J.D., Phillips, S.W., Lello, J., Sunderland, K.D., Glen, D.M., Bruford, M.W., Harper, G.L., Symondson, W.O., 2009. Invertebrate biodiversity affects predator fitness and hence potential to control pests in crops. *Biological Control* 51, 499-506.
- Harwood, J.D., Sunderland, K.D., Symondson, W.O., 2004. Prey selection by linyphiid spiders: molecular tracking of the effects of alternative prey on rates of aphid consumption in the field. *Molecular Ecology* 13, 3549-3560.
- Hendrickx, F., Malfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekotter, T., Lens, L., Liira, J., Schweiger, O., Speelmans, M., Vandomme, V., Bugter, R., 2009. Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 18, 607-616.

- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 340-351.
- Hillebrand, H., Bennett, D.M., Cadotte, M.W., 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89, 1510-1520.
- Hiron, M., Berg, Å., Eggers, S., Berggren, Å., Josefsson, J., Pärt, T., 2015. The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 1-13.
- Holland, J.M., 2002. *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Limited.
- Holland, J., Birkett, T., Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* 54, 19-33.
- Holland, J., Thomas, S., 1997. Quantifying the impact of polyphagous invertebrate predators in controlling cereal aphids and in preventing wheat yield and quality reductions. *Annals of Applied Biology* 131, 375-397.
- Holland, J.M., Luff, M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* 5, 109-129.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharnke, T., 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* 117, 354-361.
- Honek, A., Jarosik, V., 2000. The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 97, 517-526.
- Hothorn, T., 2006. Survival ensembles. *Biostatistics* 7, 355-373.
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* 27, 929-941.
- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2014. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24, 52-63.
- Jeanneret, P., Schüpbach, B., Pfiffner, L., Herzog, F., Walter, T., 2003. The Swiss agri-environmental programme and its effects on selected biodiversity indicators. *Journal for Nature Conservation* 11, 213-220.
- Joannon, A., 2012. *Comprendre et maîtriser l'érosion en Pays de Caux: organisation des pratiques agricoles en bassin versant*.
- Jones, M.G., 1979. The abundance and reproductive activity of common Carabidae in a winter wheat crop. *Ecological Entomology* 4, 31-43.
- Jonsen, I.D., Fahrig, L., 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12, 185-197.
- Knost, S.J., Rovner, J.S., 1975. Scavenging by wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *American midland naturalist*, 239-244.
- Koss, A., Snyder, W., 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control* 32, 243-251.
- Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M.J., Lövei, G.L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., 2011. Forty years of carabid beetle research in

- Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 55-148.
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 187-228.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology* 45, 175-201.
- Lang, A., 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134, 144-153.
- Lang, A., Filser, J., Henschel, J.R., 1999. Predation by ground beetles and wolf spiders on herbivorous insects in a maize crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 72, 189-199.
- Lang, A., Gsödl, S., 2001. Prey vulnerability and active predator choice as determinants of prey selection: a carabid beetle and its aphid prey. *Journal of Applied Entomology* 125, 53-61.
- Le Féon, V., 2010. Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles: approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles. Université Rennes 1.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B.E., Baudry, J., 2013. Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, 94-101.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France).
- Lee, Y., Nelder, J., 2000. Two ways of modelling overdispersion in non-normal data. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)* 49, 591-598.
- Lepš, J., Šmilauer, P., 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press.
- Leslie, T., Biddinger, D., Mullin, C., Fleischer, S., 2009. Carabidae population dynamics and temporal partitioning: response to coupled neonicotinoid-transgenic technologies in maize. *Environmental Entomology* 38, 935-943.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 573-592.
- Lovei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology* 41, 231-256.
- Luff, M., 1987. Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* 2, 237-278.
- Macfadyen, S., Muller, W., 2013. Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies.
- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P., Lucas, É., 2010. Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139, 500-507.

- Marc, P., Canard, A., 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62, 229-235.
- Marrec, R., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., Gauffre, B., 2015. Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 199, 282-289.
- Marshall, E., 2004. Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement* 12, 365-404.
- Marshall, E., West, T., Kleijn, D., 2006. Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113, 36-44.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A., Swift, M., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504-509.
- Mauremooto, J., Wratten, S., Worner, S., Fry, G., 1995. Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52, 141-148.
- McGarigal, K., Cushman, S., Ene, E., 2012. FRAGSTATS V4: Spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps, computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Amherst.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., Ene, E., 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. University of Massachusetts, Amherst.
- McGarigal, K., Marks, B.J., 1995. Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- MEA, 2005. Ecosystems and human well-being. Island Press Washington, DC.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* 106, 259-271.
- Men, X., Ge, F., Yardim, E., Parajulee, M., 2004. Evaluation of winter wheat as a potential relay crop for enhancing biological control of cotton aphids. *BioControl* 49, 701-714.
- Menalled, F.D., Lee, J.C., Landis, D.A., 1999. Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl* 43, 441-456.
- Merfield, C., Wratten, S., Navntoft, S., 2004. Video analysis of predation by polyphagous invertebrate predators in the laboratory and field. *Biological Control* 29, 5-13.
- Metzger, J.P., 2008. Landscape ecology: perspectives based on the 2007 IALE world congress. *Landscape Ecology* 23, 501-504.
- Meynard, J.-M., Messéan, A., Charlier, A., Charrier, F., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Savini, I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures: étude au niveau des exploitations agricoles et des filières. *OCL* 20, D403.
- Moreira, F., Russo, D., 2007. Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape Ecology* 22, 1461-1476.

- Moreno, C.R., Lewins, S.A., Barbosa, P., 2010. Influence of relative abundance and taxonomic identity on the effectiveness of generalist predators as biological control agents. *Biological Control* 52, 96-103.
- Murdoch, W.W., 1975. Diversity, complexity, stability and pest control. *Journal of Applied Ecology*, 795-807.
- Murdoch, W.W., Chesson, J., Chesson, P.L., 1985. Biological control in theory and practice. *American Naturalist*, 344-366.
- Noordhuis, R., Thomas, S.R., Goulson, D., 2001. Overwintering populations of beetle larvae (Coleoptera) in cereal fields and their contribution to adult populations in the spring. *Pedobiologia* 45, 84-95.
- Nyffeler, M., Sunderland, K.D., 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 95, 579-612.
- O'Neal, M.E., Zontek, E.L., Szendrei, Z., Landis, D.A., Isaacs, R., 2005. Ground predator abundance affects prey removal in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) fields and can be altered by aisle ground covers. *BioControl* 50, 205-222.
- Öberg, S., Ekbom, B., Bommarco, R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 122, 211-219.
- Öberg, S., Mayr, S., Dauber, J., 2008. Landscape effects on recolonisation patterns of spiders in arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123, 211-218.
- Oelbermann, K., Scheu, S., 2002. Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). *Basic and Applied Ecology* 3, 285-291.
- Oelbermann, K., Scheu, S., 2009. Control of aphids on wheat by generalist predators: effects of predator density and the presence of alternative prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132, 225-231.
- Östman, Ö., 2004. The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates. *Biological Control* 30, 281-287.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2001a. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2, 365-371.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2003. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological economics* 45, 149-158.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., Weibull, A.-C., 2001b. Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications* 11, 480-488.
- Palmu, E., Ekroos, J., Hanson, H.I., Smith, H.G., Hedlund, K., 2014. Landscape-scale crop diversity interacts with local management to determine ground beetle diversity. *Basic and Applied Ecology* 15, 241-249.

- Papy, F., Torre, A., 2003. Quelles organisations territoriales pour concilier production agricole et gestion des ressources naturelles?(à partir de questions d'agronomie et d'économie). *Études* 33, 151-169.
- Pasher, J., Mitchell, S.W., King, D.J., Fahrig, L., Smith, A.C., Lindsay, K.E., 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology* 28, 371-383.
- Petit, S., Burel, F., 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 69, 243-252.
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78, 215-222.
- Pichancourt, J.-B., Burel, F., Auger, P., 2006. Assessing the effect of habitat fragmentation on population dynamics: An implicit modelling approach. *Ecological Modelling* 192, 543-556.
- Pimentel, D., 1995. Amounts of pesticides reaching target pests: environmental impacts and ethics. *Journal of Agricultural and environmental Ethics* 8, 17-29.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A., Onsi, D.E., Corzilius, D.B., 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *BioScience*, 354-362.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C., 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-108 <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme>.
- Puech, C., 2014. Hétérogénéité des pratiques agricoles biologiques et conventionnelles dans les paysages bretons: effets sur les communautés d'insectes auxiliaires à différentes échelles. Université de Rennes 1.
- Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S., Aviron, S., 2014. Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 194, 48-57.
- Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., Aviron, S., 2015. Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape Ecology* 30, 125-140.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2004. Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning* 67, 185-193.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005a. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458-464.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharncke, T., Wolters, V., 2005b. Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108, 165-174.
- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity & Conservation* 12, 487-506.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Tscharncke, T., 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9, 603-614.
- R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>.

- Renkema, J., Lynch, D., Cutler, G., MacKenzie, K., Walde, S.J., 2012. Predation by *Pterostichus melanarius* (Illiger)(Coleoptera: Carabidae) on immature *Rhagoletis mendax* Curran (Diptera: Tephritidae) in semi-field and field conditions. *Biological Control* 60, 46-53.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., Foster, G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112-1129.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., Abernethy, V.J., 1999. A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp. 21-37.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11, 499-515.
- Riechert, S., Lawrence, K., 1997. Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84, 147-155.
- Riechert, S.E., Bishop, L., 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* 71, 1441-1450.
- Riechert, S.E., Lockley, T., 1984. Spiders as biological control agents. *Annual review of entomology* 29, 299-320.
- Ricklefs, R.E., Miller, G.L., 2005. *Ecologie*. Ed. De Boeck Supérieur.
- Roberts, M.J., 2010. *Guide des araignées de France et d'Europe: plus de 450 espèces décrites et illustrées*. Ed. Delachaux et Niestlé.
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157-176.
- Roger, J.-L., Jambon, O., Bouger, G., 2013. Clé de détermination des Carabidae, Paysages agricoles du Nord Ouest de la France. <http://www6.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Cle-Carabidae>.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H., Ehler, L., Marois, J.J., Jaffee, B., 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5, 303-335.
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology* 45, 813-820.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., 2010. 6 Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. *Advances in agronomy* 109, 219.
- Russon, H., Woltz, J.M., 2014. Movement Patterns of Carabid Beetles Between Heterogenous Crop and Noncrop Habitats. *Great Lakes Entomologist* 47.
- Saint-Germain, M., Larrivée, M., Drapeau, P., Fahrig, L., Buddle, C.M., 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape. *Forest Ecology and Management* 212, 118-126.
- Samu, F., 1993. Wolf spider feeding strategies: optimality of prey consumption in *Pardosa hortensis*. *Oecologia* 94, 139-145.
- Sawada, M., 1999. Rookcase: an Excel 97/2000 Visual Basic (VB) add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80, 231-234.

- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C., Tscharnkte, T., 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42, 281-287.
- Schmidt, M.H., Thies, C., Nentwig, W., Tscharnkte, T., 2008. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 35, 157-166.
- Schmidt, M.H., Thies, C., Tscharnkte, T., 2004. Landscape context of arthropod biological control. Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods (eds GM Gurr, SD Wratten & MA Altieri), 55-63.
- Schmidt, M.H., Tscharnkte, T., 2005. Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography* 32, 467-473.
- Schneider, G., Krauss, J., Riedinger, V., Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., 2015. Biological pest control and yields depend on spatial and temporal crop cover dynamics. *Journal of Applied Ecology*.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., Wingerden, W.v., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42, 1129-1139.
- Sequeira, R., Dixon, A.F., 1997. Population dynamics of tree-dwelling aphids: the importance of seasonality and time scale. *Ecology* 78, 2603-2610.
- Sherratt, T.N., Jepson, P.C., 1993. A metapopulation approach to modelling the long-term impact of pesticides on invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, 696-705.
- Smith, C.A., Gardiner, M.M., 2013. Biodiversity loss following the introduction of exotic competitors: does intraguild predation explain the decline of native lady beetles?
- Snyder, W.E., Wise, D.H., 2001. Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. *Ecology* 82, 1571-1583.
- Sotherton, N., 1984. The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology* 105, 423-429.
- Southwood, T., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *The Journal of Animal Ecology*, 337-365.
- Spiller, D.A., 1986. Interspecific competition between spiders and its relevance to biological control by general predators. *Environmental Entomology* 15, 177-181.
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., De Snoo, G., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of environmental management* 63, 337-365.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control* 45, 225-237.
- Straub, C.S., Snyder, W.E., 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 87, 277-282.
- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Kneib, T., Augustin, T., Zeileis, A., 2008. Conditional variable importance for random forests. *BMC bioinformatics* 9, 307.

- Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeileis, A., Hothorn, T., 2007. Bias in random forest variable importance measures: Illustrations, sources and a solution. *BMC bioinformatics* 8, 25.
- Strobl, C., Hothorn, T., Zeileis, A., 2009a. Party on! A new, Conditional Variable-Importance Measure for Random Forests Available in the party Package. *The R Journal* 1/2, 14-17.
- Strobl, C., Malley, J., Tutz, G., 2009b. An introduction to recursive partitioning: rationale, application, and characteristics of classification and regression trees, bagging, and random forests. *Psychological methods* 14, 323.
- Sunderland, K., Samu, F., 2000. Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95, 1-13.
- Symondson, W., Glen, D., Wiltshire, C., Langdon, C., Liddell, J., 1996. Effects of cultivation techniques and methods of straw disposal on predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) upon slugs (Gastropoda: Pulmonata) in an arable field. *Journal of Applied Ecology*, 741-753.
- Symondson, W., Sunderland, K., Greenstone, M., 2002a. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual review of entomology* 47, 561-594.
- Symondson, W.O., Glen, D.M., Ives, A.R., Langdon, C.J., Wiltshire, C.W., 2002b. Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years. *Ecology* 83, 137-147.
- Symondson, W.O.C., Cesarini, S., Dodd, P., Harper, G., Bruford, M.W., Glen, D., Wiltshire, C., Harwood, J., 2006. Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* 96, 637-645.
- Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchère, V., Mignolet, C., Schermann, N., Di Pietro, F., Pons, Y., Gaucherel, C., Viaud, V., 2009. The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 131, 207-219.
- Thies, C., Roschewitz, I., Tscharnkte, T., 2005. The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272, 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2008. Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125, 266-268.
- Thomas, C., Brain, P., Jepson, P., 2003. Aerial activity of linyphiid spiders: modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *Journal of Applied Ecology* 40, 912-927.
- Thomas, C., Brown, N., Kendall, D., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113, 51-61.
- Thomas, C., Jepson, P., 1997. Field-scale effects of farming practices on linyphiid spider populations in grass and cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84, 59-69.
- Thomas, C., Parkinson, L., Marshall, E., 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116, 103-112.
- Thorbek, P., Bilde, T., 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* 41, 526-538.
- Thorbek, P., Sunderland, K., Topping, C., 2003. Eggsac development rates and phenology of agrobiont linyphiid spiders in relation to temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 109, 89-100.

- Thorbek, P., Sunderland, K., Topping, C., 2004. Reproductive biology of agrobiont linyphiid spiders in relation to habitat, season and biocontrol potential. *Biological Control* 30, 193-202.
- Toft, S., 2005. The quality of aphids as food for generalist predators: implications for natural control of aphids. *European Journal of Entomology* 102, 371.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater biology* 31, 265-275.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., van Nouhuys, S., Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43, 294-309.
- Tscharntke, T., Brandl, R., 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Reviews in Entomology* 49, 405-430.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857-874.
- Turin, H., Den Boer, P., 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biological Conservation* 44, 179-200.
- Turner, M.G., O'Neill, R.V., Gardner, R.H., Milne, B.T., 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3, 153-162.
- Uuemaa, E., Mander, Ü., Marja, R., 2013. Trends in the use of landscape spatial metrics as landscape indicators: a review. *Ecological Indicators* 28, 100-106.
- van Helsdingen, P., Audisio, P., 2013. Aranea, Coleoptera. *Fauna Europaea* version 2.6.2, <http://www.faunaeur.org>.
- Van Huizen, T., 1977. The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll.(Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 29, 27-41.
- Varchola, J.M., Dunn, J.P., 2001. Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 83, 153-163.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., Baudry, J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, 3-14.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, 110-117.
- Vichitbandha, P., Wise, D.H., 2002. A field experiment on the effectiveness of spiders and carabid beetles as biocontrol agents in soybean. *Agricultural and Forest Entomology* 4, 31-38.
- von Berg, K., Thies, C., Tscharntke, T., Scheu, S., 2009. Cereal aphid control by generalist predators in presence of belowground alternative prey: complementary predation as affected by prey density. *Pedobiologia* 53, 41-48.
- Von Berg, K., Traugott, M., Scheu, S., 2012. Scavenging and active predation in generalist predators: a mesocosm study employing DNA-based gut content analysis. *Pedobiologia* 55, 1-5.

- Wallin, H., 1989. Habitat selection, reproduction and survival of two small carabid species on arable land: a comparison between *Trechus secalis* and *Bembidion lampros*. *Ecography* 12, 193-200.
- Wamser, S., Dauber, J., Birkhofer, K., Wolters, V., 2011. Delayed colonisation of arable fields by spring breeding ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in landscapes with a high availability of hibernation sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 144, 235-240.
- Weeks, R.D., Holtzer, T.O., 2000. Habitat and season in structuring ground-dwelling spider (Araneae) communities in a shortgrass steppe ecosystem. *Environmental Entomology* 29, 1164-1172.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6, 961-965.
- Weyman, G., Sunderland, K., Jepson, P., 2002. A review of the evolution and mechanisms of ballooning by spiders inhabiting arable farmland. *Ethology Ecology & Evolution* 14, 307-326.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 385-397.
- Williams, I., 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews* 6, 229-257.
- Winder, L., 1990. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecological Entomology* 15, 105-110.
- Winder, L., Alexander, C.J., Holland, J.M., Symondson, W.O., Perry, J.N., Woolley, C., 2005. Predatory activity and spatial pattern: the response of generalist carabids to their aphid prey. *Journal of Animal Ecology* 74, 443-454.
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., 2011. Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *Journal of Applied Ecology* 48, 570-579.
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Öckinger, E., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., 2014. Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation* 18, 837-846.
- Wissinger, S.A., 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* 10, 4-15.
- Zhao, Z.-H., Hui, C., Ouyang, F., Liu, J.-H., Guan, X.-Q., He, D.-H., Ge, F., 2013. Effects of inter-annual landscape change on interactions between cereal aphids and their natural enemies. *Basic and Applied Ecology* 14, 472-479.

Annexes

Annexe I.1.

Catégories de cultures utilisées pour évaluer, grâce à un indice de diversité de Shannon, la diversité des cultures des paysages FarmLand 2013.

Ce tableau présente les différentes cultures rencontrées sur l'ensemble des régions participant au projet FarmLand. Les cultures identifiées en vert correspondent à des cultures recensées en région Armorique. Les cultures ont été classées par le consortium FarmLand en différentes catégories. Chaque catégorie de culture correspond à un ensemble de types de cultures présentant des structures du couvert comparables (ex. maïs, sorgho et millet; ou colza et moutarde), ou des modes de gestion comparables (ex. luzerne, trèfle et ray-grass).

Type de culture	Catégorie
Céréales	A
Jachère	B
Luzerne	C
Trèfle	C
Ray-grass	C
Prairie	D
Riz	E
Maïs	F
Tournesol	F
Sorgho	F
Millet	F
Moha	F
Colza	G
Moutarde	G
Pois	H
Haricot	H
Soja	H
Lin	I
Verger	J
Amandier	J
Olivier	J
Vigne	K
Végétaux	L
Betterave sucrière	L
Asperges	L
Carotte	L
Onion	L
Panais	L
Patate	L
Tomate	M
Melon	M
Fraise	M
Framboise	M
'Wild Bird Cover'	N

Annexe I.2.

Courrier envoyé aux agriculteurs dans le cadre de l'étude de terrain FarmLand 2013 - Région Armorique

PROJET FarmLand

Hétérogénéité des Paysages, Biodiversité et Services Ecosystémiques



Partenaires : Université de Rennes 1 , Centre National de la Recherche Scientifique , Institut National de la Recherche Agronomique

OBJECTIFS DU PROJET

FarmLand est un projet de recherche dont l'objectif est de comprendre les interactions entre agriculture et biodiversité (richesse de la faune et de la flore) à l'échelle du paysage.

Des études ont montré que les paysages agricoles qui contiennent plus de bois, de haies et de prairies sont susceptibles de présenter une biodiversité plus élevée. Cependant, le rôle des parcelles cultivées à l'échelle du paysage a jusqu'à aujourd'hui été peu étudié.

Le projet repose sur l'hypothèse que la biodiversité et les services qu'elle peut rendre aux agriculteurs (pollinisation, contrôle des ravageurs) sont favorisés lorsque le nombre de cultures et leur alternance dans l'espace augmentent.

Zones d'étude et observations de la faune et de la flore

Sept régions européennes, dont la Bretagne (Nord de l'Ille et Vilaine), participeront au projet. Sur chacune d'entre elles, 30 zones d'étude de 1km² ont été choisies de façon à présenter des caractéristiques variables en termes de diversité de cultures et de taille moyenne du parcellaire.

Sur chacune de ces zones de 1km², 3 à 4 parcelles seront sélectionnées dans le but d'y réaliser des observations de faune et de flore :



Les oiseaux seront recensés visuellement et par l'écoute de leurs chants.



Les carabes et les araignées seront échantillonnés à l'aide de pots en plastique enfoncés dans le sol



Les abeilles seront échantillonnées à l'aide de coupelles en plastique colorées



Les syrphes seront échantillonnées par capture au filet en bordure de parcelle



Les plantes seront échantillonnées visuellement



Les papillons seront recensés visuellement en bordure de parcelle.

Des expérimentations pour évaluer l'efficacité des services rendus à l'agriculture

Des expérimentations seront conduites en parallèle afin d'évaluer les services de pollinisation et de prédation des ravageurs de cultures.



Des pots contenant des plantes à fleur seront placés en bordure de parcelle afin de mesurer le potentiel de pollinisation (nombre de graines produites) de la zone d'étude.

Le potentiel de contrôle biologique des ravageurs sera estimé à l'aide de pucerons (morts) collés sur de petits cartons placés au sol, pour lesquels on comptera le nombre d'individus mangés.



ASPECTS PRATIQUES / Dates et durée des passages

Vous trouverez, joint à cette plaquette, un document vous indiquant la zone d'étude vous concernant.

Dans le but de mener à bien les observations, nous serons amenés à passer dans les parcelles et à y laisser les pots en plastiques et les coupelles pour récolter les insectes (ainsi que les pots de plantes à fleur et les cartons à pucerons):

- 4 jours au mois de mai
- 4 jours au mois de juin

Les dates exactes des passages vous seront transmises avant la mise en route des observations, lors d'un contact téléphonique au cours duquel nous pourrions préciser la parcelle retenue et la signalisation mise en place dans les parcelles (pour indiquer l'emplacement des dispositifs).

Si vous le désirez, une synthèse des résultats issus de l'étude vous sera transmise.

CONTACTS

Colette BERTRAND – Doctorante Université Rennes 1

INRA Sad-Paysage, 65 rue de St-Brieuc CS 84215 – 35042 Rennes Cedex

Tel. : 06.48.24.67.09 / Mail : colette.bertrand@rennes.inra.fr

Romain GEORGES – Ingénieur d'étude Université Rennes 1 – CNRS

Campus de Beaulieu, Bât 14b, porte 117 – 35042 Rennes Cedex

Tel. : 06.64.86.75.75 / Mail : romaingeorges@live.fr



Annexe I.3.

Courrier envoyé aux agriculteurs dans le cadre de l'étude de terrain ZAA 2014 - Site Atelier de Pleine-Fougères

Suivi annuel des communautés d'auxiliaires généralistes et du potentiel de contrôle biologique en milieu agricole

Partenaires : Université de Rennes 1 , Centre National de la Recherche Scientifique , Institut National de la Recherche Agronomique

OBJECTIFS DU PROJET

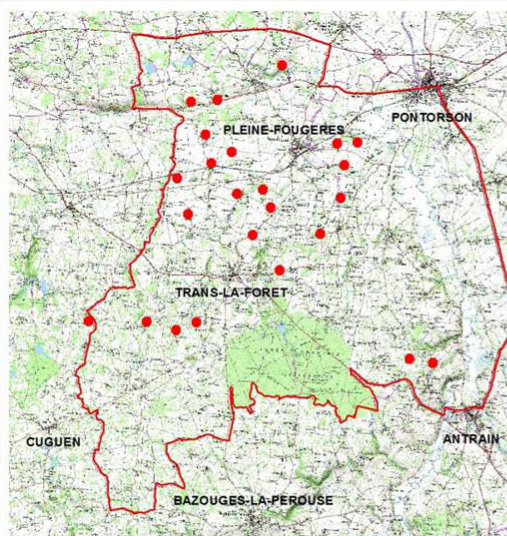
Les **coléoptères carabiques** et les **araignées** seraient des **prédateurs généralistes** importants susceptibles d'engendrer un **contrôle efficace des populations de ravageurs** tels que les pucerons. Mais les différents facteurs qui influencent la présence de ces auxiliaires dans les parcelles agricoles restent aujourd'hui peu connus.

L'objectif du dispositif mis en place est de comprendre **comment la phénologie des couverts influence les communautés de prédateurs généralistes et leur potentiel en tant qu'ennemis naturels des ravageurs des cultures.**

Quelques hypothèses :

On s'attend à observer, en lien avec la phénologie de la culture (et notamment en lien avec la hauteur et la densité du couvert), des changements dans l'abondance des individus piégés et dans la nature des espèces recensées.

Cela devrait induire des différences en termes de potentiel de contrôle biologique des ravageurs.



Zones d'étude :

La « Zone Atelier Armorique »

Sur cette zone d'étude (délimitée sur la carte par un trait rouge), nous avons recensé les parcelles de céréales.

Nous avons au final sélectionné une 30aine de parcelles, (représentées sur la carte par des points rouges), sur lesquelles seront piégés les carabes et les araignées

Piégeage des communautés d'auxiliaires (carabes et araignées)



Les carabes et les araignées seront échantillonnés à l'aide de pots en plastique enfoncés dans le sol. Les individus seront récupérés tous les 15 jours, comptés, et les espèces présentes seront identifiées.

Des expérimentations pour évaluer le potentiel de contrôle biologique des ravageurs



Le potentiel de contrôle biologique des ravageurs sera estimé à l'aide de pucerons (morts) collés sur de petits cartons placés au sol. On comptera le nombre d'individus mangés sur une durée de 24 heures.

ASPECTS PRATIQUES / Dates des passages

Vous trouverez, joint à cette plaquette, un document précisant la localisation des parcelles qui vous appartiennent et que nous pensons échantillonner.

Dans le but de mener à bien les observations, nous serons amenés à passer dans les parcelles tous les 15 jours sur les mois de mars / avril / mai / juin :

Le premier passage aura lieu les mercredi 19 mars et jeudi 20 mars. Le deuxième passage aura lieu 15 jours après, soit les mercredi 2 avril et jeudi 3 avril ; etc.

Entre deux passages, les petits pots en plastique permettant de récolter les insectes seront laissés dans les parcelles.

A la fin du projet, lorsque les données seront disponibles (vers Mars 2015), une synthèse des résultats issus de l'étude vous sera transmise par courrier.

CONTACTS

Colette BERTRAND – Doctorante Université Rennes 1

INRA Sad-Paysage, 65 rue de St-Brieuc CS 84215 – 35042 Rennes Cedex

Tel. : 06.48.24.67.09 / Mail : colette.bertrand@rennes.inra.fr

N'hésitez pas à me contacter pour toute question concernant le dispositif mis en place, ou les dates de passage dans les parcelles.



Annexe II.1.

Liste des espèces de carabes et d'araignées capturées dans les 21 parcelles de blé.

Les espèces sont listées par ordre d'abondance relative décroissante dans les communautés échantillonnées sur l'ensemble de la saison de piégeage (mars à juin). Pour les espèces de carabes, la classification en groupes trophiques (prédateurs - qui comprend carnivores et omnivores - vs. herbivores) est basée sur les classifications de Cole et al. (2002), Purtauf et al. (2005), Ribera et al. (1999), Winqvist et al. (2014) et de la base de données carabids.org.

Liste des espèces de carabes		Liste des espèces d'araignées	
Nom d'espèce	Groupe trophique	Nom d'espèce	Famille
<i>Poecilus cupreus</i>	Prédateur	<i>Erigone atra</i>	Linyphiidae
<i>Anchomenus dorsalis</i>	Prédateur	<i>Erigone dentipalpis</i>	Linyphiidae
<i>Trechus quadristriatus</i>	Prédateur	<i>Bathypantes gracilis</i>	Linyphiidae
<i>Metallina lampros</i>	Prédateur	<i>Oedothorax apicatus</i>	Linyphiidae
<i>Ocydromus tetracolum</i>	Prédateur	<i>Tenuiphantes tenuis</i>	Linyphiidae
<i>Agonum muelleri</i>	Prédateur	<i>Oedothorax fuscus</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus melanarius</i>	Prédateur	<i>Oedothorax retusus</i>	Linyphiidae
<i>Phyla obtusa</i>	Prédateur	<i>Pachygnatha clercki</i>	Tetragnathidae
<i>Asaphidion flavipes</i>	Prédateur	<i>Pardosa proxima</i>	Lycosidae
<i>Loricera pilicornis</i>	Prédateur	<i>Collinsia inerrans</i>	Linyphiidae
<i>Nebria salina</i>	Prédateur	<i>Walckenaeria vigilax</i>	Linyphiidae
<i>Philochthus biguttatus</i>	Prédateur	<i>Trochosa ruricola</i>	Lycosidae
<i>Pterostichus madidus</i>	Prédateur	<i>Meioneta rurestris</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus vernalis</i>	Prédateur	<i>Pardosa prativaga</i>	Lycosidae
<i>Amara similata</i>	Herbivore	<i>Ozyptila simplex</i>	Thomisidae
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	Prédateur	<i>Pardosa palustris</i>	Lycosidae
<i>Amara aenea</i>	Herbivore	<i>Micrargus subaequalis</i>	Linyphiidae
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	Prédateur	<i>Savignia frontata</i>	Linyphiidae
<i>Anisodactylus binotatus</i>	Herbivore	<i>Diplostyla concolor</i>	Linyphiidae
<i>Demetrias atricapillus</i>	Prédateur	<i>Pardosa agrestis</i>	Lycosidae
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	Herbivore	<i>Pardosa saltans</i>	Lycosidae
<i>Pterostichus strenuus</i>	Prédateur	<i>Trochosa terricola</i>	Lycosidae
<i>Brachinus sclopeta</i>	Prédateur	<i>Pardosa amentata</i>	Lycosidae
<i>Harpalus affinis</i>	Herbivore	<i>Pirata latitans</i>	Lycosidae
<i>Amara lunicollis</i>	Herbivore	<i>Robertus arundineti</i>	Theridiidae
<i>Amara plebeja</i>	Herbivore	<i>Pardosa pullata</i>	Lycosidae
<i>Carabus granulatus</i>	Prédateur	<i>Xysticus cristatus</i>	Thomisidae
<i>Clivina fossor</i>	Prédateur	<i>Zodarion italicum</i>	Zodariidae
<i>Agonum afrum</i>	Prédateur	<i>Gongylidiellum vivum</i>	Linyphiidae

<i>Acupalpus dubius</i>	Prédateur	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	Lycosidae
<i>Carabus auratus</i>	Prédateur	<i>Oedothorax gibbosus</i>	Linyphiidae
<i>Amara familiaris</i>	Herbivore	<i>Pachygnatha degeeri</i>	Tetragnathidae
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	Prédateur	<i>Tiso vagans</i>	Linyphiidae
<i>Trechoblemus micros</i>	Prédateur	<i>Porrhomma microphthalmum</i>	Linyphiidae
<i>Amara ovata</i>	Herbivore	<i>Prinerigone vagans</i>	Linyphiidae
<i>Prédateurax parallelepipedus</i>	Prédateur	<i>Erigone promiscua</i>	Linyphiidae
<i>Acupalpus meridianus</i>	Prédateur	<i>Drassyllus pusillus</i>	Gnaphosidae
<i>Agonum lugens</i>	Prédateur	<i>Hahnia nava</i>	Hahniidae
<i>Agonum viridicupreum</i>	Prédateur	<i>Dicymbium nigrum</i>	Linyphiidae
<i>Badister bullatus</i>	Prédateur	<i>Nerienne clathrata</i>	Linyphiidae
<i>Laemostenus terricola</i>	Prédateur	<i>Pirata piraticus</i>	Lycosidae
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	Prédateur	<i>Robertus lividus</i>	Theridiidae
<i>Agonum sexpunctatum</i>	Prédateur	<i>Drassyllus lutetianus</i>	Gnaphosidae
<i>CarPrédateurus violaceus</i>	Prédateur	<i>Meioneta affinis</i>	Linyphiidae
<i>Harpalus rubripes</i>	Herbivore	<i>Meioneta mollis</i>	Linyphiidae
<i>Notiophilus biguttatus</i>	Prédateur	<i>Malthonica picta</i>	Agelenidae
<i>Notiophilus palustris</i>	Prédateur	<i>Monocephalus fuscipes</i>	Linyphiidae
<i>Ophonus puncticeps</i>	?	<i>Ostearius melanopygius</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus anthracinus</i>	Prédateur	<i>Pelecopsis parallela</i>	Linyphiidae
<i>Stenolophus teutonius</i>	Prédateur	<i>Pocadicnemis juncea</i>	Linyphiidae
<i>Agonum nigrum</i>	Prédateur	<i>Arctosa leopardus</i>	Lycosidae
<i>Amara bifrons</i>	Herbivore	<i>Enoplognatha thoracica</i>	Theridiidae
<i>Amblystomus niger</i>	?	<i>Mangora acalypha</i>	Araneidae
<i>Badister sodalis</i>	Prédateur	<i>Mermessus trilobatus</i>	Linyphiidae
<i>Blethisa multipunctata</i>	Prédateur	<i>Microlinyphia pusilla</i>	Linyphiidae
<i>Calathus fuscipes</i>	Prédateur	<i>Pardosa nigriceps</i>	Lycosidae
<i>CarPrédateurus intricatus</i>	Prédateur	<i>Xysticus kochi</i>	Thomisidae
<i>CarPrédateurus monilis</i>	Prédateur	<i>Dysdera erythrina</i>	Dysderidae
<i>Chlaeniellus nigricornis</i>	Prédateur	<i>Aulonia albimana</i>	Lycosidae
<i>Diachromus germanus</i>	Herbivore	<i>Bathyphantes parvulus</i>	Linyphiidae
<i>Drypta dentata</i>	Prédateur	<i>Diplocephalus picinus</i>	Linyphiidae
<i>Dyschirius globus</i>	Prédateur	<i>Drassodes lapidosus</i>	Gnaphosidae
<i>Pterostichus nigrita</i>	Prédateur	<i>Enoplognatha mordax</i>	Theridiidae
		<i>Haplodrassus signifer</i>	Gnaphosidae
		<i>Micrargus herbigradus</i>	Linyphiidae
		<i>Palliduphantes insignis</i>	Linyphiidae
		<i>Phrurolithus minimus</i>	Corinnidae
		<i>Pisaura mirPrédateurilis</i>	Pisauridae
		<i>Stemonyphantes lineatus</i>	Linyphiidae
		<i>Argenna patula</i>	Dictyniidae
		<i>Bathyphantes approximatus</i>	Linyphiidae
		<i>Bathyphantes nigrinus</i>	Linyphiidae
		<i>Centromerita bicolor</i>	Linyphiidae

<i>Clubiona comta</i>	Clubionidae
<i>Clubiona reclusa</i>	Clubionidae
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	Linyphiidae
<i>Crustulina guttata</i>	Theridiidae
<i>Dicymbium tibiale</i>	Linyphiidae
<i>Dismodicus bifrons</i>	Linyphiidae
<i>Gongylidium rufipes</i>	Linyphiidae
<i>Harpactea hombergi</i>	Dysderidae
<i>Micaria pulicaria</i>	Gnaphosidae
<i>Microneta viaria</i>	Linyphiidae
<i>Ozyptila praticola</i>	Thomisidae
<i>Palliduphantes ericaeus</i>	Linyphiidae
<i>Pardosa hortensis</i>	Lycosidae
<i>Philodromus dispar</i>	Philodromidae
<i>Phrurolithus festivus</i>	Corinnidae
<i>Pocadicnemis pumila</i>	Linyphiidae
<i>Porrhomma campbelli</i>	Linyphiidae
<i>Robertus neglectus</i>	Theridiidae
<i>Tegenaria saeva</i>	Agelenidae
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	Linyphiidae
<i>Tibellus oblongus</i>	Philodromidae
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	Gnaphosidae
<i>Troxochrus scPrédateurriculus</i>	Linyphiidae
<i>Xysticus audax</i>	Thomisidae
<i>Zelotes apricorum</i>	Gnaphosidae
<i>Zora spinimana</i>	Zoridae

Liste des références citées :

Cole, L.J. et al. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93, 323-336.

Purtauf, T., Dauber, J., & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142(3), 458-464.

Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36, 21-37.

Winqvist, C. et al. (2014). Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation*, 18(5), 837-846.

Annexe III.1.

List of sampled carabid and spider species in the 147 wheat fields spread over three European regions (north Germany, western and south-western France).

Species are listed according to their dominance in the assemblages. For carabids, classification of breeding type (BT) followed Barbaro & Van Halder (2009), Cole et al. (2002), Purtauf et al. (2005) and Ribera et al. (1999).

CARABID SPECIES

Species name	BT ^a	Relative Abundance
<i>Anchomenus dorsalis</i>	SB	26%
<i>Pterostichus melanarius</i>	AB	26%
<i>Poecilus cupreus</i>	SB	12%
<i>Metallina lampros</i>	SB	9%
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	AB	4%
<i>Trechus quadristriatus</i>	AB	3%
<i>Loricera pilicornis</i>	SB	2%
<i>Ocydromus tetracolum</i>	SB	2%
<i>Carabus auratus</i>	SB	2%
<i>Phylla obtusa</i>	AB	2%
<i>Harpalus affinis</i>	SB	1%
<i>Nebria brevicollis</i>	AB	1%
<i>Agonum muelleri</i>	SB	1%
<i>Brachinus crepitans</i>	?	1%
<i>Asaphidion flavipes</i>	SB	1%
<i>Nebria salina</i>	AB	1%
<i>Epaphius secalis</i>	?	1%
<i>Pterostichus vernalis</i>	SB	0%
<i>Chlaenius chrysocephalus</i>	?	0%
<i>Carabus cancellatus</i>	SB	0%
<i>Poecilus versicolor</i>	SB	0%
<i>Pterostichus madidus</i>	AB	0%
<i>Metallina properans</i>	SB	0%
<i>Limodromus assimilis</i>	?	0%
<i>Pterostichus niger</i>	AB	0%
<i>Amara similata</i>	SB	0%
<i>Notiophilus biguttatus</i>	SB	0%
<i>Pterostichus strenuus</i>	SB	0%
<i>Abax parallelepipedus</i>	AB	0%
<i>Demetrias atricapillus</i>	SB	0%
<i>Harpalus latus</i>	SB	0%
<i>Harpalus dimidiatus</i>	SB	0%

<i>Carabus granulatus</i>	SB	0%
<i>Notiophilus palustris</i>	AB	0%
<i>Amara aenea</i>	SB	0%
<i>Brachinus sclopeta</i>	SB	0%
<i>Calathus fuscipes</i>	AB	0%
<i>Clivina fossor</i>	SB	0%
<i>Anisodactylus binotatus</i>	SB	0%
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	SB	0%
<i>Trechus rubens</i>	AB	0%
<i>Amara ovata</i>	SB	0%
<i>Amara plebeja</i>	SB	0%
<i>Amara communis</i>	SB	0%
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	SB	0%
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	?	0%
<i>Synuchus vivalis</i>	AB	0%
<i>Badister sodalis</i>	SB	0%
<i>Harpalus distinguendus</i>	?	0%
<i>Ophonus rufibarbis</i>	?	0%
<i>Amara familiaris</i>	SB	0%
<i>Amara lunicollis</i>	SB	0%
<i>Anisodactylus signatus</i>	?	0%
<i>Pterostichus macer</i>	?	0%
<i>Badister bullatus</i>	SB	0%
<i>Brachinus elegans</i>	?	0%
<i>Acupalpus meridianus</i>	SB	0%
<i>Agonum emarginatum</i>	SB	0%
<i>Amara convexior</i>	?	0%
<i>Carabus nemoralis</i>	SB	0%
<i>Carabus violaceus</i>	AB	0%
<i>Dyschiriodes globosus</i>	SB	0%
<i>Harpalus cupreus</i>	?	0%
<i>Harpalus rubripes</i>	AB	0%
<i>Leistus ferrugineus</i>	?	0%
<i>Microlestes maurus</i>	?	0%
<i>Ophonus azureus</i>	?	0%
<i>Parophonus mendax</i>	?	0%
<i>Patrobus atrorufus</i>	AB	0%
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	SB	0%
<i>Stomis pumicatus</i>	SB	0%
<i>Syntomus foveatus</i>	SB	0%
<i>Agonum lugens</i>	SB	0%
<i>Brachinus explodens</i>	?	0%
<i>Harpalus atratus</i>	?	0%
<i>Harpalus flavescens</i>	?	0%
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	SB	0%
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	AB	0%

<i>Agonum sexpunctatum</i>	SB	0%
<i>Amara littorea</i>	?	0%
<i>Brachinus immaculicornis</i>	?	0%
<i>Harpalus oblitus</i>	?	0%
<i>Harpalus tardus</i>	SB	0%
<i>Molops piceus</i>	?	0%
<i>Ophonus sabulicola</i>	?	0%
<i>Paradromius linearis</i>	?	0%
<i>Philochthus iricolor</i>	?	0%
<i>Stomis benoiti</i>	?	0%
<i>Syntomus truncatellus</i>	?	0%
<i>Zabrus tenebrioides</i>	?	0%

^a SB: spring breeder, AB: autumn breeder, ?: no classification possible.

SPIDER SPECIES

Species name	Family	Relative abundance
<i>Erigone atra</i>	Linyphiidae	21%
<i>Oedothorax apicatus</i>	Linyphiidae	18%
<i>Erigone dentipalpis</i>	Linyphiidae	9%
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	Linyphiidae	6%
<i>Pachygnatha degeeri</i>	Tetragnathidae	4%
<i>Oedothorax retusus</i>	Linyphiidae	4%
<i>Bathyphantes gracilis</i>	Linyphiidae	4%
<i>Pardosa prativaga</i>	Lycosidae	2%
<i>Pardosa palustris</i>	Lycosidae	2%
<i>Diplostyla concolor</i>	Linyphiidae	2%
<i>Pardosa pullata</i>	Lycosidae	2%
<i>Pardosa proxima</i>	Lycosidae	2%
<i>Collinsia inerrans</i>	Linyphiidae	1%
<i>Trochosa ruricola</i>	Lycosidae	1%
<i>Oedothorax fuscus</i>	Linyphiidae	1%
<i>Pachygnatha clercki</i>	Tetragnathidae	1%
<i>Pardosa agrestis</i>	Lycosidae	1%
<i>Pardosa saltans</i>	Lycosidae	1%
<i>Aulonia albimana</i>	Lycosidae	1%
<i>Meioneta rurestris</i>	Linyphiidae	1%
<i>Pardosa amentata</i>	Lycosidae	1%
<i>Phrurolithus nigrinus</i>	Corinnidae	1%
<i>Phrurolithus festivus</i>	Corinnidae	1%
<i>Bathyphantes parvulus</i>	Linyphiidae	1%
<i>Micrargus subaequalis</i>	Linyphiidae	1%
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	Gnaphosidae	1%
<i>Drassyllus pusillus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Micaria pulicaria</i>	Gnaphosidae	0%

<i>Alopecosa pulverulenta</i>	Lycosidae	0%
<i>Mermessus trilobatus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Trochosa terricola</i>	Lycosidae	0%
<i>Alopecosa cuneata</i>	Lycosidae	0%
<i>Walckenaeria vigilax</i>	Linyphiidae	0%
<i>Zora spinimana</i>	Zoridae	0%
<i>Xysticus kochi</i>	Thomisidae	0%
<i>Diplocephalus graecus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Robertus arundineti</i>	Theridiidae	0%
<i>Leptorhoptrum robustum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Dysdera erythrina</i>	Dysderidae	0%
<i>Ozyptila simplex</i>	Thomisidae	0%
<i>Zelotes atrocaeruleus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Trochosa hispanica</i>	Lycosidae	0%
<i>Agraecina lineata</i>	Liocranidae	0%
<i>Dicymbium nigrum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pirata latitans</i>	Lycosidae	0%
<i>Zodarium italicum</i>	Zodariidae	0%
<i>Trochosa robusta</i>	Lycosidae	0%
<i>Araeoncus humilis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Haplodrassus aenus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Pocadicnemis juncea</i>	Linyphiidae	0%
<i>Porrhomma microphthalmum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Micrargus herbigradus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pardosa vittata</i>	Lycosidae	0%
<i>Phrurolithus minimus</i>	Corinnidae	0%
<i>Enoplognatha thoracica</i>	Theridiidae	0%
<i>Pardosa lugubris</i>	Lycosidae	0%
<i>Savignia frontata</i>	Linyphiidae	0%
<i>Centromerus minutissimus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Ozyptila praticola</i>	Thomisidae	0%
<i>Porrhomma rosenhaueri</i>	Linyphiidae	0%
<i>Malthonica picta</i>	Agelenidae	0%
<i>Tiso vagans</i>	Linyphiidae	0%
<i>Meioneta saxatilis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Drassyllus lutetianus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Lasiargus hirsutus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Porrhomma errans</i>	Linyphiidae	0%
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Diplocephalus picinus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Drassyllus praeficus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Maso sundevalli</i>	Linyphiidae	0%
<i>Troxochrus scabriculus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Xysticus cristatus</i>	Thomisidae	0%
<i>Clubiona reclusa</i>	Clubionidae	0%

<i>Drassodes lapidosus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Drassyllus pumilus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Pardosa paludicola</i>	Lycosidae	0%
<i>Pisaura mirabilis</i>	Pisauridae	0%
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	Linyphiidae	0%
<i>Zelotes civicus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Alopecosa albofasciata</i>	Lycosidae	0%
<i>Hahnia pusilla</i>	Hahniidae	0%
<i>Pardosa hortensis</i>	Lycosidae	0%
<i>Gongylidiellum vivum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Liophrurillus flavitarsis</i>	Corinnidae	0%
<i>Meioneta mollis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Oedothorax gibbosus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	Linyphiidae	0%
<i>Histoipona torpida</i>	Agelenidae	0%
<i>Microneta viaria</i>	Linyphiidae	0%
<i>Neottiura bimaculata</i>	Theridiidae	0%
<i>Panamomops sulcifrons</i>	Linyphiidae	0%
<i>Robertus lividus</i>	Theridiidae	0%
<i>Agroeca inopina</i>	Liocranidae	0%
<i>Erigonella hiemalis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Myrmarachne formicaria</i>	Salticidae	0%
<i>Prinerigone vagans</i>	Linyphiidae	0%
<i>Robertus neglectus</i>	Theridiidae	0%
<i>Silometopus elegans</i>	Linyphiidae	0%
<i>Theridion uhligi</i>	Theridiidae	0%
<i>Xerolycosa miniata</i>	Lycosidae	0%
<i>Zodarium rubidum</i>	Zodariidae	0%
<i>Zora pardalis</i>	Zoridae	0%
<i>Asagena phalerata</i>	Theridiidae	0%
<i>Clubiona terrestris</i>	Clubionidae	0%
<i>Diplocephalus latifrons</i>	Linyphiidae	0%
<i>Dysdera crocata</i>	Dysderidae	0%
<i>Euophrys frontalis</i>	Salticidae	0%
<i>Gongylidiellum latebricola</i>	Linyphiidae	0%
<i>Haplodrassus silvestris</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Meioneta affinis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Micrargus apertus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pelecopsis parallela</i>	Linyphiidae	0%
<i>Phlegra lineata</i>	Salticidae	0%
<i>Setaphis carmeli</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Stemonyphantes lineatus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Xysticus ulmi</i>	Thomisidae	0%
<i>Zelotes latreillei</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Zora parallela</i>	Zoridae	0%
<i>Agroeca brunnea</i>	Liocranidae	0%

<i>Agroeca dentigera</i>	Liocranidae	0%
<i>Antistea elegans</i>	Hahniidae	0%
<i>Arctosa leopardus</i>	Lycosidae	0%
<i>Argenna subnigra</i>	Dictynidae	0%
<i>Centromerus sylvaticus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Ceratinella scabrosa</i>	Linyphiidae	0%
<i>Crustulina sticta</i>	Theridiidae	0%
<i>Drassyllus villicus</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Episinus truncatus</i>	Theridiidae	0%
<i>Hahnia helveola</i>	Hahniidae	0%
<i>Hahnia nava</i>	Hahniidae	0%
<i>Haplodrassus signifer</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Heliophanus cupreus</i>	Salticidae	0%
<i>Microlinyphia pusilla</i>	Linyphiidae	0%
<i>Nerienne clathrata</i>	Linyphiidae	0%
<i>Nomisia exornata</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Palliduphantes ericaeus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pardosa agricola</i>	Lycosidae	0%
<i>Pardosa alacris</i>	Lycosidae	0%
<i>Phylloneta impressum</i>	Theridiidae	0%
<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>	Linyphiidae	0%
<i>Xysticus acerbus</i>	Thomisidae	0%
<i>Zelotes apricorum</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Zelotes longipes</i>	Gnaphosidae	0%
<i>Aelurillus v-insignitus</i>	Salticidae	0%
<i>Alopecosa barbipes</i>	Lycosidae	0%
<i>Arctosa perita</i>	Lycosidae	0%
<i>Bathyphantes nigrinus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Ceratinella brevipes</i>	Linyphiidae	0%
<i>Ceratinella brevis</i>	Linyphiidae	0%
<i>Cicurina cicur</i>	Dictynidae	0%
<i>Clubiona comta</i>	Clubionidae	0%
<i>Clubiona lutescens</i>	Clubionidae	0%
<i>Clubiona stagnatilis</i>	Clubionidae	0%
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Cozyptila blackwalli</i>	Thomisidae	0%
<i>Crustulina guttata</i>	Theridiidae	0%
<i>Diplocephalus cristatus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Euophrys sulfurea</i>	Salticidae	0%
<i>Gongylidium rufipes</i>	Linyphiidae	0%
<i>Harpactea hombergi</i>	Dysderidae	0%
<i>Hypsosinga pygmaea</i>	Araneidae	0%
<i>Liocranoeca striata</i>	Liocranidae	0%
<i>Macrargus rufus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Micrommata ligurina</i>	Sparassidae	0%
<i>Ostearius melanopygius</i>	Linyphiidae	0%

<i>Palliduphantes pallidus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pardosa monticola</i>	Lycosidae	0%
<i>Pardosa nigriceps</i>	Lycosidae	0%
<i>Pelecopsis radicicola</i>	Linyphiidae	0%
<i>Pellenes arciger</i>	Salticidae	0%
<i>Pirata piraticus</i>	Lycosidae	0%
<i>Pocadicnemis pumila</i>	Linyphiidae	0%
<i>Porrhomma oblitum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Porrhomma pallidum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Porrhomma pygmaeum</i>	Linyphiidae	0%
<i>Robertus unguatus</i>	Theridiidae	0%
<i>Scotina celans</i>	Liocranidae	0%
<i>Segestria senoculata</i>	Segestriidae	0%
<i>Sintula corniger</i>	Linyphiidae	0%
<i>Tetragnatha pinicola</i>	Tetragnathidae	0%
<i>Thanatus arenarius</i>	Philodromidae	0%
<i>Thyreosthenius parasiticus</i>	Linyphiidae	0%
<i>Walckenaeria acuminata</i>	Linyphiidae	0%
<i>Zelotes tenuis</i>	Gnaphosidae	0%

List of references cited :

Barbaro, L., & Van Halder, I. (2009). Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32, 321-333.

Cole, L.J. et al. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93, 323-336.

Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardt, T., & Wolters, V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108, 165-174.

Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36, 21-37.

Annexe III.2.

Structure and composition of carabid and spider assemblages in each study region (Armorique, Coteaux and Gottingen).

	Armorique	Coteaux	Gottingen
Number of sampled fields	41 wheat fields	42 wheat fields	64 wheat fields
Carabid community structure	73 ± 50 individuals/field 13 ± 3 species/field	20 ± 20 individuals/field 5 ± 2 species/field	123 ± 99 individuals/field 11 ± 3 species/field
Carabid community composition	76% of spring breeders <i>Poecilus cupreus</i> 36% <i>Anchomenus dorsalis</i> 11% <i>Metallina lampros</i> 11%	76% of spring breeders <i>Anchomenus dorsalis</i> 40% <i>Carabus auratus</i> 19% <i>Poecilus cupreus</i> 7%	52% of spring breeders <i>Pterostichus melanarius</i> 35% <i>Anchomenus dorsalis</i> 30% <i>Metallina lampros</i> 9%
Spider community structure	133 ± 64 individuals/field 21 ± 4 species/field	37 ± 21 individuals/field 16 ± 6 species/field	79 ± 87 individuals/field 16 ± 5 species/field
Spider community composition	80% of linyphiidae 13% of lycosidae <i>Erigone atra</i> 32% <i>Erigone dentipalpis</i> 17% <i>Oedothorax apicatus</i> 7%	31% of linyphiidae 35% of lycosidae <i>Tenuiphantes tenuis</i> 11% <i>Pardosa prativaga</i> 10% <i>Oedothorax apicatus</i> 9%	77% of linyphiidae 11% of lycosidae <i>Oedothorax apicatus</i> 32% <i>Erigone atra</i> 16% <i>Pachygnatha degeeri</i> 9%
Predation rates	87% of aphids removed	70% of aphids removed	71% of aphids removed

Annexe IV.1.

Exemple de plaquette personnalisée, envoyée à chaque agriculteur ayant contribué à cette étude, et présentant les communautés d'auxiliaires recensées dans les parcelles de céréales.

Suivi annuel des communautés d'auxiliaires généralistes et du potentiel de contrôle biologique en milieu agricole

Partenaires : Université de Rennes 1 , Centre National de la Recherche Scientifique , Institut National de la Recherche Agronomique

OBJECTIFS DU PROJET

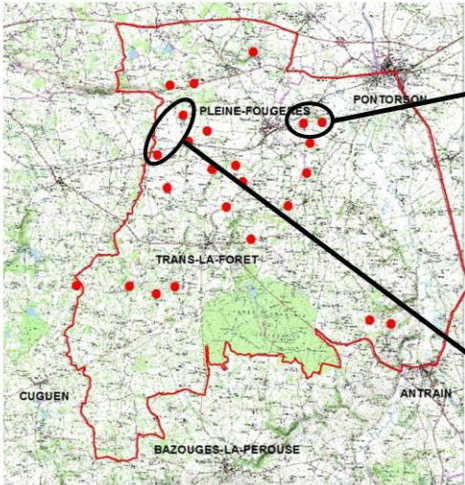
Les **coléoptères carabiques** et les **araignées** seraient des **prédateurs généralistes** importants susceptibles d'engendrer un **contrôle efficace des populations de ravageurs** tels que les pucerons. Mais les différents facteurs qui influencent la présence de ces auxiliaires dans les parcelles agricoles restent aujourd'hui peu connus.

L'objectif du dispositif mis en place est de comprendre **comment la structure des couverts (densité et hauteur du couvert) influence les communautés de prédateurs généralistes** et leur potentiel en tant qu'ennemis naturels des ravageurs des cultures.

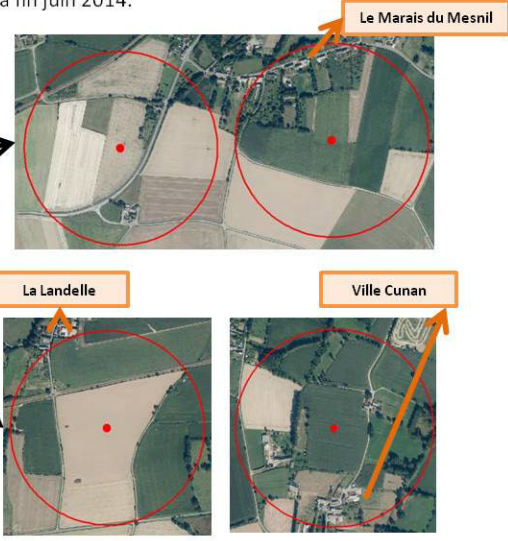


Zone d'étude : La « Zone Atelier Armorique »

Sur cette zone d'étude (délimitée sur la carte par un trait rouge), nous avons travaillé sur 24 parcelles de céréales. Les parcelles ont été suivies de mi-mars à fin juin 2014.



Zone d'étude



Parcelles vous concernant

PREMIERS RESULTATS

*Quels suivis avons nous réalisé...
et qu'avons-nous trouvé dans les parcelles ?*

ARAIGNEES – Echantillonnées à l'aide de pots en plastique enfoncés dans le sol



Les araignées sont des **prédateurs qui se nourrissent d'insectes**. En milieu agricole, leur régime est essentiellement composé de pucerons, de collemboles et de petites mouches.

	Sur l'ensemble des parcelles échantillonnées	Dans votre (vos) parcelle (s)
Nombre moyen d'individus piégés par parcelle (sur 15 jours de piégeage)	120	126

Les araignées n'ont toujours pas été identifiées jusqu'à l'espèce. Voici cependant quelques exemples d'espèces observées dans des parcelles de céréales au cours d'autres études en Ile-et-Vilaine :



Erigone atra
Taille ~ 2 mm



Erigone dentipalpis
Taille ~ 2 mm

CARABES – Echantillonnés à l'aide de pots en plastique enfoncés dans le sol



Les carabes présents dans les parcelles sont souvent des **prédateurs qui se nourrissent d'un nombre de proies important** (limaces, escargots, pucerons, larves de diptères et de taupins, chenille, etc.).

	Sur l'ensemble des parcelles échantillonnées	Dans votre (vos) parcelle (s)
Nombre moyen d'individus piégés par parcelle (sur 15 jours de piégeage)	68	44
Nombre moyen d'espèces recensées par parcelle (de mi-mars à fin juin)	23	22

Principales espèces observées sur l'ensemble des 24 parcelles :



Anchomenus dorsalis
Taille ~ 8 mm



Poecilus cupreus
Taille ~ 11 mm



Trechus quadristriatus
Taille ~ 4 mm

PREMIERS RESULTATS

*Quels suivis avons nous réalisé...
et qu'avons-nous trouvé dans les parcelles ?*

POTENTIEL DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS

Estimé à l'aide de pucerons collés sur des petits cartons placés au sol



Cet outil ne nous permet pas de savoir si les carabes et les araignées effectuent un réel contrôle des populations de pucerons naturellement présentes dans la parcelle. Mais ces cartes nous permettent de comparer des parcelles entre elles, en nous donnant une idée du **nombre de pucerons qui peuvent être consommés dans la parcelle sur une durée de 24 heures**.

	Sur l'ensemble des parcelles échantillonnées	Dans votre (vos) parcelle (s)
Pourcentage moyen de pucerons consommés par parcelle sur une durée de 24 heures	60 %	58 %

SUIVIS DE LA HAUTEUR ET DENSITE DU COUVERT

Suivis réalisés à l'aide d'un mètre et d'un appareil photo



Evolution de la densité du couvert de l'une de vos parcelles (parcelle près de Ville Cunan) au cours de la saison :



Mi - Mars



Mi - Avril



Mi - Mai



Mi - Juin

Ces photos prises dans les parcelles seront ensuite traitées à l'aide d'un logiciel. Nous obtiendrons ainsi des valeurs de densité de couvert.

ET MAINTENANT ?

Comment va-t-on utiliser ces données?

Nous voulons maintenant comprendre si la structure du couvert (hauteur et densité du couvert) a une influence sur :

- Le nombre d'araignées et de carabes piégés dans les parcelles
- Le nombre d'espèces rencontrées
- Le potentiel de contrôle biologique des pucerons

Ces analyses seront réalisées courant 2015.

Que peuvent apporter ces résultats ?

Est-ce que certaines hauteurs et densités de couverts peuvent favoriser la présence des carabes et des araignées? Cela contribue-t-il à favoriser la prédation des pucerons dans les parcelles?

Si oui, il serait alors possible de tenter de réduire les traitements phytosanitaires en jouant sur les variétés utilisées et la densité de semis.

CONTACTS

Colette BERTRAND – Doctorante Université Rennes 1

INRA Sad-Paysage, 65 rue de St-Brieuc CS 84215 – 35042 Rennes Cedex

Tel. : 06.48.24.67.09 / Mail : colette.bertrand@rennes.inra.fr

Encore merci pour votre participation! N'hésitez pas à me contacter pour toute question concernant ces résultats.



Annexe IV.2.

List of sampled carabid and spider species. Species are listed according to their dominance in the communities for the whole sampling season (from March to June). For carabid species, classification of breeding type (BT) followed Barbaro & Van Halder (2009), Cole et al. (2002), Purtauf et al. (2005) and Ribera et al. (1999).

List of carabid species		List of spider species	
Species name	BT ^a	Species name	Family
<i>Poecilus cupreus</i>	SB	<i>Erigone atra</i>	Linyphiidae
<i>Anchomenus dorsalis</i>	SB	<i>Erigone dentipalpis</i>	Linyphiidae
<i>Trechus quadristriatus</i>	AB	<i>Bathypantes gracilis</i>	Linyphiidae
<i>Metallina lampros</i>	SB	<i>Oedothorax apicatus</i>	Linyphiidae
<i>Ocydromus tetracolus</i>	SB	<i>Tenuiphantes tenuis</i>	Linyphiidae
<i>Agonum muelleri</i>	SB	<i>Oedothorax fuscus</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus melanarius</i>	AB	<i>Oedothorax retusus</i>	Linyphiidae
<i>Phyla obtusa</i>	AB	<i>Pachygnatha clercki</i>	Tetragnathidae
<i>Asaphidion flavipes</i>	SB	<i>Pardosa proxima</i>	Lycosidae
<i>Loricera pilicornis</i>	SB	<i>Collinsia inerrans</i>	Linyphiidae
<i>Nebria salina</i>	AB	<i>Walckenaeria vigilax</i>	Linyphiidae
<i>Philochthus biguttatus</i>	SB	<i>Trochosa ruricola</i>	Lycosidae
<i>Pterostichus madidus</i>	AB	<i>Meioneta rurestris</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus vernalis</i>	SB	<i>Pardosa prativaga</i>	Lycosidae
<i>Amara similata</i>	SB	<i>Ozyptila simplex</i>	Thomisidae
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	SB	<i>Pardosa palustris</i>	Lycosidae
<i>Amara aenea</i>	SB	<i>Micrargus subaequalis</i>	Linyphiidae
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	SB	<i>Savignia frontata</i>	Linyphiidae
<i>Anisodactylus binotatus</i>	SB	<i>Diplostyla concolor</i>	Linyphiidae
<i>Demetrias atricapillus</i>	SB	<i>Pardosa agrestis</i>	Lycosidae
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	AB	<i>Pardosa saltans</i>	Lycosidae
<i>Pterostichus strenuus</i>	SB	<i>Trochosa terricola</i>	Lycosidae
<i>Brachinus sclopeta</i>	SB	<i>Pardosa amentata</i>	Lycosidae
<i>Harpalus affinis</i>	SB	<i>Pirata latitans</i>	Lycosidae
<i>Amara lunicollis</i>	SB	<i>Robertus arundineti</i>	Theridiidae
<i>Amara plebeja</i>	SB	<i>Pardosa pullata</i>	Lycosidae
<i>Carabus granulatus</i>	SB	<i>Xysticus cristatus</i>	Thomisidae
<i>Clivina fossor</i>	SB	<i>Zodarion italicum</i>	Zodariidae
<i>Agonum afrum</i>	SB	<i>Gongyliidium vivum</i>	Linyphiidae
<i>Acupalpus dubius</i>	?	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	Lycosidae
<i>Carabus auratus</i>	SB	<i>Oedothorax gibbosus</i>	Linyphiidae
<i>Amara familiaris</i>	SB	<i>Pachygnatha degeeri</i>	Tetragnathidae
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	?	<i>Tiso vagans</i>	Linyphiidae

<i>Trechoblemus micros</i>	SB	<i>Porrhomma microphthalmum</i>	Linyphiidae
<i>Amara ovata</i>	SB	<i>Prinerigone vagans</i>	Linyphiidae
<i>Abax parallelepipedus</i>	AB	<i>Erigone promiscua</i>	Linyphiidae
<i>Acupalpus meridianus</i>	SB	<i>Drassyllus pusillus</i>	Gnaphosidae
<i>Agonum lugens</i>	SB	<i>Hahnia nava</i>	Hahniidae
<i>Agonum viridicupreum</i>	SB	<i>Dicymbium nigrum</i>	Linyphiidae
<i>Badister bullatus</i>	SB	<i>Nerienne clathrata</i>	Linyphiidae
<i>Laemostenus terricola</i>	AB	<i>Pirata piraticus</i>	Lycosidae
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	SB	<i>Robertus lividus</i>	Theridiidae
<i>Agonum sexpunctatum</i>	SB	<i>Drassyllus lutetianus</i>	Gnaphosidae
<i>Carabus violaceus</i>	AB	<i>Meioneta affinis</i>	Linyphiidae
<i>Harpalus rubripes</i>	AB	<i>Meioneta mollis</i>	Linyphiidae
<i>Notiophilus biguttatus</i>	SB	<i>Malthonica picta</i>	Agelenidae
<i>Notiophilus palustris</i>	AB	<i>Monocephalus fuscipes</i>	Linyphiidae
<i>Ophonus puncticeps</i>	?	<i>Ostearius melanopygius</i>	Linyphiidae
<i>Pterostichus anthracinus</i>	SB	<i>Pelecopsis parallela</i>	Linyphiidae
<i>Stenolophus teutonius</i>	?	<i>Pocadicnemis juncea</i>	Linyphiidae
<i>Agonum nigrum</i>	SB	<i>Arctosa leopardus</i>	Lycosidae
<i>Amara bifrons</i>	AB	<i>Enoplognatha thoracica</i>	Theridiidae
<i>Amblystomus niger</i>	?	<i>Mangora acalypha</i>	Araneidae
<i>Badister sodalis</i>	SB	<i>Mermessus trilobatus</i>	Linyphiidae
<i>Blethisa multipunctata</i>	?	<i>Microlinyphia pusilla</i>	Linyphiidae
<i>Calathus fuscipes</i>	AB	<i>Pardosa nigriceps</i>	Lycosidae
<i>Carabus intricatus</i>	?	<i>Xysticus kochi</i>	Thomisidae
<i>Carabus monilis</i>	?	<i>Dysdera erythrina</i>	Dysderidae
<i>Chlaeniellus nigricornis</i>	?	<i>Aulonia albibana</i>	Lycosidae
<i>Diachromus germanus</i>	?	<i>Bathyphantes parvulus</i>	Linyphiidae
<i>Drypta dentata</i>	AB	<i>Diplocephalus picinus</i>	Linyphiidae
<i>Dyschirius globus</i>	SB	<i>Drassodes lapidosus</i>	Gnaphosidae
<i>Pterostichus nigrita</i>	SB	<i>Enoplognatha mordax</i>	Theridiidae
		<i>Haplodrassus signifer</i>	Gnaphosidae
		<i>Micrargus herbigradus</i>	Linyphiidae
		<i>Palliduphantes insignis</i>	Linyphiidae
		<i>Phrurolithus minimus</i>	Corinnidae
		<i>Pisaura mirabilis</i>	Pisauridae
		<i>Stemonyphantes lineatus</i>	Linyphiidae
		<i>Argenna patula</i>	Dictynidae
		<i>Bathyphantes approximatus</i>	Linyphiidae
		<i>Bathyphantes nigrinus</i>	Linyphiidae
		<i>Centromerita bicolor</i>	Linyphiidae
		<i>Clubiona compta</i>	Clubionidae
		<i>Clubiona reclusa</i>	Clubionidae
		<i>Cnephalocotes obscurus</i>	Linyphiidae
		<i>Crustulina guttata</i>	Theridiidae

<i>Dicymbium tibiale</i>	Linyphiidae
<i>Dismodicus bifrons</i>	Linyphiidae
<i>Gongylidium rufipes</i>	Linyphiidae
<i>Harpactea hombergi</i>	Dysderidae
<i>Micaria pulicaria</i>	Gnaphosidae
<i>Microneta viaria</i>	Linyphiidae
<i>Ozyptila praticola</i>	Thomisidae
<i>Palliduphantes ericaeus</i>	Linyphiidae
<i>Pardosa hortensis</i>	Lycosidae
<i>Philodromus dispar</i>	Philodromidae
<i>Phrurolithus festivus</i>	Corinnidae
<i>Pocadicnemis pumila</i>	Linyphiidae
<i>Porrhomma campbelli</i>	Linyphiidae
<i>Robertus neglectus</i>	Theridiidae
<i>Tegenaria saeva</i>	Agelenidae
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	Linyphiidae
<i>Tibellus oblongus</i>	Philodromidae
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	Gnaphosidae
<i>Troxochrus scabriculus</i>	Linyphiidae
<i>Xysticus audax</i>	Thomisidae
<i>Zelotes apricorum</i>	Gnaphosidae
<i>Zora spinimana</i>	Zoridae

^a SB: spring breeder, AB: autumn breeder, ?: no classification possible.

List of references cited :

- Barbaro, L., & Van Halder, I. (2009). Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32, 321-333.
- Cole, L.J. et al. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93, 323-336.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharncke, T., & Wolters, V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108, 165-174.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36, 21-37.

Annexe V.1.

Influence de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures sur les communautés d'araignées : Résultats des analyses statistiques

Sur les 40 parcelles de blé échantillonnées, nous avons capturé un total de 4905 araignées appartenant à 95 espèces. *Erigone atra*, *Erigone dentipalpis*, *Tenuiphantes tenuis*, *Oedothorax apicatus* et *Oedothorax retusus* étaient les cinq espèces les plus abondantes. *Erigone atra* représentait 29% du total des individus piégés, et les cinq espèces représentaient 60% des individus.

Grâce à l'utilisation de la méthode "conditional random forests", la taille de la parcelle échantillonnée (MF (FL)), voir **présentation des variables Chapitre V section 2.3** a été retenue comme facteur important pour expliquer l'abondance des araignées et l'équitabilité de la communauté. La diversité des cultures sur la période de 5 ans (CD5y) a également été retenue comme variable explicative de la richesse spécifique et de l'abondance des araignées, et la diversité des cultures de l'année d'échantillonnage (2013) dans les 100 m autour de la parcelle (CD 100m) comme variable explicative de l'abondance (voir **Figure AV.1.1**).

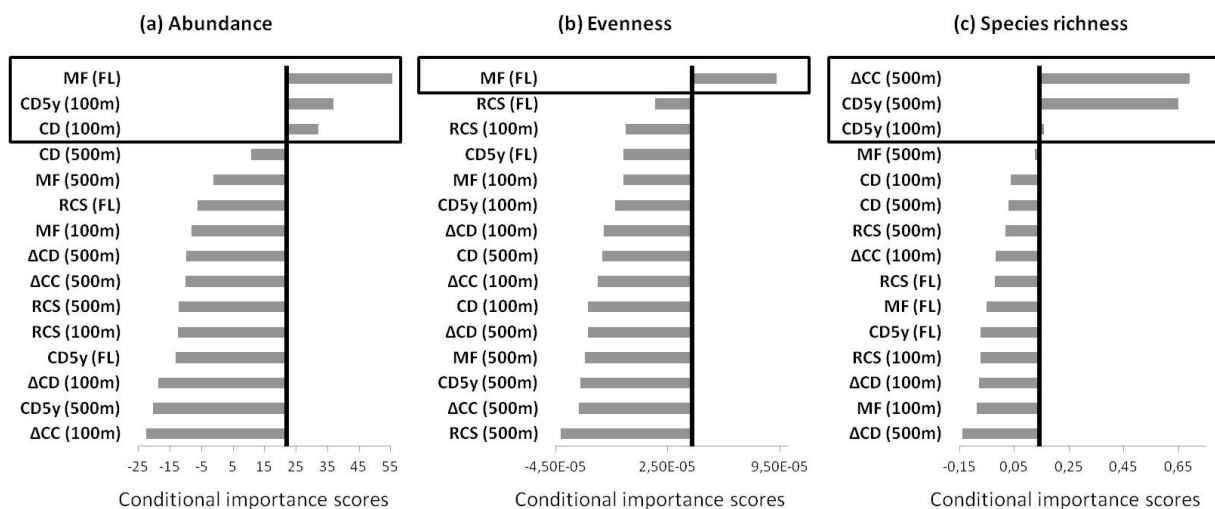


Figure AV.1.1. Conditional importance scores of predictors from the conditional random forests (n=2000) used to explain spider (a) abundance, (b) evenness and (c) species richness. See Table V.2 for abbreviations of the variables. The vertical line represents the threshold for considering variables as important and therefore including them in the generalized linear mixed models, which quantified and tested the significance of the impacts of the variables on spider assemblages.

La significativité des différentes variables sélectionnées par "Random forests" a été testée grâce à des modèles linéaires généralisés mixtes (voir **Table AV.1.1**). Les résultats indiquent que la diversité des cultures présentes en 2013 dans un rayon de 100 m autour des parcelles (CD 100m) a un effet positif sur l'abondance des araignées dans les parcelles échantillonnées.

La diversité des cultures présentes entre 2009 et 2013 dans un rayon de 500 m autour des parcelles (CD5y 500m) a quant à elle un effet négatif sur la richesse spécifique.

Table AV.1.1. Summary of the results of the generalized linear mixed models for spider abundance, evenness and species richness. See Table V.2 for abbreviations of variables.

Model ^a	Variable	Importance ^b	Relative Importance ^c	Multimodel estimate $\pm$ SE ^d	z or t value ^d	P value ^d
Abundance	CD (100m)	70%	81%	0.41 ± 0.19	2.21	0.027
	MF (FL)	55%	61%	-0.04 ± 0.02	1.75	0.080
	CD5y (100m)	23%	0%			
Evenness	MF (FL)	1%	0%			
Species richness	CD5y (500m)	97%	100%	-11.84 ± 5.13	2.08	0.038
	CD5y (100m)	80%	100%	3.80 ± 2.89	1.18	0.239
	Δ CC (500m)	45%	42%	-0.80 ± 0.84	0.85	0.396

^a The abundance model was fitted with the Poisson distribution, whereas species richness and evenness models were fitted with the normal distribution.

^b Each variable's importance within all possible models.

^c Each variable's importance within the best candidate models (Δ AIC<2).

^d Estimates, z or t-values and P-values after multimodel averaging of the top-model set (Δ AIC <2).

Annexe V.2.

Influence de l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures sur les taux de prédation : Résultats des analyses statistiques

2395 pucerons ont été introduits dans les 40 parcelles de céréales sélectionnées au Nord de l'Ille-et-Vilaine (voir chapitre I section 3.2). 2035 pucerons ont été consommés en l'espace de 24 heures, soit un taux de prédation moyen de 85%.

Grâce à l'utilisation de la méthode "conditional random forests", seule la variable 'changements entre 2009 et 2013 de la composition des cultures dans un rayon de 500 m autour des parcelle' (ΔCC 500m) (voir présentation des variables Chapitre V section 2.3) a été retenue comme facteur important pour expliquer les taux de prédation observés dans les parcelles de céréales (voir Figure AV.2.1).

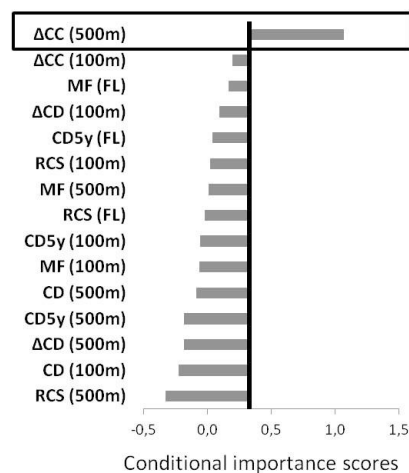


Figure AV.2.1. Conditional importance scores of predictors from the conditional random forests (n=2000) used to explain predation rates. See Table V.2 for abbreviations of the variables. The vertical line represents the threshold for considering variables as important and therefore including them in the generalized linear mixed models, which quantified and tested the significance of the impacts of the variables on predation rates.

Table AV.2.1. Summary of the results of the generalized linear mixed model for predation rates. See Table V.2 for abbreviations of variables.

Model	Variable	Estimate $\pm$ SE	z value	P value
Predation rates	ΔCC (500m)	-0.36 $\pm$ 0.15	-2.49	0.013

Suite à cette première étape de sélection de variables, les résultats d'un modèle linéaire généralisé mixte ont confirmé que les taux de prédation répondaient de façon significative à

l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque des cultures (**voir Table AV.2.1**) : le nombre de pucerons consommés sur les cartes à pucerons était plus faible dans les paysages soumis à de forts changements dans la composition des cultures (ΔCC 500 m).

Annexe VI.

Activités annexes, publications et communications scientifiques

Activités d'enseignement (64h en 2012-2013)

- L1 Sciences, Technologie, Santé - mention biologie
 - TP (27 heures) : UE Bases à l'écologie
 - Interactions biotiques : exemple de la prédation
 - Structure et fonctionnement des peuplements de la faune du sol
- L2 mention Biologie - Parcours Biologie des Organismes
 - TD (10 heures) : UE Biologie quantitative 1
 - Statistiques descriptives, Estimation des paramètres, Tests statistiques paramétriques de comparaison de moyenne, Tests du Khi2
 - TD (4 heures) : UE Biologie quantitative 1
 - Initiation à l'utilisation du logiciel R
- M1 mention Biodiversité, Ecologie, Environnement
 - TP (6 heures) : UE Ecologie des communautés et fonctionnement des écosystèmes
 - Initiation à la démarche de modélisation - logiciel Stella : Modélisation d'un lac peu profond
 - TP (20 heures) : UE Outils statistiques et méthodologiques
 - Analyses multivariées

Encadrement de stagiaires

- 2013, Stage de 6 mois - Licence professionnelle PARTAGER : *Effet de l'hétérogénéité de composition et de configuration du paysage sur la prédation des ravageurs par les ennemis naturels*
- 2014, Stage de 6 mois - M1 Ecologie fonctionnelle, évolutive et comportementale : *Effet de variables intra-parcellaires et paysagères sur les communautés printanières d'auxiliaires généralistes et sur le potentiel de contrôle des ravageurs en milieu agricole*

Formations suivies

- "Base de données Access 2010" organisée par l'INRA (18 h)
- "MISTeR 1 et 2 - Maîtriser l'Information Scientifique et Technique en Recherche" organisée par l'INRA (14 h)
- "MISTeR 3 - Eléments pour définir la stratégie de publication des résultats de ses travaux de recherche" organisée par l'INRA (7 h)
- Séminaire "Parcours de thèse" du département SAD de l'INRA - 2ème année de thèse (20 h)
- Séminaire "Parcours de thèse" du département SAD de l'INRA - 3ème année de thèse (20 h)
- Formation "Haut Niveau Paysage" organisée par l'OSUR (4 jours)
- "Table ronde écologie - Connaissance de la recherche privée" organisée par la commission *Professionnalisation et Relations Internationales* de l'école doctorale VAS (3 h)

- "Journée de préparation de l'après-thèse" organisée par le Collège Doctoral International de l'UEB et la commission *Professionnalisation et Relations Internationales* de l'école doctorale VAS (7 h 30)

Activités de vulgarisation scientifique

- Intervention dans le cadre du Festival des sciences 2014, 9ème édition Rennes : Animation de la rencontre à la suite de la projection du documentaire "La dernière des abeilles" de Rafaël Gutierrez Pereira (Vezin-le-Coquet, 16 octobre 2014)
- Intervention dans le cadre d'un Café de l'Espace des sciences sur le déclin des abeilles (Rennes, 2 avril 2015)

Communications lors de congrès scientifiques

- Bertrand C., Georges R., Aviron S., Baudry J., Burel F., (2013). Projet FarmLand : Quel est le rôle de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des cultures sur la biodiversité et les services écosystémiques? *VI^{èmes} journées françaises de l'Ecologie du Paysage, IALE Rennes*. (Poster)
- Bertrand C., Leclercq L., Duan M., Baudry J., Burel F., (2014). Evolution intra-annuelle de l'effet de la complexité paysagère sur les auxiliaires généraliste (coléoptères carabiques et araignées) et sur le potentiel de contrôle biologique en milieu agricole. *VII^{èmes} journées françaises de l'Ecologie du Paysage, IALE Dijon*. (Communication orale)
- Bertrand C., Georges R., Burel F., Baudry J., (2014). Relative effects of spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes on carabid beetles assemblages (Coleoptera / Carabidae). *BES and SFE Joint Annual Meeting 2014 - Lille*. (Communication orale)
- Bertrand C., Georges R., Baudry J., Burel F. (2015). Effects of amount of semi-natural habitats and crop mosaic heterogeneity on generalist predator communities (Araenae and Carabidae) and biological control potential. *9th IALE World Congress - Portland Oregon USA*. (Communication orale)

Publications

- Henry M., Bertrand C., Le Féon V., Requier F., Odoux J.F., Aupinel P., Bretagnolle V., Decourtye A. (2014). Pesticide risk assessment in free-ranging bees is weather and landscape dependent. *Nature communications*, 5.
- Bertrand C., Burel F., Baudry J. (sous presse). Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*.
- Le Féon V., Poggio S.L., Torretta J.P., Bertrand C., Molina G.A.R., Burel F., Baudry J., Ghera C.M. (sous presse). Diversity and life-history traits of wild bees in homogeneous agricultural landscapes in the Rolling Pampa, Argentina. *Journal of Natural History*.
- Bertrand C., Baudry J., Burel F. (en révision). Intra-annual variation in the effect of landscape structure on generalist predators and biological control potential. *Basic and applied Ecology*

Index des Tableaux

TABLEAU 0.1. PRINCIPAUX RAVAGEURS DU BLE ET DE L'ORGE EN ZONE TEMPEREE.	17
TABLEAU II.1. CALENDRIER D'ÉCHANTILLONNAGE	75
TABLEAU II.2. ABREVIATION ET DESCRIPTION DE L'ENSEMBLE DES VARIABLES EXPLICATIVES CARACTERISANT LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES D'AUXILIAIRES GENERALISTES.	76
TABLEAU II.3. MATRICE DES CORRELATIONS DE SPEARMAN ENTRE LES DIFFERENTES VARIABLES EXPLICATIVES CARACTERISANT LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES D'AUXILIAIRES GENERALISTES	77
TABLE III.1. SPEARMAN CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN THE FOUR HETEROGENEITY VARIABLES.....	96
TABLE III.2. SUMMARY OF THE RESULTS OF THE GENERALIZED LINEAR MIXED MODELS FOR CARABID AND SPIDER COMMUNITIES (ABUNDANCE AND SPECIES RICHNESS) AND PREDATION RATES.....	99
TABLE IV.1. SAMPLING CALENDAR	113
TABLE IV.2. SPEARMAN CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN LANDSCAPE DESCRIPTORS.....	114
TABLE V.1. CARABID SPECIES DISPERSAL CLASSES.	135
TABLE V.2. DESCRIPTION OF THE METRICS AND SCALES USED FOR ASSESSING THE SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE CROP MOSAIC.	137
TABLE V.3. SPEARMAN CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN THE FIFTEEN METRICS OF SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE CROP MOSAIC.....	142
TABLE V.4. SPEARMAN CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN METRICS OF SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY AT THE LANDSCAPE SCALE (500 M) AND OTHER LANDSCAPE DESCRIPTORS.....	143
TABLE V.5. SUMMARY OF THE RESULTS OF THE GENERALIZED LINEAR MIXED MODELS FOR CARABID ABUNDANCE, EVENNESS AND SPECIES RICHNESS.	145
TABLE V.6. SUMMARY OF THE RESULTS OF THE GENERALIZED LINEAR MIXED MODELS FOR THE ABUNDANCE OF SPECIES WITH LOW OR HIGH DISPERSAL ABILITIES..	147
TABLEAU VI.1. RECAPITULATIF DES PRINCIPAUX RESULTATS DE LA THESE.	156
TABLEAU VI.2. RECAPITULATIF DES METRIQUES D'HETEROGENEITE UTILISEES DANS LE CADRE DE CETTE THESE; INTERETS ET LIMITES. .	166

Index des Figures

FIGURE 0.1. EVOLUTION D'UN PAYSAGE AGRICOLE DU NORD DE L'ILLE-ET-VILAINE (BRETAGNE) ENTRE (A) 1952 ET (B) 2007..	13
FIGURE 0.2. RELATIONS ENTRE LE NOMBRE D'ESPECES D'OISEAUX ET LA STRUCTURE DU PAYSAGE OU DE L'INTENSIVITE DES PRATIQUES AGRICOLES	14
FIGURE 0.3. QUELQUES EXEMPLES D'AUXILIAIRES SPECIALISTES ET GENERALISTES DES PUCERONS.....	18
FIGURE 0.4. RELATION ENTRE LE POURCENTAGE DE PUPES DE MOUCHES CONSOMMEES ET LE NOMBRE D'INDIVIDUS DES QUATRE ESPECES DE CARABES LES PLUS ABONDANTES DANS DES PARCELLES DE MAÏS.....	23
FIGURE 0.5. RELATION ENTRE LE NOMBRE DE RAVAGEURS HERBIVORES ET LE NOMBRE D'ESPECES D'ARAIGNEES	24
FIGURE 0.6. SCHEMA DES PRINCIPAUX FACTEURS BIOTIQUES ET ENVIRONNEMENTAUX INFLUENÇANT LA FONCTION DE PREDATION (TAUX DE PREDATION D'UN RAVAGEUR) OU L'EFFICACITE DU CONTROLE BIOLOGIQUE EN MILIEU AGRICOLE..	27
FIGURE 0.7. SCHEMA REPRESENTANT LES DEUX COMPOSANTES MAJEURES DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES PAYSAGES : L'HETEROGENEITE DE COMPOSITION ET L'HETEROGENEITE DE CONFIGURATION	28
FIGURE 0.8. MOUVEMENTS DE COLONISATION CYCLIQUES ENTRE LES CULTURES ET LES HABITATS SEMI-NATURELS; CAS DES ARTHROPODES HIVERNANT DANS LES ELEMENTS NON-CULTIVES..	31
FIGURE 0.9. HETEROGENEITE DE COMPOSITION ET DE CONFIGURATION DE LA MOSAÏQUE DES CULTURES..	33
FIGURE 0.10. DYNAMIQUE RAPIDE DES PAYSAGES AGRICOLES..	34
FIGURE 0.11. PROJET FARMLAND : TROIS PRINCIPAUX OBJECTIFS ET QUESTIONS DE RECHERCHE ASSOCIEES	37
FIGURE 0.12. DEUX PRINCIPALES QUESTIONS DE RECHERCHE ABORDEES DANS LE CADRE DE CETTE THESE	39
FIGURE 0.13. STRUCTURE DU MANUSCRIT DE THESE.....	40
FIGURE I.1. LOCALISATION DES SEPT REGIONES EUROPEENNES PARTICIPANT AU PROJET FARMLAND..	45
FIGURE I.2. PHOTOGRAPHIES AERIENNES DE PAYSAGES AGRICOLES DE CHAQUE REGION D'ETUDE PARTICIPANT AU PROJET EUROPEEN FARMLAND.	47
FIGURE I.3. VARIATIONS INTRA ET INTER REGIONALES (A) DES VARIABLES D'HETEROGENEITE SPATIALE DE LA MOSAÏQUE DES CULTURES ET (B) DU POURCENTAGE D'ELEMENTS SEMI-NATURELS ET DE LA LONGUEUR DU RESEAU DE HAIES.....	48
FIGURE I.4. APERÇU GENERAL DE LA DEMARCHE DE SELECTION DES 27 PAYSAGES AGRICOLES DE 1 KM ² EN REGION ARMORIQUE	51
FIGURE I.5. (A) LOCALISATION DES 27 PAYSAGES DE 1 KM ² SELECTIONNES AU NORD DE L'ILLE-ET-VILAINE. (B) REPARTITION DES 27 PAYSAGES SELON DEUX GRADIENTS INDEPENDANTS DE COMPOSITION (DIVERSITE DES CULTURES) ET DE CONFIGURATION (TAILLE MOYENNE DU PARCELLAIRE) DE LA MOSAÏQUE DES CULTURES.....	53
FIGURE I.6. CARTE DU NORD DE L'ILLE-ET-VILAINE, MONTRANT LA LOCALISATION DU SITE D'ETUDE DE PLEINE-FOUGERES.....	54
FIGURE I.7. (A) SUPERPOSITION DE LA CARTE VECTEUR INITIALE ET DE LA CARTE RASTER OBTENUE APRES ANALYSE PAR FENETRES GLISSANTES ET SELECTION DES ZONES CONSIDEREES COMME AGRICOLES. (B) DISTRIBUTION DES 30 ZONES RETENUES LE LONG D'UN GRADIENT D'HETEROGENEITE SPATIALE DU PAYSAGE, CARACTERISEE PAR LA TAILLE MOYENNE DES PARCELLES, LA LONGUEUR DU RESEAU DE HAIES ET LE POURCENTAGE DE PRAIRIES.....	56
FIGURE I.8. LOCALISATION DES 21 PARCELLES DE BLE SUR LE SITE ATELIER DE PLEINE-FOUGERES, ET CARTOGRAPHIE DE L'OCCUPATION DES SOLS DANS UN RAYON DE 500M AUTOUR DE CHAQUE PARCELLE.	57
FIGURE I.9. (A) SCHEMA ET (B) PHOTO DE L'INSTALLATION D'UN PIEGE BARBER DANS UNE PARCELLE DE CEREALES.....	58
FIGURE I.10. PLAN D'ECHANTILLONNAGE POUR (A) L'ETUDE DE TERRAIN 'FARMLAND 2013' ET (B) L'ETUDE DE TERRAIN 'ZAA 2014'.	59
FIGURE I.11. PHOTOS (A) D'UNE CARTE A PUCERONS (B) DE L'INSTALLATION D'UNE CARTE A PUCERONS DANS UNE PARCELLE DE BLE, (C) D'UNE CARTE A PUCERONS RECUPEREE APRES AVOIR ETE PLACEE PENDANT 24 HEURES DANS UNE PARCELLE DE BLE	60
FIGURE I.12. SCHEMA DES PRINCIPALES ANALYSES STATISTIQUES MISES EN ŒUVRE DANS LE CADRE DE CETTE THESE.	62
FIGURE II.A. FLUCTUATIONS DES POPULATIONS D'UN CHARANÇON ET DE SON PARASITOÏDE DANS UNE CULTURE DE LABORATOIRE.....	66

FIGURE II.B. TROIS TYPES DE REPONSE FONCTIONNELLE DES PREDATEURS A L'AUGMENTATION DE LA DENSITE DE PROIES.....	67
FIGURE II.C. OBJECTIF DU CHAPITRE II.	69
FIGURE II.1. (A) LOCALISATION DES 21 PARCELLES DE BLE SELECTIONNEES SUR LE SITE ATELIER DE PLEINE-FOUGERES ET (B) PLAN D'ECHANTILLONNAGE DES DONNEES BIOLOGIQUES AU SEIN DE CHAQUE PARCELLE.	74
FIGURE II.2. (A) RELATION ENTRE LES TAUX DE PREDATIONS OBSERVES SUR LES CARTES A PUCERONS SUR L'ENSEMBLE DE LA SAISON DE PIEGEAGE ET LE NOMBRE DE CARABES ECHANTILLONNES. (B) COEFFICIENT DE CORRELATION DE SPEARMAN POUR LA RELATION ENTRE LES TAUX DE PREDATION SUR LES CARTES A PUCERONS ET LE NOMBRE DE CARABES ECHANTILLONNES SELON LES SESSIONS D'ECHANTILLONNAGE	79
FIGURE II.3. (A) RELATION ENTRE LES TAUX DE PREDATIONS OBSERVES SUR LES CARTES A PUCERONS SUR L'ENSEMBLE DE LA SAISON DE PIEGEAGE ET LE RATIO PUCERONS/CARABES. (B) COEFFICIENT DE CORRELATION DE SPEARMAN POUR LA RELATION ENTRE LES TAUX DE PREDATION SUR LES CARTES A PUCERONS ET LE RATIO PUCERONS/CARABES SELON LES SESSIONS D'ECHANTILLONNAGE.	80
FIGURE III.A. SCHEMA REPRESENTANT LES DEUX COMPOSANTES MAJEURES DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES PAYSAGES POUR LES DEUX PRINCIPAUX TYPES D'OCCUPATION DES SOL RENCONTRES EN MILIEU AGRICOLE (ELEMENTS SEMI-NATURELS ET SURFACES CULTIVEES) ...	86
FIGURE III.B. OBJECTIF DU CHAPITRE III	87
FIGURE III.1. LOCATION OF THE THREE STUDY REGIONS AND AERIAL PHOTOGRAPHS OF THE TYPE OF AGRICULTURAL LANDSCAPES ENCOUNTERED ON EACH STUDY REGION.	93
FIGURE III.2. STUDY REGIONS RANGE OF VARIATION IN FOUR SPATIAL HETEROGENEITY METRICS; (A) CROP DIVERSITY, (B) MEAN FIELD SIZE, (C) WOODLAND COVER AND (D) LENGTH OF HEDGEROWS.	95
FIGURE III.3. SPATIALLY NESTED MAPS SHOWING (A) TWO SAMPLED WHEAT FIELDS BETWEEN A SELECTED LANDSCAPE, AND (B) THE LOCATION OF THE FOUR SAMPLING TRANSECT WITHIN A WHEAT FIELD AND THEIR ALLOCATION.	97
FIGURE IV.A. DYNAMIQUE DE POPULATION DES QUATRE ESPECES DE CARABES LES PLUS ABONDANTES DANS DES PARCELLES DE MAÏS AUX ETATS-UNIS (PENNSYLVANIE)	104
FIGURE IV.B. OBJECTIF DU CHAPITRE IV.....	105
FIGURE IV.1. EXAMPLE OF THREE SAMPLED LANDSCAPES, DISTRIBUTED ALONG A LANDSCAPE STRUCTURE GRADIENT	111
FIGURE IV.2. SPATIALLY NESTED MAPS SHOWING (A) A SAMPLED WHEAT FIELD AND ITS SURROUNDING LANDSCAPE AND (B) THE LOCATION OF THE SEVEN SAMPLING POINTS WITHIN THE FIELD AND THEIR ALLOCATION.	112
FIGURE IV.3. TEMPORAL VARIATION IN (A) MEAN ACTIVITY DENSITY AND (B) MEAN SPECIES RICHNESS OF CARABID BEETLES AND SPIDERS SAMPLED IN 21 WINTER WHEAT FIELDS.	116
FIGURE IV.4. TEMPORAL VARIATION IN THE ACTIVITY DENSITY AND RELATIVE ACTIVITY DENSITY OF THE FIVE MOST NUMEROUS SPECIES OF (A) CARABIDS AND (B) SPIDERS TRAPPED IN 21 WINTER WHEAT FIELDS.....	117
FIGURE IV.5. EVOLUTION ACROSS THE SAMPLING SEASON OF SPEARMAN CORRELATION COEFFICIENTS FOR THE RELATIONSHIP BETWEEN MEAN FIELD SIZE IN THE SURROUNDING LANDSCAPE AND THE LOCAL ACTIVITY DENSITY OF (A) CARABIDS AND (B) SPIDERS	118
FIGURE IV.6. SPECIES RICHNESS OF (A) CARABIDS AND (B) SPIDERS OVER THE WHOLE SAMPLING SEASON WITH RESPECT TO MEAN FIELD SIZE IN THE SURROUNDING LANDSCAPE.....	118
FIGURE IV.7. RDA ORDINATION DIAGRAM OF SPIDER SPECIES DATA OF THE OVERALL SAMPLING SEASON, CONSTRAINED BY MEAN FIELD SIZE.....	119
FIGURE IV.8. INTRA ANNUAL SPECIES TURNOVER (B_{FIELD}) OF (A) CARABIDS AND (B) SPIDERS WITH RESPECT TO MEAN FIELD SIZE IN THE SURROUNDING LANDSCAPE	120
FIGURE IV.9. TEMPORAL VARIATION IN MEAN APHID REMOVAL RATES ESTIMATED IN 21 WINTER WHEAT FIELDS.	120
FIGURE V.A. HETEROGENEITE TEMPORELLE PLURIANNUELLE DE LA MOSAÏQUE AGRICOLE.	126
FIGURE V.B. OBJECTIF DU CHAPITRE V	127
FIGURE V.1. SPATIALLY NESTED MAPS SHOWING THE LOCATIONS OF (A) THE STUDY AREA, (B) THE 25 SAMPLED LANDSCAPES AND (C) FOUR SAMPLING POINTS WITHIN A WHEAT FIELD IN ONE OF THE SAMPLED LANDSCAPES.	133
FIGURE V.2. LAND-USE MAPS FOR ONE OF THE 1 BY 1 KM SELECTED LANDSCAPES..	136

FIGURE V.3. SPATIAL SCALES USED FOR THE METRIC CALCULATIONS.....	136
FIGURE V.4. THREE WAYS OF DESCRIBING THE TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE CROP MOSAIC: (A) CROP DIVERSITY OVER TWO YEARS, (B) CHANGE IN CROP DIVERSITY AND (C) RATE OF CROP SUCCESSION.....	138
FIGURE V.5. RATE OF CROP SUCCESSION OVER THE FIVE YEAR PERIOD FOR TWO SAMPLED FIELDS.....	138
FIGURE V.6. CHANGE IN CROP COMPOSITION OVER THE FIVE YEAR PERIOD FOR THREE SAMPLED FIELDS	139
FIGURE V.7. CONDITIONAL IMPORTANCE SCORES OF PREDICTORS FROM THE CONDITIONAL RANDOM FORESTS USED TO EXPLAIN CARABID (A) ABUNDANCE, (B) EVENNESS AND (C) SPECIES RICHNESS.....	144
FIGURE V.8. CONDITIONAL IMPORTANCE SCORES OF PREDICTORS FROM THE CONDITIONAL RANDOM FORESTS USED TO EXPLAIN THE ABUNDANCE OF CARABIDS WITH (A) LOW AND (B) HIGH DISPERSAL ABILITIES.....	146
FIGURE V.9. PCA ORDINATION OF CARABID BEETLES SPECIES COMPOSITION ON THE 40 SAMPLED WHEAT FIELDS.	148
FIGURE VI.1. RESULTATS DE PREMIERES ANALYSES SUR LE JEU DE DONNEES FARMLAND : INTERACTION ENTRE LA DIVERSITE DES CULTURES ET LA TAILLE MOYENNE DU PARCELLAIRE, DANS UN MODELE LINEAIRE GENERALISE MIXTE VISANT A EXPLIQUER L'ABONDANCE DES CARABES QUI SE REPRODUISENT A L'AUTOMNE	160
FIGURE VI.2. SCHEMA REPRESENTANT DEUX PAYSAGES QUI ONT LA MEME DIVERSITE DE CULTURES, MAIS QUI SONT COMPOSES DE CULTURES DE NATURE DIFFERENTE.....	164
FIGURE VI.3. SCHEMA DE DEUX PAYSAGES QUI ONT LA MEME TAILLE MOYENNE DE PARCELLES, MAIS UNE REPARTITION SPATIALE DES DIFFERENTS TYPES DE CULTURE DANS LE PAYSAGE DIFFERENTE.....	165
FIGURE VI.4. SCHEMA DE TROIS PAYSAGES AGRICOLES CARACTERISES PAR LA MEME HETEROGENEITE «VISIBLE» DE LA MOSAÏQUE AGRICOLE MAIS PAR UNE HETEROGENEITE «CACHEE» DIFFERENTE	169
FIGURE VI.5. CARACTERISATION A L'ECHELLE DU PAYSAGE DE L'HETEROGENEITE TEMPORELLE LIEE A LA FREQUENCE DU LABOUR SUR CINQ ANS.....	170
FIGURE VI.6. (A) PHOTOGRAPHIE D'UN PIEGE A EMERGENCE. (B) PHOTOGRAPHIE D'UN PIEGE A INTERCEPTION DIRECTIONNEL.....	172
FIGURE VI.7. DISPOSITIF CAMERA DEVELOPPE AU SEIN DU LABORATOIRE ECOBIO POUR FILMER LA PREDATION OBSERVEE SUR LES CARTES A PUCERONS.....	174

Spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes influences generalist natural enemies and the potential for biological pest control

In the context of reducing pesticide use, the potential role of some arthropod groups as pest natural enemies provides them an ecological and economic interest. In particular, ground beetles and spiders are generalist predators likely to be effective biocontrol agents. Previous studies have shown that the structure and composition of their communities, as well as the effectiveness of biological control, are influenced by landscape heterogeneity, and in particular by the presence of semi-natural habitats. However, the role of the crop mosaic, which can be highly heterogeneous in space and time, have been little considered.

The main objective of our study was to determine the influences of spatial and temporal heterogeneity of agricultural landscapes on generalist natural enemies and the potential for biological pest control. We sampled carabid and spider communities in winter cereal fields, and estimated biological control potential using sentinel aphids glued on predation cards. We characterized the spatial heterogeneity of the landscapes around each cereal field by 1) the amount of wooded habitats and the length of the hedgerow network, 2) the average size of the agricultural fields, and 3) crop diversity. We also proposed four new metrics that synthesize different aspects of the multi-year temporal heterogeneity of cropped areas.

Our results show that in spring, landscapes characterized by small fields, and therefore by a high density of non-cropped field margins, promote spiders abundance in cereal fields. In early summer, landscapes with small fields also promote aphid predation rates and the abundance of carabid spring breeders, which overwinter as adults in semi-natural habitats. Crop diversity promotes the abundance of carabids overwintering in soils of arable fields and breeding in autumn. Our results also show that the temporal heterogeneity of the crop mosaic - characterized among other things by the changes in crop diversity over a five year period - benefits some carabid species commonly found in agricultural landscapes (such as *Poecilus cupreus* and *Pterostichus melanarius*) which are likely to play an important role as pest natural enemies.

These results highlight the complementary role of the crop mosaic and the non-cropped field borders for generalist natural enemies, and show the importance of taking into account the spatial and temporal heterogeneity of the cultivated area in further ecological studies on biodiversity in agricultural landscapes. In the context of reducing pesticide use, our results suggest that landscapes with 1) a high crop diversity that change over time, and 2) small fields that promote the interspersation between crops and semi-natural habitats, are likely to promote generalist natural enemies and biological pest control.

Keywords : Carabid beetles; Conservation biological control; Crop succession; Generalist predators; Landscape agroecology; Landscape dynamics; Landscape composition; Landscape configuration; Predation; Spiders.

L'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles influence les auxiliaires généralistes des cultures et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs

Dans le contexte actuel de réduction de l'usage des produits phytosanitaires, le rôle potentiel en tant qu'agents naturels de contrôle des ennemis des cultures confère à certains groupes d'arthropodes un intérêt écologique et économique, et les place au centre de nombreuses études scientifiques. Les carabes et les araignées, notamment, sont des auxiliaires généralistes susceptibles d'exercer un contrôle efficace des populations de ravageurs. Des travaux antérieurs ont montré que la structure et composition de leurs communautés, ainsi que l'efficacité du contrôle biologique, dépendent de l'hétérogénéité des paysages, et en particulier de la présence d'habitats semi-naturels. Cependant, le rôle de la mosaïque agricole, susceptible de présenter une forte hétérogénéité dans l'espace et dans le temps, reste aujourd'hui peu connu.

L'objectif principal de ce travail de thèse a été d'évaluer les effets de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles sur des auxiliaires généralistes et sur le potentiel de contrôle biologique. Nous avons échantillonné les communautés de carabes et d'araignées dans des parcelles de céréales d'hiver, et estimé le potentiel de prédation des parcelles par des pucerons sentinelles collés sur des cartes de prédation. Nous avons caractérisé l'hétérogénéité spatiale des paysages autour des parcelles de céréales par 1) le pourcentage d'éléments boisés et la longueur du réseau de haies, 2) la taille moyenne des parcelles agricoles, et 3) la diversité des cultures. Nous avons également mis au point quatre nouvelles métriques qui synthétisent différents aspects de l'hétérogénéité temporelle interannuelle des surfaces cultivées.

Nos résultats montrent qu'au printemps, les araignées sont plus abondantes dans les parcelles de céréales situées dans des paysages composés de petites parcelles, et qui présentent donc une densité de bordures de champs non cultivées plus importante. Au début de l'été, les paysages à petit parcellaire favorisent également les taux de prédation de pucerons mesurés par les cartes de prédation, ainsi que l'abondance des carabes qui se reproduisent au printemps et qui hivernent en tant qu'adultes dans des habitats semi-naturels. Les carabes qui hivernent dans le sol des parcelles au stade larvaire, émergent en été et se reproduisent à l'automne, sont quant à eux favorisés par la diversité des cultures dans le paysage. Nos résultats montrent enfin que l'hétérogénéité temporelle de la mosaïque agricole - caractérisée entre autres par les changements de la diversité de cultures au cours des cinq dernières années - favorise elle aussi certaines espèces de carabes communément rencontrées dans les parcelles agricoles (comme *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*) et susceptibles de jouer un rôle important en tant qu'auxiliaires des cultures.

L'ensemble de ces résultats met en avant le rôle complémentaire des bordures de champs non cultivées et de la mosaïque des cultures pour différents groupes d'auxiliaires, et souligne l'importance de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle des surfaces cultivées dans l'étude de la biodiversité des paysages agricoles. Dans le contexte de réduction des produits phytosanitaires, nos résultats suggèrent que des paysages présentant une diversité de cultures importante variable dans le temps, et des petites parcelles qui favorisent l'intrication entre les habitats semi-naturels et les cultures, sont susceptibles de favoriser les auxiliaires généralistes ainsi que le potentiel de contrôle biologique des ravageurs.

Mots-clés : Agro-écologie du paysage; Araignées; Coléoptères carabiques; Composition du paysage; Configuration du paysage; Dynamique du paysage; Ennemis naturels; Lutte biologique; Prédateurs généralistes; Prédation; Successions culturales.