



**HAL**  
open science

# Dynamique de population et dépendance multi-échelle au paysage - modélisation mécaniste appliquée à la protection des cultures

Yoann Bourhis

► **To cite this version:**

Yoann Bourhis. Dynamique de population et dépendance multi-échelle au paysage - modélisation mécaniste appliquée à la protection des cultures. Biologie végétale. Agrocampus Ouest, 2016. Français. NNT : 2016NSARA079 . tel-01686567

**HAL Id: tel-01686567**

**<https://theses.hal.science/tel-01686567>**

Submitted on 6 Sep 2018

**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.

# AGRO CAMPUS

---

## OUEST

**Yoann BOURHIS** • 1<sup>er</sup> décembre 2016

Thèse AGROCAMPUS OUEST  
sous le label de l'Université Bretagne Loire  
pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST**  
Spécialité Biologie et Agronomie

ÉCOLE DOCTORALE • Vie - Agro - Santé (VAS)  
LABORATOIRE D'ACCUEIL • Institut de génétique,  
environnement et protection des plantes (IGEPP)

**Dynamique de population  
et dépendance multi-échelle  
au paysage -  
Modélisation mécaniste appliquée  
à la protection des cultures**

**Manuel PLANTEGENEST**

Professeur, AGROCAMPUS OUEST, UMR INRA-AO-UR1 IGEPP /  
*président*

**Éric WAJNBERG**

Directeur de recherche, INRA Sophia Antipolis / *rapporteur*

**Florence LE BER**

Directrice de recherche, ENGEEES / *rapporteuse*

**Jean-Baptiste BURIE**

Maître de conférences, Université Bordeaux / *examineur*

**Julien PAPAÏX**

Chargé de recherche, INRA PACA / *examineur*

**Anne-Marie CORTESERO**

Professeure, Université Rennes1 / *directrice de thèse*

**Sylvain POGGI**

Chargé de recherche, UMR IGEPP / *co-encadrant*

**Nicolas PARISEY**

Ingénieur de recherche, UMR IGEPP / *co-encadrant*



Dynamique de population et dépendance  
multi-échelle au paysage - modélisation  
mécaniste appliquée à la protection des  
cultures

*Population dynamics with multiscale landscape  
dependence—mechanistic modelling applied to crop protection*

*Auteur : Yoann Bourhis*

*Encadré par :*

A.M. Cortesero, Ph.D.

S. Poggi, Ph.D.

N. Parisey, Ph.D.

Réalisée à l'UMR IGEPP

Rennes, France

6 octobre 2017





Dans un objectif de réduction de l'utilisation des pesticides, des méthodes alternatives doivent assurer la protection des cultures. Les dégâts causés par les insectes ravageurs sont les manifestations de dynamiques de population dont certains déterminants paysagers sont des éléments structuraux potentiellement relocalisables. Nous explorons ici, par la simulation numérique, la modification du paysage comme stratégie de protection des cultures.

Les éléments paysagers peuvent impacter les populations d'insectes par leur influence sur les comportements individuels. Nous avons développé un modèle de population tenant compte de l'approvisionnement individuel. Ce processus résulte (1) de la perception des ressources distantes par l'individu, (2) de la localisation de la population sur une dimension additionnelle quantifiant les réserves énergétiques, et (3) d'une procédure d'optimisation qui définit des mouvements dirigés adaptés.

Une heuristique évolutionnaire de modification de paysages a été développée. Elle produit des réarrangements sous contraintes de composition et de structure. Les modèles de paysages et de dynamique de population ont été appliqués à un problème théorique d'aménagement du paysage. La description mécaniste de l'approvisionnement optimal offre des leviers d'action efficaces, basés sur la perturbation des comportements d'approvisionnement. Nos travaux montrent la réactivité de la population aux modifications du paysage, ainsi que la capacité des algorithmes évolutionnaires à proposer des paysages résistants, sous contraintes agronomiques.

**Mots clés :** Modélisation multi-échelle, Dynamique de population, Modèle de paysages, Approvisionnement optimal, Protection des cultures.

# Abstract

Environmental and health issues call for a switch in crop protection towards less chemically driven strategies. Pest damages on crops result of population dynamics that are influenced by landscape features. Those features may be relocated or dismissed to improve landscapes resistance to pest damages. Here we explore numerically the landscape modification as a crop protection strategy.

Landscape features can influence population dynamics through their impact on individuals. Therefore, we developed a multiscale population dynamics model accounting for individual foraging. The foraging process results of (1) the perception of distant features used as resources by the individuals, (2) the localisation of the population along an additional dimension quantifying individual energy supply, (3) an optimisation procedure defining adapted directed motions.

We developed an evolutionary heuristic for landscape modification. It is able to rearrange landscapes with respect to compositional and structural constraints. Population and landscape models were applied to a theoretical landscape planning problem. The mechanistic description of the optimal foraging process enables new and efficient levers for crop protection, building on the disruption of the foraging behaviours. This application enlightens the responsiveness of the simulated population to landscape modifications, as well as the ability of evolutionary algorithms to produce resilient landscapes under agronomic productive constraints.

**Key words :** Multiscale modelling, Population dynamics, Landscape model, Optimal foraging, Crop protection.



# Remerciements

Je remercie le jury pour avoir accepté d'évaluer mon travail, pour la relecture de mon manuscrit et pour sa présence à la soutenance.

Je remercie Sylvain, Nicolas et Anne-Marie pour leur encadrement au poil, ainsi que Youcef Mammeri, pour son appui mathématique.

Je remercie mon comité de thèse pour son regard extérieur et critique sur mes travaux, particulièrement mes derniers professeurs d'université : Cédric Wolf et Frédéric Hamelin, qui en faisaient partie.

Je remercie le département *Santé des Plantes et Environnement* de l'INRA ainsi que la Région Bretagne (*ma Bro*) pour leur soutien financier.

Je remercie aussi Patricia, les dames du café et l'équipe du restaurant du personnel pour leur soutien logistique.

Je remercie enfin tous les autres pour leur soutien moral, collègues, amis, et bien sûr la famille.

# Avant-propos / *Forwords*

## Déclaration

Je déclare que, sauf si référence est faite à des travaux spécifiques, le contenu de cette dissertation est original et n'a pas été soumis par ailleurs, même partiellement, en vu de l'obtention d'un autre diplôme. Cette dissertation est le résultat de mon propre travail, sauf si référence est faite à des collaborations spécifiques.

## À propos des langues de rédaction

Ce document est rédigé en anglais et en français. Il contient trois articles publiés ou soumis à des revues internationales à comité de relecture qui sont par conséquent rédigés en anglais. Le lecteur non anglophone peut se référer aux préfaces de ces articles qui en francisent sommairement le contenu. Introduction et discussion générales sont rédigées en français. À noter cependant qu'une compréhension exhaustive des propos développés ici nécessite une lecture globale du document.

## *About languages*

*This document has been written in French and English. The non French speaking reader is referred to the English content which consists in 3 papers (chapters 3, 5 and 7) published or submitted to international scientific journals. Still, a comprehensive understanding of the thesis requires an exhaustive reading of the document.*

# Table des matières

<b>Résumé (<i>abstract</i>)</b>	<b>I</b>
<b>Table des matières</b>	<b>VIII</b>
<b>Liste des figures</b>	<b>IX</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>X</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>1</b>
1.1 Des écosystèmes complexes . . . . .	1
1.2 Modéliser des dynamiques de populations . . . . .	3
1.3 Le paysage, un espace explicite . . . . .	7
1.4 Contenu de la thèse . . . . .	11
Références . . . . .	29
I Populations et paysages, apports des couplages de modèles à la protection des cultures	31
<b>2 Préface</b>	<b>32</b>
2.1 Éléments de contexte agroécologique . . . . .	32
2.2 Originalité de l'article . . . . .	33
2.3 Principaux apports et perspectives . . . . .	35
<b>3 Article paru dans <i>Ecological Complexity</i>, 2016</b>	<b>37</b>
3.1 Introduction . . . . .	38
3.2 Materials and methods . . . . .	40
3.3 Results . . . . .	50
3.4 Discussion . . . . .	53
3.5 Acknowledgments . . . . .	57
Références . . . . .	64
II L'individu comme lien entre la population et l'hétérogénéité du paysage	65
<b>4 Préface</b>	<b>66</b>
4.1 Élément conceptuel : la réaction-diffusion . . . . .	66
4.2 Objectifs de l'étude . . . . .	67

4.3	Développements originaux . . . . .	69
4.4	Résultats principaux . . . . .	70
4.5	À propos de l'opérateur de diffusion . . . . .	71
<b>5</b>	<b>Article paru dans <i>Ecological Modelling</i>, 2015</b>	<b>73</b>
5.1	Introduction . . . . .	74
5.2	Materials and methods . . . . .	78
5.3	Results . . . . .	88
5.4	Discussion and perspectives . . . . .	90
5.5	Appendix . . . . .	94
	Références . . . . .	105
III Perception, mouvements dirigés et rotations de cultures		
107		
<b>6</b>	<b>Préface</b>	<b>108</b>
6.1	Éléments conceptuels sur la localité . . . . .	108
6.2	Amélioration du lien paysage-population . . . . .	109
6.3	Généralisation . . . . .	111
6.4	Application . . . . .	111
<b>7</b>	<b>Article paru dans <i>Ecological Modelling</i>, 2017</b>	<b>114</b>
7.1	Introduction . . . . .	115
7.2	Multiscale and mechanistic model . . . . .	118
7.3	Paramétrisation . . . . .	122
7.4	A theoretical application . . . . .	125
7.5	Discussion . . . . .	127
7.6	Appendices . . . . .	130
	Références . . . . .	143
<b>8</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>144</b>
8.1	Avancées méthodologiques . . . . .	144
8.2	Extensions multi-échelles . . . . .	148
8.3	Perspectives applicatives . . . . .	150
8.4	Conclusion . . . . .	152
	Références citées dans la thèse	177
	Appendices	178
<b>A</b>	<b>Numerical schemes</b>	<b>179</b>



A.1	The Fick diffusion . . . . .	179
A.2	Fokker-Planck diffusion . . . . .	184
A.3	Advection with upwind scheme . . . . .	185
<b>B</b>	<b>Publications</b>	<b>187</b>

# Table des figures

1.1	Les déterminants du mouvement individuel . . . . .	17
2.1	<i>Poecilus cupreus</i> . . . . .	34
3.1	Study area . . . . .	41
3.2	Population data . . . . .	42
3.3	Flow diagram of the propounded framework . . . . .	49
3.4	Simulation of the population dynamics . . . . .	50
3.5	Spatial performances of the generated landscapes . . . . .	52
3.6	Illustration of the performance gradients . . . . .	53
4.1	<i>Delia radicum</i> . . . . .	68
5.1	Schematic view of the proposed multiscale approach . . . . .	77
5.2	Synthetic view of the stage-structured model . . . . .	79
5.3	Study area . . . . .	83
5.4	Energetic landscape . . . . .	84
5.5	Simulation of the population dynamics . . . . .	87
5.6	Results of the Morris sensitivity analysis . . . . .	89
6.1	Paysage, représentations vectorielle et discrète . . . . .	112
7.1	Directed motion on $\mathbf{x}$ and $\mathbf{E}$ . . . . .	122
7.2	Target selection for landscape modifications . . . . .	127
7.3	Effects of the landscape modifications . . . . .	128
7.4	Illustration of the landscape model . . . . .	136
8.1	Amélioration de paysages . . . . .	152

# Liste des tableaux

3.1	Estimated parameters for the RD model . . . . .	51
5.1	Studied parameters . . . . .	85
5.2	Pairwise procrustes . . . . .	90
5.3	Experimentally identified parameters . . . . .	98
7.1	Estimated parameters for demography and energy dynamics . . . . .	134

# 1

## Introduction générale

**Préambule.** Le document présent expose un travail réalisé sur trois ans sur un sujet de modélisation mathématique appliquée à l'écologie. Plus précisément, est présentée ici une approche pluridisciplinaire de la protection des cultures contre les ravageurs insectes. Cette approche repose sur le développement de modèles mathématiques de dynamiques de populations d'insectes et sur leurs couplages avec des paysages agricoles, réels ou simulés. Une attention particulière est donnée à l'explicitation spatiale des dynamiques de population et à leur lien avec le paysage. L'originalité du travail réside dans le développement d'un lien paysage-population fondé sur une description mécaniste des processus individuels d'exploitation des ressources, impactant la redistribution spatiale et la démographie des populations. L'introduction qui suit a pour but d'amener le lecteur dans le contexte applicatif de ce travail, de lui exposer les deux problématiques, d'écologie et de modélisation, ainsi que les éléments théoriques et historiques qui les sous-tendent, et enfin de lui apporter une compréhension et une justification des choix méthodologiques réalisés dans le traitement de ce sujet.

### 1.1 Des écosystèmes complexes

Trois niveaux d'organisation écologiques sont conceptuellement sous-jacent à la définition de l'écosystème : l'organisme, l'entité de base, vivante et discrète ; la population, un groupe d'organismes de la même espèce ; et la communauté qui regroupe les populations de toutes espèces d'une zone donnée. L'écosystème a parfois été nommé *la biogécénose*, littéralement *la vie et la terre fonctionnant ensemble* (Odum 1975). Il est ainsi composé d'une communauté, du substrat abiotique sur lequel elle évolue et des conditions plus ou moins exogènes qui s'y appliquent, climatiques essentiellement. Une des disciplines scientifiques associées, l'écologie théorique, cherche à comprendre comment les interactions entre les organismes d'un écosystème déterminent leurs distributions, la dynamique de leurs populations, et la structure de

leurs communautés (Cantrell et Cosner 2004).

La diversité des interactions entre organismes, leurs hétérogénéités spatiales ou temporelles, ou simplement le caractère cryptique de la plupart d'entre elles, affectent notre capacité à appréhender les écosystèmes. Nos observations ne révèlent que la partie émergée d'un iceberg au comportement complexe et peu prévisible. Immersées, des dynamiques fondamentales à l'existence des écosystèmes supportent les processus observés sur des échelles de temps et d'espace difficilement appréciables. Qu'il s'agisse d'une flaque d'eau ou de la biosphère<sup>1</sup>, la nature fondamentalement composite et intriquée des écosystèmes est source d'une infinie diversité de phénomènes observables. Paradoxalement, cette même nature s'oppose largement à nos efforts de généralisation, garantissant les écosystèmes contre une compréhension exhaustive des dynamiques écologiques dont ils sont constitués. Ceci étant, bien des hypothèses peuvent être avancées à l'observation d'un phénomène écologique, testées sur d'autres organismes, étendues à d'autres systèmes. Parfois elles intégreront, temporairement ou non, un corpus théorique s'enrichissant sous l'œil critique du Darwinisme.

Notre compréhension des écosystèmes peut bénéficier d'une approche réductionniste qui s'autorisera à déconstruire le système global pour en étudier indépendamment des sous-parties. Il est pertinent par exemple d'étudier des relations proie-prédateur sans tenir compte des dynamiques qui s'opèrent chez les organismes du sol, pourtant déterminantes dans le développement des végétaux consommés par la proie, et donc à l'existence même du sous-système étudié. Les conclusions tirées pourront être valides et parfois généralisables, on acceptera simplement qu'elles soient insuffisantes *per se* à la représentation théorique du système dans sa globalité.

En sciences, toute tentative de tirer des conclusions généralisables nécessite un modèle, *i.e.* une version abstraite de la réalité (McCallum 2008). Cette représentation abstraite est dotée d'un objectif (*a model is a "purposeful representation"*, Starfield *et al.* 1990), qui requiert un certain degré de simplification. Vous avez probablement un modèle en tête concernant cette thèse, concernant sa structure et son contenu. Vos précédentes lectures ont élaboré un schéma caractéristique, basé sur les invariances que comportent ce type de documents. Ce modèle permet d'identifier rapidement la nature du document, d'en évaluer la qualité, à terme de le classer (par discipline, intérêt, *etc.*). Les cartes géographiques sont des modèles ayant des objectifs de représentation bien identifiés : caractériser spatialement altitudes, végétations, températures, peuplements, transports, *etc.* Elles permettent une diversité de représentations d'une réalité unique, correspondant à une diversité d'objectifs.

---

1. Le concept d'écosystème n'intègre aucune notion d'échelle spatiale.

De manière plus générale, nous apprécions la réalité infiniment complexe qui nous entoure par des modèles inconscients qui la simplifient et nous permettent d’y réagir en temps fini. On qualifie ce processus cognitif de reconnaissance de pattern (*pattern recognition* ; voir *e.g.* Ripley 2007). Enfin, les modèles sont souvent simplement verbaux ou schématiques, mais ils peuvent aussi être physiques, l’un des plus connus étant probablement la représentation de la molécule d’ADN par Watson et Crick en 1953.

Dans ce document, je traite de modèles mathématiques permettant une représentation conceptuelle de processus écologiques dynamiques. L’essor de ce type de modèles va de pair avec celui de l’informatique, mais leur existence est très largement antérieure aux premiers ordinateurs. Ils sont une manière de synthétiser de la connaissance et d’instancier *in silico* des situations écologiques variables à travers des comportements paramétrables. Comme nous allons le voir, les premiers de ces modèles concernent la démographie humaine, un sujet très proche de celui de cette thèse, la dynamique des populations.

## 1.2 Modéliser des dynamiques de populations

### 1.2.1 Au cours du temps

La première mathématisation formelle d’un processus biologique est faite par Malthus (1798) qui décrit le problème que rencontre une population humaine à croissance géométrique, dont les ressources augmentent de manière arithmétique. Il approche ce problème avec un outil développé cent ans plus tôt par Newton et Leibniz, le calcul différentiel (*calculus* en anglais). Cet outil permet de décrire l’évolution de quantités le long de variables indépendantes, telles que le temps et l’espace. Pour cela, il est fondamental à la modélisation de processus dynamiques, et c’est l’outil principal de cette thèse. Plus tard, Verhulst (1838) propose une alternative à la croissance exponentielle du modèle Malthusien à travers une densité dépendance du taux de croissance net. Le milieu dans lequel évolue la population fait partie intégrante de l’équation et prend la forme d’une capacité d’accueil. La saturation du milieu imposera aux fortes densités de population une croissance nette plus faible qu’aux faibles densités, il s’agit d’une croissance logistique.

Quand Lotka (1925) et Volterra (1926) introduisent la loi d’action de masse en dynamique de population, celle-ci est utilisée en chimie depuis une cinquantaine d’années. Cette loi décrit l’intensité des interactions entre deux espèces chimiques

comme une fonction de leurs concentrations. Cette fonction est initialement croissante et linéaire mais deux autres types de réponses fonctionnelles seront introduites par la suite dans ces modèles pour produire des interactions écologiques plus réalistes (Holling 1959). Appliqué à un couple de populations de proies et prédateurs, le modèle peut produire des oscillations périodiques des densités des deux espèces et simuler leur maintien durable. Le modèle d'origine répond à des observations d'oscillations périodiques de populations de lynx et de lièvres des neiges, faites au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle par la Compagnie de la Baie d'Hudson, principal acteur de la traite de fourrures au Canada.

En réaction aux travaux de Lotka et Volterra, Gause (1934) a tenté d'observer expérimentalement ces oscillations chez une paramécie et son prédateur en boîte de Petri. Il ne réussit qu'avec un ajout régulier de paramécies (*i.e.* migration), le système isolé ne permettant pas le maintien du couple proie-prédateur. La première observation expérimentale d'oscillations *durables* est faite par Huffaker (1958) qui parvient à maintenir deux espèces d'acariens (proie et prédateur) durant 3 périodes d'oscillations ( 8 mois ici). Il a testé 9 microcosmes (un autre exemple de modèle physique, voir Drake *et al.* 1996) variant selon la quantité de nourriture pour les proies (des oranges), l'agrégation des sources de nourriture disponible (disposées parmi des balles en gomme), leur accessibilité (oranges plus ou moins recouvertes de papier). Dans un des microcosmes il ajouta des entraves aux déplacements du prédateurs (de la vaseline) et améliora la connectivité de l'espace (cure-dents entre les oranges). Il ajouta également un ventilateur pour faciliter le déplacement de ses proies qui ont une capacité de *ballooning* (dispersion au vent *via* des soies) que n'ont pas les prédateurs. C'est ce dernier microcosme qui permit le maintien des proies et prédateurs. Les expériences de Huffaker et de Gause ont été vues comme les premières preuves empiriques de l'importance que prend l'hétérogénéité de l'espace dans les dynamiques de population. La dispersion des individus apparaît alors cruciale dans ces interactions *a priori* résumées à des processus de naissance et de mort.

La complexité d'un environnement réel, construit ou simulé, est un élément déterminant sa capacité à héberger des interactions écologiques durables. Dans cette perspective, la différence entre une boîte de Petri et le Grand Nord canadien ne relève pas tant d'une question d'échelle<sup>2</sup> que d'une question d'hétérogénéité spatiale. Le second offre une diversité d'interactions locales comme des refuges, des barrières ou des acteurs tiers, qui lui permettent de maintenir durablement des dynamiques écologiques complexes. Si l'existence même du système repose sur cette diversité

---

2. Par échelle, on définit l'étendue spatiale, ou temporelle, d'un objet ou d'un processus.

d'interactions locales, sa représentation, même simplifiée, s'en affranchira difficilement. La compréhension de beaucoup de phénomènes écologiques passe donc par la prise en compte de l'espace comme seconde variable indépendante.

### 1.2.2 L'espace comme support de la complexité écologique

Tous les organismes dispersent à un moment de leur vie, certains cependant ont la capacité de se déplacer régulièrement à des échelles spatiales et temporelles qui leurs sont propres. Pour ces organismes mobiles, une des perceptions les plus évidentes, indépendamment des sens mis en œuvre, est la nature hétérogène de l'espace dans lequel ils évoluent. Skellam (1951) est le premier à modéliser la dynamique d'une population au cours du temps et à travers un espace hétérogène de type *habitat*<sup>3</sup> *vs. non-habitat*. Il utilise des équations de réaction-diffusion permettant aux quantités simulées (des densités de population) d'évoluer à la fois dans le temps et dans l'espace. Avant lui, Fisher (1937) avait appliqué cet outil à la dispersion d'un gène dans une population, alors que Brownlee (1912) fut le premier à dériver la *migration aléatoire* (comprendre diffusion) animale ou épidémique dans un espace explicite. Dans son étude pionnière, Skellam incorpore une capacité de dispersion aléatoire aux modèles de Malthus, Verhulst et Volterra. Il montra ainsi l'importance, tant de la quantité d'habitat disponible, que de la taille et de la forme des agrégats d'habitat, dans la capacité de l'environnement à maintenir ou éteindre des espèces simulées. Ainsi, l'organisation de l'espace peut moduler significativement l'impact de son contenu (*i.e.* sa composition) sur les processus biologiques qu'il héberge. De nombreuses études ont par la suite cherché à identifier les organisations spatiales de l'habitat favorisant la conservation d'un organisme, un sujet par ailleurs toujours traité (voir *e.g.* Flather *et al.* 2002 ou Roques et Hamel 2007).

Indépendamment de l'hétérogénéité de support qu'il offre, l'espace en lui-même est vecteur de complexité. Turing (1952) a montré l'émergence de patterns spatiaux<sup>4</sup> aussi divers que complexes à partir d'équations de réaction-diffusion couplées dépourvues de toute dépendance spatiale (*i.e.* dans un espace homogène). Depuis, les *Turing patterns* sont devenus une discipline à part entière car ils s'avèrent extrêmement biomimétiques des processus de morphogenèse. Par ailleurs, et c'est sans doute ce qui nous intéresse le plus ici, tenir compte de l'espace permet de localiser les densités de populations, et ainsi de localiser leurs interactions. Sans cela,

---

3. Par habitat on entend une surface de conditions environnementales homogènes dans laquelle l'organisme étudié peut vivre et se reproduire.

4. On entend par pattern spatiale une régularité de forme, opposée au bruit, mais égale issue de l'hétérogénéité spatiale.



les interactions sont globales, permettant ainsi à un lynx de consommer instantanément des lièvres à l'autre bout du Canada. L'espace introduit donc le déplacement comme préliminaire à l'interaction locale. À noter également que certains processus biologiques sont spatiaux de manière inhérente et ne peuvent être traités qu'avec ces dimensions additionnelles, c'est le cas des invasions biologiques (Shigesada et Kawasaki 1997).

Le modèle de compétition de Lotka-Volterra est une généralisation du modèle proie-prédateur du même nom. Il stipule que deux espèces en compétition pour une même ressource ne peuvent coexister, la plus faible s'éteignant en un temps fini. Gause (1934) a pu confirmer ce résultat dans ses boîtes de Petri, et par là même nommer le *principe d'exclusion compétitive*. Un principe qui servit à Hutchinson (1957) pour définir la *niche écologique* d'un organisme comme un hyperespace à  $n$  dimensions. Ces dimensions sont vues comme des critères de viabilité (*e.g.* pH, température, taille de la nourriture, *etc.*), la niche étant l'hyperespace résultant de la jonction des intervalles viables dans chacune des dimensions. MacArthur (1958) a montré que les dimensions réellement déterminantes, *i.e.* pouvant expliquer l'exclusion ou la présence conjointe (ou coexistence) de compétiteurs, sont de natures très diverses et potentiellement difficiles à déceler. Si on considère le temps comme unique dimension d'un modèle, on n'est amené à ne différencier les compétiteurs que par leurs taux de croissance, capacités d'accueil (du milieu, les concernant) et l'intensité de leurs interactions négatives. Des critères qui permettent analytiquement<sup>5</sup> d'identifier le meilleur compétiteur sans avoir besoin de simuler leur compétition (Gillman 2009). Leurs niches respectives n'étant décrites que par la ressource utilisée (une ressource unique dans ce modèle de compétition), elles se superposent complètement et provoquent l'extinction du plus faible des compétiteurs au nom du principe d'exclusion compétitive. La coexistence est cependant possible mais il s'agira d'un cas particulier requérant une paramétrisation précise qui placera les compétiteurs sur un pied d'égalité parfaite (voir Gillman 2009).

L'ajout de dimensions d'espace permet de tenir compte de la dispersion des compétiteurs, leur autorisant alors plus de souplesse dans l'utilisation d'une même ressource. De nombreux modèles ont permis d'observer plus largement la coexistence durable de compétiteurs en complexifiant le modèle de Lotka-Volterra. La variabilité spatiale de la disposition des ressources favorise la coexistence (Taylor 1990), tout comme l'ajout d'une capacité de dispersion aux compétiteurs (Shigesada, Ka-

---

5. Une solution analytique est exacte et peut être calculée avec un crayon et un papier, par opposition aux solutions numériques qui sont des approximations généralement réalisées par ordinateur. La plupart des problèmes complexes (surtout incluant l'espace) ne disposent pas de solution analytique et reposent donc sur la simulation.

wasaki et Teramoto 1979). À noter que sans dimension d'espace, la coexistence peut être également favorisée par d'autres sources de complexité écologique comme l'ajout d'un prédateur commun aux deux compétiteurs (Caswell 1978 ; Hanski 1981), ou encore la prise en compte de variations temporelles dans l'accessibilité des ressources (Levins 1979). Dans des systèmes ainsi complexifiés, l'intensité de compétition n'est jamais assez constante, dans l'espace ou dans le temps, pour aboutir à l'exclusion compétitive (Hutchinson 1957).

D'une manière générale, la complexité des systèmes écologiques est support de beaucoup des processus qu'ils comprennent, ce qui constitue un challenge pour leur simplification et mathématisation. La complexité spatiale des environnements évolue de manière croissante et monotone avec l'échelle spatiale considérée (Cushman et Huettmann 2009). Il en est de même pour la non-stationnarité des processus écologiques étudiés, ce qui rend leurs descriptions mathématiques plus laborieuses, impliquant plus de paramètres. La question de la bonne échelle spatiale est alors primordiale.

## 1.3 Le paysage, un espace explicite

### 1.3.1 La bonne échelle ?

Le paysage est communément décrit comme une étendue d'espace s'étalant devant les yeux d'un observateur humain, un panorama naturel ou anthropisé. On doit reconnaître que cette vision à une dimension bucolique assez agréable, mais elle est trop situationnelle et anthropocentrée pour convenir à la rigueur scientifique. De nombreuses définitions ont été proposées, on retiendra celle de Forman (1995), fréquemment citée (Turner *et al.* 2007 ; Ndubisi 2014) : un paysage est une surface qui offre une hétérogénéité spatiale dans au moins un des facteurs<sup>6</sup> d'intérêt. Cette définition ne donne au paysage qu'une limite surfacique basse. Cependant, Forman voit la récurrence d'écosystèmes locaux comme un des critères de détermination de l'échelle paysagère (Forman 1995). Une limite haute convenable peut donc être la surface minimale incorporant cette récurrence. D'autres définitions existent, dont une plus abstraite mais non moins intéressante que l'on retrouve chez Wiens (1999) ou King (2005) : le paysage est l'échelle spatiale à laquelle des patterns spatiaux influencent des processus écologiques. Dans le même esprit, Turner (1989) définit l'écologie du paysage comme l'étude des effets réciproques des patterns spatiaux sur

---

6. Les facteurs sont ici des éléments biotiques ou abiotiques que l'on souhaite relier aux processus écologiques hébergés par le paysage en question.

les processus écologiques.

Savoir si le paysage n'est qu'une échelle spatiale ou un niveau d'organisation biologique est un sujet discuté (King 2005). Dans le second cas il serait considéré d'un point de vue holistique, *i.e.* comme un objet doté de propriétés émergentes, supérieur à la somme de ses composants. Le considérer comme tel est une hypothèse forte (parfois étayée, *e.g.* With 2015) et contextuelle (surtout espèce-dépendante). Dans un souci de simplicité et de rigueur, je traiterai ici le paysage comme une échelle spatiale correspondant à la définition de Forman.

Quelle que soit la définition retenue, la taille du paysage est en relation directe avec l'espèce étudiée, plus particulièrement avec sa capacité de dispersion. Ainsi un biofilm pourra être qualifié de paysage si l'objet d'étude est une communauté microbienne (Battin *et al.* 2007). Finalement, on peut comprendre le paysage comme l'échelle spatiale où se produit la rupture de stationnarité du processus écologique étudié, c'est-à-dire l'échelle où l'espace s'impose comme variable explicative.

### 1.3.2 Le paysage aussi se modélise

Un paysage peut être abstrait par des informations géographiques de localisation et de typage. Les informations retenues permettent une représentation plus ou moins exhaustive de l'hétérogénéité spatiale suspectée d'intervenir dans l'émergence des processus écologiques d'intérêt. Le modèle de paysage peut être une représentation *rasterisée*<sup>7</sup> du paysage, comme une photographie numérique, où à chaque pixel est associé un type d'occupation du sol<sup>8</sup>. Il peut aussi prendre la forme d'une tessellation<sup>9</sup> dans laquelle l'occupation du sol est associée à des polygones et non à des pixels. Cette dernière représentation est très utilisée pour représenter des environnements agricoles (Gaucherel 2008; Le Ber *et al.* 2009; Papaix *et al.* 2014) car sa structure polygonale correspond assez bien à la structure parcellaire des agroécosystèmes (*i.e.* écosystèmes des milieux agricoles). Ces écosystèmes particuliers sont au cœur des travaux présentés dans ce document. Ce sont des environnements modifiés par l'homme à des fins de production de nourriture, caractérisés, entre autres, par des biocénoses<sup>10</sup>, des organisations spatiales et des dynamiques écologiques typiques.

Par *modélisation de paysages*, on entend généralement la génération de paysages

---

7. *Unraster* représente des données, spatialement localisées sous une forme matricielle.

8. L'occupation du sol caractérise discrètement la couverture biophysique des sols, naturelle ou anthropogénique, forêt, champ de blé, parking.

9. Une tessellation est le pavage complet d'une surface, sans recouvrement, à l'aide de polygones. À la différence du raster, elle permet une partition irrégulière de l'espace.

10. La biocénose est l'ensemble des organismes vivants d'une zone donnée.

plus que leurs simples représentations. Générer des paysages permet de contrôler la composition et l'organisation d'un paysage simulé, afin notamment de l'utiliser comme support au processus écologique étudié. Il existe des modèles de paysages dits neutres (*neutral landscape models*, NLM) qui sont dépourvus des patterns spatiaux suspectés d'interagir avec le processus étudié (Gardner *et al.* 1987 ; O'Neill *et al.* 1992 ; With 1997 ; With et King 1997 ; Gardner 1999). Ils servent d'hypothèses nulles pour tester la réalité de l'interaction pattern-processus, par exemple en les confrontant à des paysages réels (*e.g.* Pearson et Gardner 1997). Cependant, la génération de paysages ne relève pas que de la randomisation des patterns spatiaux (ce que font les modèles neutres) mais également de leur variation.

Imaginons que l'on souhaite tester l'effet de l'agrégation des patches<sup>11</sup> d'habitat sur un processus écologique quelconque. Le modèle neutre adéquat sera donc indemne de toute agrégation, il s'agira d'un espace sur lequel seront positionnés aléatoirement les patches d'habitat. Le paysage non-neutre à tester disposera du même nombre de patches d'habitat (composition identique) mais ceux-ci disposeront d'un certain degré d'agrégation. À présent, si l'on souhaite, par exemple, identifier un degré d'agrégation optimal pour le processus écologique (donc partant du principe que l'agrégation a un effet), le modèle neutre n'est plus nécessaire mais il faudra pouvoir générer un continuum de valeurs d'agrégation sur un continuum de paysages à confronter les uns aux autres. L'intérêt principal des modèles de paysage est donc l'exploration de conditions spatiales plus largement et simplement diversifiées que celles permises expérimentalement ou rencontrées dans la nature (Turner *et al.* 2001). Cette diversité est un atout certain dans la recherche d'une compréhension des interactions entre patterns spatiaux et processus écologiques.

### 1.3.3 Le paysage, support de la population

Comme évoqué précédemment, le premier à simuler des populations sur des espaces explicites est Skellam (1951). Pourtant jamais il n'évoque le paysage, se plaçant à des échelles continentales pour traiter par exemple d'invasion de rats musqués ou de recolonisation post-glaciaire du chêne. On attribue à Levins (1969) la première modélisation de populations à l'échelle du paysage (Wu et Hobbs 2007). Ce modèle, dit de métapopulation<sup>12</sup>, considère la dynamique de populations dans des patches d'habitat au sein d'un espace implicite. Il s'agit d'un espace hétérogène, mais sans

---

11. Un patch est une unité spatiale minimale à laquelle est associé un type d'occupation. Pour en revenir à la dichotomie précédente, ce sera soit un pixel dans le cas d'un raster polygonal dans le cas d'une tessellation.

12. Un ensemble de populations locales connectées par migration (Hanski et Gyllenberg 1993).

dimension, dans lequel des patches d'habitat, également atteignables par les organismes de la metapopulation, ne sont pas localisés par des coordonnées spatiales. Dans des travaux ultérieurs les patches seront explicitement localisés, permettant des colonisations et extinctions fonction de la surface des patches et de leurs proximités relatives (Hanski 1994; Haydon et Pianka 1999).

Kareiva *et al.* (1990) répertorient trois types de modèles de population pouvant prendre en compte l'hétérogénéité de l'espace :

Les *island models*, basés sur le modèle de Levins et généralisés à d'autres processus (compétition, prédation, invasion). Ce type de modèles simples permet le maintien global de compétiteurs (ou de couples proie-prédateur) *via* leur migration entre des patches qui, considérés isolément, ne le permettent pas (voir *e.g.* Chewning 1975).

Les *stepping-stones models* (comprendre modèles à étapes) diffèrent des précédents en localisant les patches par des coordonnées, permettant ainsi de considérer des distances relatives variables et donc des dispersions d'intensités variables au sein d'un espace explicite (voir *e.g.* Zeigler 1977; Hanski 1994).

Les modèles continus qui peuvent être vus comme un cas limite des précédents dans lesquels la totalité de l'espace est discrétisée en patches contigus (Okubo 1980). Il s'agit très majoritairement des modèles de réaction-diffusion comme celui de Skellam (1951) (voir *e.g.* Johnson *et al.* 1992 ou Flather *et al.* 2002).

Ces derniers modèles, dits de réaction-diffusion, ont eu un développement assez tardif car ils sont liés à des ressources computationnelles récemment disponibles. Leur intérêt principal réside dans leur capacité à traiter des espaces hétérogènes discrétisés. Ils permettent d'associer aux diverses occupations du sol rencontrées dans le paysage d'intérêt, des comportements du processus écologique étudié. Le processus est séparé en deux opérateurs : (1) un opérateur de réaction qui permet une évolution temporelle des densités de population à travers des taux de croissance, de mortalité, de prédation, *etc.*; et (2) un opérateur de diffusion qui permet l'évolution spatio-temporelle des densités de population à travers des taux de dispersion aléatoire. À tous ces taux peuvent être assignées des valeurs locales, associées à divers types d'occupation du sol, ou globales et donc homogènes à l'échelle du paysage. La définition locale des comportements du processus permet de tisser un lien suffisamment fort entre la structure du paysage et la population pour étudier finement en quoi la composition du paysage, ainsi que l'organisation des éléments qui le composent, affectent les populations. Cette approche est commune aux 3 modèles développés dans cette thèse.

## 1.4 Contenu de la thèse

### 1.4.1 O b j e t d ’ é t u d e : la protection des cultures

Un écosystème est caractérisé par des flux d’énergie. L’énergie solaire est incorporée au système par les photoautotrophes (comme les plantes) et remonte jusqu’aux prédateurs à travers une chaîne alimentaire (ou réseau trophique) plus ou moins nivelée. Cette remontée permet la subsistance d’espèces diverses dont les biomasses respectives suivent une fonction inverse de leur niveau trophique<sup>13</sup>, on parle de pyramide trophique (Trebilco *et al.* 2013). Avant la transition démographique du néolithique (la première révolution agricole), le chasseur-cueilleur *Homo sapiens* était naturellement ancré dans ce réseau, son haut niveau trophique (entre autres choses) le condamnant à de très faibles densités de population<sup>14</sup>. L’invention de l’agriculture a permis à l’homme de modifier des écosystèmes entiers pour en canaliser la majeure partie des flux énergétiques vers la production de sa nourriture. Ce premier succès d’ingénierie écologique sera suivi d’une explosion démographique sans précédent qu’on appelle la révolution néolithique (Bocquet-Appel 2011a).

La finalité unique dévolue aux agroécosystèmes, la subsistance d’une seule espèce, résulte dans leur homogénéisation. Seules les plantes domestiques sont maintenues pour maximiser les rendements des surfaces agricoles, et les espèces cultivées sont ségréguées par parcelle pour faciliter le travail agricole. Cette homogénéisation, à l’échelle du paysage et de la parcelle, engendre des systèmes de production extrêmement efficaces mais aussi très vulnérables. La simplification et la standardisation de ces environnements ont deux effets indésirables nous concernant ici : (1) une sensibilité accrue aux insectes phytophages à cause d’une présence moindre d’ennemis naturels (Rusch, Chaplin-Kramer *et al.* 2016) ; et (2) une faible résistance à la dispersion des maladies et des phytophages (Papaix *et al.* 2014 ; Mikaberidze *et al.* 2016). La solution a largement résidé dans l’utilisation de pesticides afin de maintenir les systèmes de production indemnes de leur vulnérabilité intrinsèque. Cette démarche sécurise les revenus des agriculteurs, mais est devenue de plus en plus coûteuse car appliquée à des systèmes de plus en plus vulnérables, conséquence directe de l’augmentation des surfaces parcellaires et de la réduction de la diversité des espèces et variétés cultivées depuis les années 1950 (Tschardtke, Klein *et al.* 2005). L’utilisation de pesticides a tendance à n’être réellement rentable que pour de grandes

---

13. Il y a des exceptions à cette règle, sauf si on considère l’énergie plutôt que la biomasse produite par unité de temps et de surface.

14. La population humaine estimée avant la transition (il y a 11000 ans) est de 6 millions divisés, soit 0,05 personnes nourries par hectare aujourd’hui (Bocquet-Appel 2011b).

exploitations (Weis 2010), qui assez paradoxalement sont les moins productives à l’hectare (Clay 2013). Par ailleurs, ces grandes exploitations se révèlent souvent plus dommageables pour l’environnement (Tilman *et al.* 2002), et socialement inintéressantes pour la communauté car non créatrices d’emplois et participantes de la désertification rurale (Clay 2013).

La FAO<sup>15</sup> préconise que la production agricole mondiale augmente de 70% d’ici 2050, ce afin d’accompagner le ralentissement démographique qui devrait stabiliser la population humaine à 9 milliards d’individus (Bruinsma 2009). Des exploitations plus diversifiées en cultures et de tailles réduites sont une des solutions vers cet objectif (Clay 2013). Malheureusement, en Europe ce type d’exploitation n’est plus assez rentable pour être (re-)popularisé en agriculture conventionnelle<sup>16</sup>. Cependant, il existe des alternatives comme l’agriculture biologique qui, à taille d’exploitation égale, est généralement moins productive, mais souvent plus rentable car disposant d’une meilleure valorisation marchande de sa production (Sgroi *et al.* 2015). Par ailleurs, ce type d’agriculture correspond à des exigences environnementales, sanitaires et sociales qui progressent dans la population européenne (Willer et Schaack 2015).

L’agroécologie vise à proposer des alternatives à l’utilisation intensive d’intrants chimiques. Elle cherche à produire des quantités significatives de nourriture en s’appuyant sur les dynamiques écologiques inhérentes aux écosystèmes (Wezel *et al.* 2014). Il s’agit d’une approche écosystémique de l’agriculture dans laquelle les abondances de ravageurs de cultures, ou de pathogènes, sont regardées comme des processus écologiques. L’échelle paysagère, comme précédemment évoqué, est alors l’échelle pertinente pour élaborer des systèmes de production à la fois durables et rentables (Tschardt et Brandl 2004). Théoriquement, les processus écologiques néfastes peuvent être contrôlés en jouant sur les patterns spatiaux issus de l’hétérogénéité spatiale, plus précisément, en jouant sur la composition et sur l’organisation du paysage agricole. Empiriquement, de très nombreuses études ont déjà montré les effets de diverses caractéristiques compositionnelles et structurelles du paysage sur certaines populations en environnements agricoles (voir *e.g.* Haenke *et al.* 2014; Puech *et al.* 2015; Marrec *et al.* 2015; Bertrand *et al.* 2015; Aviron *et al.* 2016; ou Veres *et al.* 2013 pour une review). À noter que l’on peut aussi influencer indirectement sur les ravageurs en intensifiant des processus antagonistes, comme des populations

---

15. Organisation des Nations unies pour l’alimentation et l’agriculture.

16. L’agriculture est dite conventionnelle quand elle repose l’intensification de sa production sur l’utilisation d’intrants chimiques.



d'insectes prédateurs. On parle alors de services écosystémiques<sup>17</sup> de régulation.

Tout comme l'avènement du modèle agricole productiviste d'après-guerre a demandé de profondes connaissances en chimie organique, l'émergence et l'établissement de nouvelles pratiques agricoles reposera sur notre compréhension de la complexité écologique (*a knowledge-intensive agriculture*, [Tittonell et Giller 2013](#)). Pour l'instant très lacunaire, cette compréhension s'étoffe et s'étirole au fil d'expérimentations contradictoires, impliquant des échelles spatio-temporelles qui semblent de moins en moins propices à la généralisation. Les conclusions sont souvent très contextuelles : spécifiques à la culture cible, au ravageur étudié, à la région concernée, au système de culture, aux échelles, *etc.* (voir *e.g.* [Shackelford et al. 2013](#)). En général, les abondances d'insectes mesurées en champ sont statistiquement reliées à la composition locale du paysage, sa structure spatiale étant omise (*e.g.* [Labruyere et al. 2016](#)). Parfois cette dernière est synthétiquement décrite par des métriques de paysage ([Riitters et al. 1995](#)) qu'on tentera de corrélérer aux mesures du processus écologique (*e.g.* [Mitchell et al. 2014](#); [Su et al. 2015](#)). Dans les deux cas, notre capacité à tirer des liens causaux avec ce type de méthodes est faible, ce qui limite la portée d'expérimentations coûteuses, tant financièrement qu'en temps humain.

L'approche proposée dans cette thèse s'inscrit dans une lignée assez récente de couplage de modèles de processus écologiques et de modèles de paysages ([Haydon et Pianka 1999](#); [Retho et al. 2008](#); [Le Ber et al. 2009](#); [Papaix et al. 2014](#)). Les degrés de liberté offerts par ces approches simulationnelles permettent des études plus théoriques de l'interaction pattern-processus, ainsi que des conclusions potentiellement plus causales.

#### 1.4.2 À propos de l'approche méthodologique

Trois modèles de population sont présentés dans la suite ce document (modèles [I](#), [II](#) et [III](#)). Leur point commun est méthodologique : ce sont des modèles de réaction-diffusion. Pour [Cantrell et Cosner \(2004\)](#), 3 phénomènes écologiques majeurs sont supportés par ce type de modèle : (1) la propagation de front d'onde (*e.g.* colonisation), (2) la formation de patterns en espace homogène (*e.g.* morphogénèse), et (3) l'existence d'habitats de taille minimale permettant le maintien d'une population. Ce troisième phénomène est thématiquement le plus proche du sujet traité ici, mais en serait une présentation extrêmement réductrice. La thématique transversale à

---

17. Services rendus par la nature aux sociétés humaines, comme la fertilisation par les abeilles, les plantes cultivées, et auxquels on peut (discutablement) associer une valeur marchande ou autre (voir *e.g.* [Ehrlich et Wilson 1991](#))



cette thèse est l'interaction pattern-processus, plus précisément le couplage paysage-population dans une optique de protection des cultures. Son application directe est la recherche d'organisations du paysage agricole qui, à composition constante<sup>18</sup>, sont moins sensibles aux ravageurs de cultures.

Selon les classifications usuelles (voir *e.g.* Turner *et al.* 2001), les modèles de populations développés dans cette thèse peuvent être décrits comme :

dynamiques (et non statiques), car les quantités simulées (des densités de population) évoluent le long d'une dimension de temps ;

spatialement explicites, car ils localisent les quantités simulées dans un espace dimensionnalisé ; de plus ils permettent leurs évolutions le long de ces dimensions d'espace (*i.e.* mouvement) ;

déterministes (et non stochastiques), car ils n'introduisent aucune source d'aléatoire dans leurs calculs ; les mêmes entrées provoqueront toujours les mêmes sorties ;

simulationnels (et non analytiques), car ils n'ont pas de solutions mathématiques *de forme fermée*, et reposent donc sur des simulations numériques (*i.e.* approximations en temps et espace discrets) pour obtenir leurs solutions.

Toujours selon ces classifications, nos 3 modèles diffèrent les uns des autres en ce qui concerne 2 critères :

ils peuvent être empiriques et reposer sur des données expérimentales pour leur paramétrisation, ou plus théoriques et s'en affranchir ;

ils peuvent être

- phénoménologiques et se contenter d'une description *ad hoc* du phénomène étudié (comme la loi d'action de masse décrit les interactions proie-prédateur dans le modèle de Lotka-Volterra),
- ou mécanistes et incorporer le processus d'intérêt à travers une description des éléments sous-jacents et de leurs interactions (*e.g.* un taux de prédation résultant de la perception des proies, des probabilités de rencontres, *etc.*).

Ces deux derniers critères ne doivent pas être vus comme des cases bien segmentées, mais plus comme des axes sur lesquels positionner des modèles plus ou moins mécanistes et empiriques. De plus, les modèles de réaction-diffusion reposent sur des

---

18. La composition constante est une manière d'intégrer des contraintes de productions au problème d'optimisation du paysage, ainsi que d'en éviter la trivialité.

opérateurs séparés (réaction et diffusion), qui peuvent être indépendamment caractérisés par ces critères.

Comme évoqué précédemment, les modèles de réaction-diffusion sont continus en temps, en espace, mais également en espèce. Par là on signifie que les quantités dérivées dans le temps et l'espace sont continues (initialement ce type de modèles a été appliqué aux espèces chimiques). En écologie, on parle de densité de population, comme c'est le cas dans cette thèse, mais il pourra parfois s'agir de probabilités de présence par exemple. Les individus modélisés ne sont pas discrets (*i.e.* définis en nombres entiers) mais infinitésimaux. Cela signifie qu'il peut y avoir une densité de population de 0,004 en une localité donnée, et qu'en rien cela n'implique que la population n'augmente pas à partir de ces 0,004 individu(s), chose qui peut sembler biologiquement dérangeante. Suivant la paramétrisation du modèle, les densités de populations peuvent être définies à *une constante près*, ou représenter fidèlement des abondances d'individus. Ces modèles sont dit Eulérien (centrés sur l'espace) par opposition aux modèles Lagrangien (centrés sur l'individu).

Les modèles de réaction-diffusion sont constitués de deux opérateurs ayant des objectifs de représentation et des formes mathématiques très différentes. L'opérateur de réaction décrit l'évolution des densités de population à travers le temps. Il décrit naissances et morts, par prédation ou tout autres processus. Tous les modèles dépourvus d'espace explicite se résument à un opérateur de réaction, plus ou moins composite. On parle d'équations différentielles ordinaires (EDO), qui sont dérivées uniquement dans une dimension (le temps ici), par opposition aux équations différentielles partielles (EDP), dérivées dans au moins deux dimensions (temps et espace ici). L'opérateur de diffusion est conventionnellement décrit comme mécaniste car directement dérivé du mouvement brownien (*i.e.* la marche aléatoire), ou de la loi de Fick de diffusion de la chaleur (diffusion de Fokker-Planck ou diffusion Fickienne ; voir [Turchin 1998](#)). La diffusion est une mise à l'échelle populationnelle d'un mouvement individuel non biaisé (*i.e.* sans préférence directionnelle). Elle modélise, à travers un paramètre de diffusivité, l'augmentation isotropique de surface occupée par une quantité au cours du temps, ainsi que l'homogénéisation de cette quantité à travers l'espace occupé.

Contrairement aux modèles [I](#) et [II](#), le modèle [III](#) repose sur un troisième opérateur, l'advection. Il sera donc qualifié de modèle de réaction-advection-diffusion. Cet opérateur d'advection est assez peu utilisé en écologie, il décrit pourtant quelque chose d'essentiel : le mouvement dirigé. Lorsqu'il est utilisé en écologie, il décrit souvent un transport passif et unidirectionnel, exogène aux organismes, résultant de la mobilité du milieu lui-même (*e.g.* écoulement d'un cours d'eau, courants marins, vents ;

voir Okubo 1980). Il a été fréquemment utilisé pour définir mécaniquement des territoires animaux à partir de la description par advection-diffusion des principales causes du mouvement individuel (*e.g.* évitement des prédateurs, tendance à revenir vers le terrier, *etc.* ; voir Moorcroft et Lewis 2006). Cependant ce genre d'applications résout les équations d'advection-diffusion à l'équilibre (recherche de la dérivée nulle en temps), ce qui n'est possible et intéressant que dans ce type de modèles n'incluant pas d'opérateur de réaction, donc dépourvu de dynamique de population. Plus intéressant nous concernant, car intégrant une dynamique de population, Shigesada, Kawasaki et Teramoto (1979) ont ainsi traité l'interférence entre compétiteurs dans le modèle de Lotka-Volterra, la matérialisant par une advection hétérogène issue des comportements d'évitement, résultant en une ségrégation spatiale plutôt que dans l'exclusion compétitive. Les exemples, néanmoins, restent rares.

Enfin, d'un point de vue numérique, les équations de réaction-(advection)-diffusion présentées ici ont été résolues par les méthodes de différences finies et de volumes finis (Hundsdoerfer et Verwer 2003). L'intérêt de cette précision est que dans les deux cas, la résolution des équations repose sur des partitions homogènes de l'espace et du temps. Ce qui implique que les tessellations utilisées pour générer des paysages sont *in fine* discretisées en *raster*, et ce afin de supporter les simulations des processus écologiques. Ainsi, l'unité spatiale minimale de modification paysagère reste le polygone (la parcelle), alors que l'unité spatiale minimale de résolution du processus écologique est le pixel. Cette dernière échelle spatiale se doit alors d'être d'une surface bien plus réduite que les parcelles afin d'en permettre une approximation correcte.

### 1.4.3 Objectifs et originalité

Cette thèse a une problématique agroécologique affichée : *comment la modification du paysage agricole peut-elle servir de levier d'action dans la lutte contre les ravageurs de cultures ?* De cette problématique écologique, assez distale, découle une problématique méthodologique dont l'appréciation requiert un nouveau préambule technique.

Ce sujet est traité par une approche simulationnelle requérant des modèles de populations et de paysages. La possibilité d'étudier les effets de l'organisation du paysage sur la population d'insectes repose sur la consistance de l'interaction pattern-processus. La dépendance au paysage est l'élément d'intrication qui permet d'implanter les populations simulées dans des environnements explicites. C'est le support mathématique de l'interaction pattern-processus. La dépendance au paysage, ou plus

largement la dépendance au substrat spatial, se définit en général localement. Est associé à un pixel donné, disposant d'une occupation du sol, un comportement du modèle de processus. Par exemple, on pose une forte valeur de diffusion, ou de mortalité, sur un terrain à découvert où l'insecte simulé est plus visible pour ses prédateurs. Ces dépendances résultent de composantes endogènes à la population (*e.g.* réponse à la prédation par l'évitement et donc une plus forte dispersion), ou exogènes (*e.g.* exposition à une prédation plus forte et donc une plus forte mortalité).

Les déterminants du mouvement individuel tels que définis par [Nathan \*et al.\* \(2008\)](#) relient théoriquement les facteurs externes (ici, les éléments paysage) aux déplacements réalisés par l'individu (*cf.* Figure 1.1). Ils sont au nombre de trois : (1) l'état interne de l'individu, quels besoins influent sur sa motivation à se déplacer ? ; (2) sa capacité de navigation, à la fois sa perception de l'environnement et sa projection interne d'un chemin vers l'objectif ; (3) sa capacité de locomotion, d'ordre biomécanique.

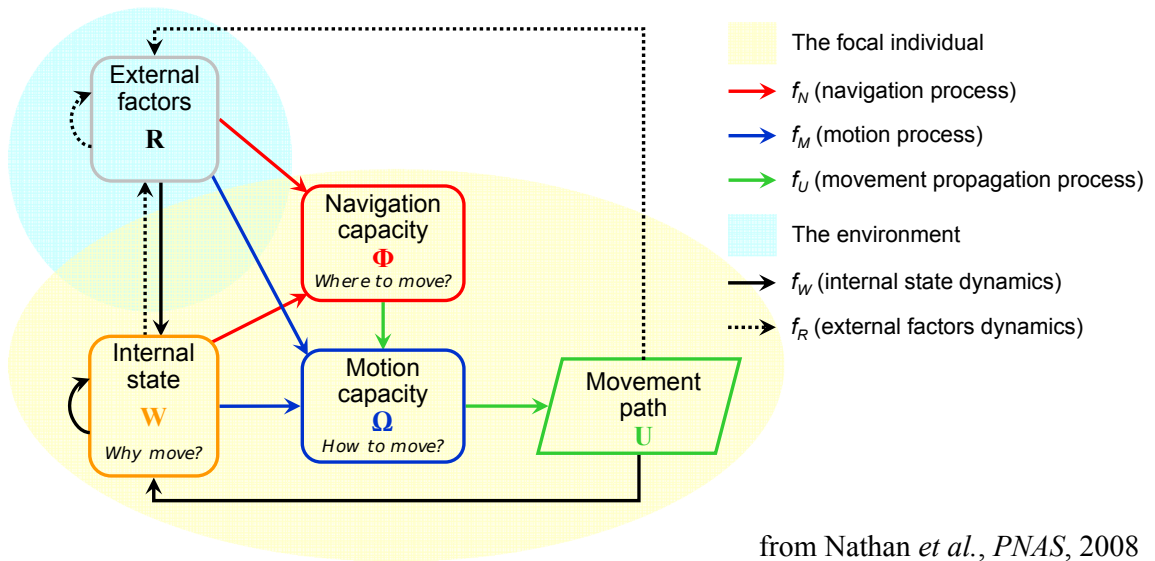


Figure 1.1 – Les déterminants du mouvement individuel.

Lorsqu'elle entraîne des déplacements, la perception d'éléments distants les définit sur une continuité de l'échelle locale vers l'échelle non-locale. Au niveau de l'individu, ces déplacements se modélisent par des marches aléatoires biaisées, disposant d'une direction préférentielle (voir [Codling \*et al.\* 2008](#)). Leur mise à l'échelle populationnelle résulte en un processus de redistribution spatiale<sup>19</sup> également biaisé. Sous sa forme continue, la redistribution est mathématiquement décrite par la combinaison des opérateurs de diffusion et d'advection. L'advection est la composante

<sup>19</sup>. La redistribution spatiale est la conséquence du mouvement individuel sur l'échelle populationnelle ([Turchin 1998](#)).

non-locale de la redistribution, directement issue de la perception de l'environnement distant. La diffusion représente la composante aléatoire de la redistribution, plus liée à l'état interne de l'individu ou à sa réaction à l'environnement local. Ainsi, s'il semble *a priori* raisonnable de déterminer localement les causes des évolutions démographiques, c'est moins le cas en qui concerne la redistribution spatiale de la population. En effet, cette dernière est tout aussi influencée par les caractéristiques de l'environnement local que par les caractéristiques de l'environnement alentour, ce par l'intermédiaire d'un processus de perception. À noter cependant que, suivant l'échelle spatiale, il peut être plus pertinent de résumer la redistribution à de la diffusion. C'est particulièrement le cas quand les stimuli déclenchant un mouvement dirigé ne sont perçus qu'à des distances inférieures à la discrétisation de l'espace (*i.e.* aux dimensions du pixel).

Le développement d'une dépendance non-locale permet d'augmenter l'adhérence de la population au paysage. C'est à dire, plus précisément, augmenter le lien pattern-processus pour intensifier l'effet des modifications des patterns spatiaux sur le processus simulé. La non-localité de la dépendance est une caractéristique permettant de rendre l'intrication pattern-processus plus structurelle, et donc plus à même de traiter l'étude de modifications structurelles<sup>20</sup> du paysage. Cette intention peut sembler arbitraire et artificielle. Elle le serait si elle n'était pas fondée biologiquement, comme nous allons le voir.

Dans les parties II et III, concernées par cette intensification du lien pattern-processus, le sujet d'étude est un ravageur de cultures. Dans la partie II, il s'agit de *Delia radicum* (Linnaeus, 1758 ; Diptera : Anthomyiidae), la mouche du chou. Un insecte volant qui pond ses œufs dans les champs de Brassicacées (choux, navet, colza, *etc.*), cultures qui sont endommagées par le développement des larves. L'adulte se nourrit de nectar, essentiellement rencontré dans les zones non-cultivées qui bordent les champs et où il trouve des plantes à fleurs. Deux ressources sont donc à la base de la dynamique de population de cet insecte : une ressource de nourriture, permettant la survie de l'individu, et une ressource de reproduction, permettant la survie de la population. On définit ainsi des ressources compétitives non-compensables pour signifier que la population ne peut compenser la non-exploitation d'une ressource par l'exploitation de l'autre, aussi intensive soit elle. Leur exploitation efficace est un problème d'optimisation. En partie III le modèle est plus théorique et traite de tous insectes ravageurs volants concernés par cette dichotomie de ressource (essentiellement des Diptères et Lépidoptères).

---

20. Modifications de la structure du paysage (les et formes des parcelles), par opposition aux modifications compositionnelles.

Dans notre cas, l'intensification du lien pattern-processus est pertinente car elle repose sur une description de la nécessité de l'insecte adulte d'exploiter deux ressources différentes, distantes l'une de l'autre dans le paysage. L'intensification peut alors reposer sur les déterminants individuels du mouvement :

L'état interne des individus est incorporé au modèle à travers une dimension additionnelle, quantifiant leurs réserves énergétiques, dans laquelle ils évoluent en fonction des ressources exploitées (la nourriture augmentant les réserves, la ponte les diminuant) et de leurs efforts de déplacement.

La perception des différentes ressources autour de l'individu est modélisée par la convolution de noyaux monotones décroissants sur les distributions spatiales des différentes ressources. Ces noyaux relocalisent l'information distante vers le point focal (*i.e.* information non-locale impactant le comportement local) et la pondère en fonction de sa distance au point focal.

Les limites biomécaniques du déplacement sont intégrées sous la forme d'une vitesse de déplacement maximale, ainsi que par un coût énergétique du déplacement dépendant de sa vitesse.

Comme exposé sur la Figure 1.1, ces trois processus, par leur intrication, tissent un lien causal entre l'environnement et le mouvement individuel. S'appuyant sur ces éléments théoriques, nous avons ainsi relié le paysage à la redistribution spatiale, l'abstraction populationnelle du mouvement individuel. Dans le modèle II, le déplacement est purement diffusif et donc la perception et l'état interne modulent l'intensité de diffusion. Dans le modèle III, ils définissent l'advection, modulant sa vitesse et sa direction.

La dépendance au paysage proposée ici est multi-échelle, dans le sens où la redistribution populationnelle résulte des déterminants individuels du mouvement. Elle est aussi profondément mécaniste car fondée sur la description des éléments sous-jacents au mouvement (*i.e.* perception et état interne). Les modèles II et III disposent d'une certaine originalité puisqu'ils permettent la différenciation entre les individus, pas seulement par leur localisation dans l'espace, mais par leur localisation le long d'une dimension définissant leur statut énergétique. L'idée d'une dimension additionnelle pour caractériser un statut individuel se retrouve dans l'équation de McKendrick-von Foerster (Okubo 1980 ; Hastings 1991 ; Plantegenest *et al.* 2001 ; Murray 2002). Cette équation repose sur une dimension d'âge pour permettre une structuration en âge de la population et donc des effets âge-dépendant concernant reproduction, mortalité, redistribution, *etc.* Cependant, à la différence de notre modèle, l'évolution dans cette dimension additionnelle est unidirectionnelle et linéaire, deux caractéristiques inhérentes au vieillissement (ou curvilinéaire si on considère un

vieillesse physiologique plutôt que chronologique ; voir Metz et Diekmann 1986). Une autre particularité du modèle III est qu'il repose sur une procédure d'optimisation permettant de considérer le déplacement et l'utilisation des ressources dans le cadre théorique de l'approvisionnement optimal. Les comportements d'utilisation des ressources (quand changer de ressource ?) sont optimisés pour permettre à l'insecte d'exploiter au mieux son environnement étant donné les distances entre les deux ressources et leurs coûts d'exploitation. Cette procédure permet de paramétrer partiellement le modèle tout en considérant l'étude d'un insecte adapté à son environnement.

À la suite de cette longue introduction, le document est divisé en 3 parties. Ces parties sont 3 articles préfacés qui proposent une progression par étapes dans le développement de modèles de dynamiques de population fortement dépendants de leurs supports spatiaux que sont les abstractions de paysages. En parallèle, 2 modèles de paysages (*cf.* parties I et III) sont aussi développés pour permettre d'approcher théoriquement la problématique agroécologique de l'amélioration structurale des paysages agricoles. La partie I n'a pour l'heure pas été mentionnée et peut alors sembler plus énigmatique que les deux autres. Dans cette partie est développé un couplage de modèles de paysage et de population. Le modèle de population y est assez simple, il s'agit d'une équation de réaction-diffusion. Le lien paysage-population est très classique, reposant la favorabilité de l'habitat par le biais d'une variation du taux de croissance en fonction des cultures. Ce modèle empirique simule la population d'un auxiliaire de culture, le carabe *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758 ; Coleoptera : Carabidae), dont le couplage avec un modèle de paysages permet de proposer des réarrangements de la mosaïque agricole favorisant le rôle régulateur de ce coléoptère. Cette partie tient donc un rôle de prototypage méthodologique à la fois d'un modèle de paysage et du couplage paysage-population. La partie II est un premier pas dans le développement d'un lien biologiquement plus robuste entre le paysage et la population, et ce par le biais d'une description mécaniste de processus individuels d'exploitation des ressources. Elle dispose d'une dimension empirique très prononcée s'appuyant sur des données populationnelles, physiologiques et géographiques. La partie III est plus théorique que les précédentes. Elle présente un modèle de dynamiques de population d'un ravageur insecte défini par des traits de vie assez généraux. Ce modèle dispose d'une dépendance multi-échelle finalisée, telle que décrite dans cette introduction. Il intègre des déterminants individuels pertinents et suffisants à l'émergence mécaniste de l'approvisionnement optimal. La population est couplée à un modèle de paysage permettant d'allouer des ressources polygonales et linéaires (parcelles de culture et bordures de parcelles, respectivement sites de ponte et de nourriture) sur une tessellation. L'objectif de cette dernière étude ré-

pond directement à la problématique écologique de cette thèse : peut-on proposer des modifications parcimonieuses du paysage, à composition constante, permettant de limiter les dégâts causés par la population de ravageurs ? La problématique méthodologique, préliminaire au traitement du sujet écologique, peut donc désormais être formulée ainsi : *sur quelles bases biologiques et mathématiques intensifier la dépendance au paysage d'un modèle de dynamique de population ?* Deux mots caractérisent la piste développée dans cette thèse : mécaniste et multi-échelle.



## Références de la partie

- Aviron, Stéphanie, Sylvain Poggi, Yann-David Varennes et Amélie Lefèvre (2016). "Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 227, p. 1-10. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091600142> (cf. p. 12).
- Battin, Tom J., William T. Sloan, Ståan Kjelleberg, Holger Daims, Ian M. Head, Tom P. Curtis et Leo Eberl (2007). "Microbial landscapes : new paths to biofilm research". en. In : *Reviews Microbiology* 5.1, p. 76-81. url : <http://www.nature.com/nrmicro/journal/v5/n1/full/nrmicro1556.html> (cf. p. 8).
- Bertrand, Colette, Françoise Burel et Jacques Baudry (2015). "Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes". en. In : *Ecology*, p. 1-16. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0259-4> (cf. p. 12).
- Bocquet-Appel, Jean-Pierre (2011a). "The Agricultural Demographic Transition During and After the Agriculture Invention". *Current Anthropology* 52.S4, S497-S511. url : <http://www.jstor.org/stable/10.1086/65943> (cf. p. 11).
- (2011b). "When the World's Population Took Off : The Springboard of the Neolithic Demographic Transition". en. *Science* 333.6042, p. 560-561. url : <http://science.sciencemag.org/content/333/6042/561> (cf. p. 11).
- Brownlee, John (1912). "The Mathematical Theory of Random Migration and Epidemic Distribution." In *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 31, p. 262-289. url : [http://journals.cambridge.org/article\\_S037016460000165](http://journals.cambridge.org/article_S037016460000165) (cf. p. 15).
- Bruinsma, Jelle (2009). "The resources outlook : by how much do land, water and crop yields need to increase by 2050 ?". In : <http://www.global-economic-symposium.org/knowledgebase/food-security-through-more-intense-crop-production/virtual-library/the-resources-outlook-by-how-much-do-land-water-and-crop-yields-need-to-increase-by-2050> (cf. p. 12).
- Cantrell, Robert Stephen et Chris Cosner. *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*. en. John Wiley & Sons. (pp. 2, 13, 42).
- Caswell, Hal (1978). "Predator-Mediated Coexistence : A Nonequilibrium Model". In : *American Naturalist* 112.983, p. 127-154. url : <http://www.jstor.org/stable/2460042> (cf. p. 7).
- Chewning, William C. (1975). "Migratory effects in predator-prey systems". *Mathematical Biosciences* 23.3, p. 253-262. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/002555647590039> (cf. p. 10).
- Clay, Jason (2013). *World Agriculture and the Environment : A Commodity-By-Commodity Guide To Impacts And Practices*. en. Google-Books-ID : zFpfGMeTax4C. Island Press. (p. 38).
- Codling, E. A, M. J Plank et S. Benhamou (2008). "Random walk models in biology". In : *The Royal Society Interface* 5.25, p. 813-834. url : <http://rsif.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsif.2008.0014> (cf. p. 17).

- Cushman, Samuel A. et Falk Huettmann (2009). *Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation*. en. Google-Books-ID : utULVsiMvYEC. Springer Science & Business Media (p. 7).
- Drake, James A., Gary R. Huxel et Chad L. Hewitt (1996). "Microcosms as Models for Generation and Testing Community Theory". *Ecology* 77.3, p. 670-677 : <http://www.jstor.org/stable/226548> (cf. p. 4).
- Ehrlich, Paul R. et Edward O Wilson (1991). "Biodiversity Studies : Science and Policy". *Science* 253.5021, p. 758-762 : <http://science.sciencemag.org/content/253/5021/758> (cf. p. 13).
- Fisher, R. A. (1937). "The Wave of Advance of Advantageous Genes". *Journal of Theoretical Biology* 7.4, p. 355-369 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-1809.1937.tb02153.x/abstract> (cf. pp. 5, 42).
- Flather, Curtis H., Michael Bevers et Associate Editor : Lenore Fahrig (2002). "Patchy Resource Distribution and Population Abundance : The Relative Importance of Habitat Amount and Arrangement". *The American Naturalist* 159.1, p. 40-56 : <http://www.jstor.org/stable/10.1086/32411> (cf. pp. 5, 10).
- Forman, Richard T. T. (1995). *Landscape Mosaics : The Ecology of Landscapes and Regions*. en. Google-Books-ID : sSRNU\_5P5nWC. Cambridge University Press (p. 7).
- Gardner, Robert H. (1999). "RULE : Map Generation and a Spatial Analysis Program". en. *Landscape Ecological Analysis*. Sous la dir. de Jeffrey M. Klopatek et Robert H. Gardner. Springer New York, p. 280-303 : [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6\\_1](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6_1) (cf. p. 9).
- Gardner, Milne, Turner et O'Neil (1987). "Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern". *Landscape Ecology*, p. 19-28 (p. 9).
- Gaucherel, C. (2008). "Neutral models for polygonal landscapes with linear networks". In *Ecological Modelling* 219.1-2, p. 39-48 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S03043800080038> (cf. pp. 8, 125, 135).
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence, by G. F. Gause*. Baltimore, The Williams & Wilkins company : <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography> (cf. pp. 4, 6).
- Gillman, Michael (2009). *Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution : Time and Space*. en. John Wiley & Sons (p. 6).
- Haenke, Sebastian, Anikó Kovács-Hostyánszki, Jochen Fründ, Péter Batáry, Birgit Jauker, Tschardt et Andrea Holzschuh (2014). "Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance". *Journal of Applied Ecology* 51.2, p. 505-513 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12221> (cf. pp. 12, 115).
- Hanski, Ilkka (1981). "Coexistence of Competitors in Patchy Environment with and without Disturbance". *Oikos* 37.3, p. 306-312 : <http://www.jstor.org/stable/3544> (cf. p. 7).

- Hanski, Ilkka (1994). "Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes". *Landscape Ecology* 9.4, p. 131-135. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534794901777> (cf. p. 10).
- Hanski, Ilkka et Mats Gyllenberg (1993). "Two General Metapopulation Models and the Core-Satellite Species Hypothesis". *The American Naturalist* 142.1, p. 17-41. <http://www.jstor.org/stable/2462462> (cf. p. 9).
- Hastings, Alan (1991). "McKendrick Von Foerster Models for Patch Dynamics". In : *Differential Equations Models in Biology, Epidemiology and Ecology*. Sous la dir. de Stavros Busenberg et Mario Martelli. Lecture Notes in Biomathematics 92. DOI : 10.1007/978-3-642-45692-3\_13. Springer Berlin Heidelberg, p. 181-199. <http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-45692-3> (cf. pp. 19, 117).
- Haydon, Daniel T. et Eric R. Pianka (1999). "Metapopulation theory, landscape models, and species diversity". *Écoscience* 6.3, p. 316-328. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/11956860.1999.11682433> (cf. pp. 10, 13).
- Holling, C. S. (1959). "The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly". *The Canadian Entomologist* 91.05, p. 293-320. [url :http://journals.cambridge.org/article\\_S0008347X000554](http://journals.cambridge.org/article_S0008347X000554) (cf. p. 54).
- Huaker, C. B. (1958). "Experimental studies on predation : Dispersion factors and predator-prey oscillations". *Hilgardia* 27.14, p. 343-383. <http://hilgardia.ucanr.edu/Abstract/?a=hilg.v27n14p343> (cf. p. 4).
- Hundsdoerfer, Willem et Jan Verwer (2002). *Numerical Solution of Time-Dependent Advection-Diffusion-Reaction Equations*. T. 33. Springer Series in Computational Mathematics. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. <http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-09017-7> (cf. pp. 16, 122, 180).
- Hutchinson, G. Evelyn (1957). "Concluding Remarks". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, p. 415-427. <http://symposium.cshlp.org/content/22/415> (cf. pp. 6, 7).
- Johnson, A. R., J. A. Wiens, B. T. Milne et T. O. Crist (1992). "Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes". *Landscape Ecology* 7.1, p. 63-75. <http://link.springer.com/article/10.1007/BF02579593> (cf. p. 10).
- Kareiva, Peter, A. Mullen et R. Southwood (1990). "Population Dynamics in Spatially Complex Environments : Theory and Data [and Discussion]". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 330.1257, p. 175-190. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/330/1257/175> (cf. p. 10).
- King, Anthony W. (2005). "Hierarchy theory and the landscape? level? or, Words do matter". In : *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge Studies in Landscape Ecology. Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511614415.005> (cf. pp. 7, 8).
- Labruyere, Sarah, David A. Bohan, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci et Sandrine Petit (2016). "Local neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields : A nationwide analysis". *Basic and Applied Ecology* 17.3, p. 230-239. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179115013401> (cf. pp. 13, 40).

- Le Ber, F., C. Lavigne, K. Adamczyk, F. Angevin, N. Colbach, J. -F. Mari et H. Monod (2009). "Neutral modelling of agricultural landscapes by tessellation methods—Application to flow simulation". *Ecological Modelling*. Selected Papers on Spatially Explicit Landscape Modelling : Current practices and challenges 220.24, pp.1353-1363. [www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009004116](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009004116) (cf. pp. 8, 13, 74, 125, 135).
- Levins, Richard (1969). "Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control". *Bulletin of the Entomological Society of America* 15.3, p. 237-240. [url :http://besa.oxfordjournals.org/content/15/3/237](http://besa.oxfordjournals.org/content/15/3/237) (cf. p. 7).
- (1979). "Coexistence in a Variable Environment". *The American Naturalist* 114.6, p. 765-783. [url :http://www.jstor.org/stable/2460658](http://www.jstor.org/stable/2460658) (cf. p. 7).
- Lotka, Alfred James (1925). *Elements of Physical Biology*. en. Google-Books-ID : 1sPQAAAA-MAAJ. Williams & Wilkins Company. (p. 3).
- MacArthur, Robert H. (1958). "Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests". *Ecology* 39.4, p. 599-619. [url :http://www.jstor.org/stable/1931010](http://www.jstor.org/stable/1931010) (cf. p. 6).
- Malthus, T. R. (1798). *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson, London. (p. 3).
- Marrec, Ronan, Isabelle Badenhauer, Vincent Bretagnolle, Luca Börger, Marilyn Roncato, Nadine Guillon et Bertrand Gau re (2015). "Crop succession and habitat preferences affect the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 199, p. 282-289. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004335](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004335) (cf. pp. 12, 42, 116).
- McCallum, Hamish (2008). *Population Parameters : Estimation for Ecological Models*. en. John Wiley & Sons. (p. 2).
- Metz, Johan A. J. et Odo Diekmann (1986). *Dynamics of Physiologically Structured Populations*. en. Springer-Verlag. (20).
- Mikaberidze, Alexey, Christopher C. Mundt et Sebastian Bonhoefer (2016). "Invasiveness of pathogens depends on the spatial scale of host distribution". *Ecological Applications* 26.4, p. 1238-1248. [url :http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/15-0807/abstract](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/15-0807/abstract) (cf. p. 11).
- Mitchell, Matthew G. E., Elena M. Bennett et Andrew Gonzalez (2014). "Agricultural landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 192, p. 144-151. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004335](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004335) (cf. p. 13).
- Moorcroft, Paul et Mark A. Lewis (2006). *Stochastic Home Range Analysis*. en. Princeton University Press. (p. 16, 75, 92, 118, 145).
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical biology : I. An introduction, 3rd ed.* en. Springer. [url :http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB\\_520133](http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB_520133) (cf. pp. 19, 43, 117).
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz et Peter E. Smouse (2008). "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement

- research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19052–19059 : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2614677/> (cf. pp. 17, 76, 81, 117, 119).
- Ndubisi, Forster O. (2014) *Ecological Design and Planning Reader*. en. Google-Books-ID : VXP1BQAAQBAJ. Island Press (p. 7).
- Odum, Eugene P. (Eugene Pleasants) (*Ecology, the link between the natural and the social sciences / Eugene P. Odum*. Modern biology series. Includes bibliographical references and index. New York : Holt, Rinehart et Winston).
- Okubo, Akira (1980) *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Biomathematics ; v. 10. Berlin ; New York : Springer (cf. pp. 16, 19, 54, 75, 80, 92, 116, 117).
- O'Neill, R. V., R. H. Gardner et M. G. Turner (1992). "A hierarchical neutral model for landscape analysis". en. *Landscape Ecology* 7.1, p. 55–61 : [url : http://link.springer.com/article/10.1007/BF0257339](http://link.springer.com/article/10.1007/BF0257339) (cf. p. 9).
- Papaix, Julien, Suzanne Touzeau, Herve Monod et Christian Lannou (2014). "Can epidemic control be achieved by altering landscape connectivity in agricultural *Ecological Modelling* 284, p. 35–47 : [url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304388014001956](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304388014001956) (cf. pp. 8, 11, 13, 74, 93, 116, 146, 150).
- Pearson, Scott M. et Robert H. Gardner (1997). "Neutral Models : Useful Tools for Understanding Landscape Patterns". en *Wildlife and Landscape Ecology*. Sous la dir. de John A. Bissonette. Springer New York, p. 215–230 : [url : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-1918-7](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-1918-7) (cf. p. 9).
- Plantegenest, M., J. S. Pierre, C. A. Dedryver et P. Kindlmann (2001). "Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field". en. *Ecological Entomology* 26.4, p. 404–410 : [url : http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x) (cf. pp. 19).
- Puech, Camille, Sylvain Poggi, Jacques Baudry et Stéphanie Aviron (2015). "Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale". en. *Landscape Ecology* 30.1, p. 125–140. : [url : http://link.springer.com/10.1007/s10980-014-0019-1](http://link.springer.com/10.1007/s10980-014-0019-1) (cf. pp. 12, 56).
- Retho, Benjamin, Cedric Gaucherel et Pablo Inchausti (2008). "Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera : Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes". en. *Landscape and Urban Planning* 84.3–4, p. 191–199 : [url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204607001818](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204607001818) (cf. pp. 13, 75, 93, 116, 146).
- Riitters, K. H., R. V. O'Neill, C. T. Hunsaker, J. D. Wickham, D. H. Yankee, S. P. Timmins, K. B. Jones et B. L. Jackson (1995). "A factor analysis of landscape pattern and structure metrics". en. In *Landscape Ecology* 10.1, p. 23–39 : [url : http://link.springer.com/article/10.1007/BF00158555](http://link.springer.com/article/10.1007/BF00158555) (cf. pp. 13, 55, 147).
- Ripley, Brian D. (2007) *Pattern Recognition and Neural Networks*. en. Google-Books-ID : ml2UR8QmLqoC. Cambridge University Press (3).
- Roques, Lionel et François Hamel (2007). "Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence". en. *Mathematical Biosciences* 210.1, p. 34–50 : [url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025551807000018](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025551807000018) (cf. pp. 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50).

- [//www.sciencedirect.com/science/article/pii/S002555640760186X](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S002555640760186X), 42, 55, 115).
- Rusch, Adrien, Rebecca Chaplin-Kautler (2016). "Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis". en. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, p. 198-204. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091630051> (cf. p. 11).
- SgROI, Filippo, Matteo Candela, Anna Maria Di Trapani, Mario Foderà, Riccardo Squatrito, cardo Testa et Salvatore Tudisca (2015). "Economic and Financial Comparison between Organic and Conventional Farming in Sicilian Lemon Orchards". en. *Sustainability* 7.1, p. 947-961. url : <http://www.mdpi.com/2071-1050/7/1> (cf. p. 12).
- Shackelford, Gorm, Peter R. Steward, Tim G. Benton, William E. Kunin, Simon G. Potts, Jacob C. Biesmeijer et Steven M. Sait (2013). "Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops". en. *Biological Reviews* 88.4, p. 1002-1021. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12040/abstract> (cf. p. 13).
- Shigesada, N., K. Kawasaki et E. Teramoto (1979). "Spatial segregation of interacting species". en. *Journal of Theoretical Biology* 79.1, p. 83-233 (cf. pp. 6, 16, 69).
- Shigesada, Nanako et Kohkichi Kawasaki (2002). *Biological Invasions : Theory and Practice*. en. Oxford University Press (cf. pp. 6, 43, 54, 75, 116, 132).
- Skellam, J. G. (1951). "Random dispersal in theoretical populations". en. *Biometrika* 38.1-2, p. 196-218 (cf. pp. 5, 9, 10, 33, 75, 116).
- Starfield, Anthony M., Karl A. Smith et Andrew L. Blelo (2000). *How to Model It : Problem Solving for the Computer Age*. en. Google-Books-ID : 0QBMAAAAYAAJ. Burgess International Group (cf. pp. 2, 144).
- Su, Zhimin, Xiaoma Li, Weiqi Zhou et Zhiyun Ouyang (2015). "Effect of Landscape Pattern on Insect Species Density within Urban Green Spaces in Beijing". en. *PLOS ONE* 10.3, e0119276. url : <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0119276> (cf. pp. 13, 146).
- Taylor, Andrew D. (1990). "Metapopulations, Dispersal, and Predator-Prey Dynamics : An Overview". en. *Ecology* 71.2, p. 429-433. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/1940297/abstract> (cf. p. 6).
- Tilman, David, Kenneth G. Cassman, Pamela A. Matson, Rosamond Naylor et Stephen Polasky (2002). "Agricultural sustainability and intensive production practices". en. *Nature* 418.6898, p. 671-677. url : <http://www.nature.com/nature/journal/v418/n6898/full/nature01014.htm> (cf. pp. 12, 32).
- Tittonell, Pablo et Ken E. Giller (2013). "When yield gaps are poverty traps : The paradox of ecological intensification in African smallholder agriculture". en. *Field Crops Research: Crop Yield Gap Analysis - Rationale, Methods and Applications* 143, p. 76-90. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429013003443> (cf. p. 43).
- Trebilco, Rowan, Julia K. Baum, Anne K. Salomon et Nicholas K. Dulvy (2013). "Ecosystem ecology : size-based constraints on the pyramids". en. *Trends in Ecology & Evolution*



- tion 28.7, p. 423-431 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016953471300088> (cf. p. 11) .
- Tscharntke, Teja et Roland Brandl (2004). "Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes". In : *Annual Review of Entomology* 49.1, p. 405-430 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.1231> (cf. pp. 12, 93, 116, 146) .
- Tscharntke, Teja, Alexandra M. Klein, Andreas Kruess, Ingolf Ste an-Dewenter et Carsten Thies (2005). "Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management". en *Ecology Letters* 8.8, p. 857-874 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x> (cf. p. 11) .
- Turchin, Peter (1990). *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. en. Sinauer (cf. pp. 15, 17, 43, 72, 92, 116) .
- Turing, Alan Mathison (1952). "The chemical basis of morphogenesis". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 237.641, p. 37-72 : <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/237/641/37> (cf. pp. 5, 42) .
- Turner, M. G. (1989). "Landscape Ecology : The Effect of Pattern on Process". In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 20.1, p. 171-197 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.00113> (cf. p. 7) .
- Turner, Monica G., Robert H. Gardner et Robert V. O'Neil (2007). *Landscape Ecology in Theory and Practice : Pattern and Process*. en. Google-Books-ID : W1RDBAAAQBAJ. Springer Science & Business Media (cf. pp. 7, 147) .
- Turner, Gardner et O'Neil (2007). *Landscape Ecology in Theory and Practice*. url : <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/book/978-0-387-96325-2> (cf. pp. 59, 14) .
- Veres, Andrea, Sandrine Petit, Cyrille Conord et Claire Lavigne (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review". In : *Agri-culture, Ecosystems & Environment*. Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes 166, p. 110-117 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091100182> (cf. pp. 12, 39, 115) .
- Verhulst, Pierre-François (1838). "Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement". In : *Correspondance mathématique et physique* 10, p. 113-124 (cf. pp. 3, 66) .
- Volterra, Vito (1926). "Variazioni E Fluttuazioni Del Numero D'individui In Specie Animali Conviventi". *ResearchGate* 2.5, p. 31-113 : [https://www.researchgate.net/publication/230694107\\_Variazioni\\_E\\_Fluttuazioni\\_Del\\_Numero\\_D'individui\\_In\\_Specie\\_Animali\\_Conviven](https://www.researchgate.net/publication/230694107_Variazioni_E_Fluttuazioni_Del_Numero_D'individui_In_Specie_Animali_Conviven) (cf. p. 3) .
- Weis, Tony (2010). "The Accelerating Biophysical Contradictions of Industrial Capitalist Agriculture". en. *Journal of Agrarian Change* 10.3, p. 315-341 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1471-0366.2010.00273.x> (cf. p. 12) .
- Wezel, Alexander, Marion Casagrande, Florian Celette, Jean-François Vian, Aurélie Ferrer et Joséphine Peigné (2014). "Agroecological practices for sustainable agriculture. A review". en *Agronomy for Sustainable Development* 34.1, p. 1-20 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s13593-013-018> (cf. pp. 12, 53, 74) .

- Wiens, John A. (1999). "The Science and Practice of Landscape Ecology". In : *Landscape Ecology : Logical Analysis*. Sous la dir. de Jeffrey M. Klopatek et Robert H. Gardner. DOI : 10.1007/978-1-4612-0529-6\_16. Springer New York, p. 371-383. [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6\\_16](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6_16) (cf. p. 7).
- Willer, Helga et Diana Schaack (2015). "Organic Farming and Market Development in Europe". In *The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2015*. Sous la dir. d'Helga Willer et Julia Lernoud. Frick et Bonn : Research Institute of Organic Agriculture (FiBL) et International Federation of Organic Agriculture Movements (IFOAM), p. 174-200. [url :http://orgprints.org/28700](http://orgprints.org/28700) (cf. p. 12).
- With, K. A. (1997). "The application of neutral landscape models in conservation biology". *Conservation biology* 11.5, p. 1069-1081. <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=205283> (cf. p. 9).
- With, Kimberly A. (2015). "Are landscapes more than the sum of their parts?". In : *Ecology* 31.5, p. 969-981. [url :http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0328-8](http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0328-8) (cf. p. 8).
- With, Kimberly A. et Anthony W. King (1997). "The Use and Misuse of Neutral Landscape Models in Ecology". *Oikos* 79.2, p. 219. [url :http://www.jstor.org/discover/10.2307/3546007?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=211015033301](http://www.jstor.org/discover/10.2307/3546007?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=211015033301) (cf. p. 9).
- Wu, Jianguo et Richard J. Hobbs (2007) *Key Topics in Landscape Ecology*. en. Cambridge University Press (cf. p. 9).
- Zeigler, Bernard P. (1977). "Persistence and patchiness of predator-prey systems induced by event population exchange mechanisms". *Journal of Theoretical Biology* 67.4, p. 687-713. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022519377902557](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022519377902557) (cf. p. 10).





# Première partie

## Populations et paysages, apports de couplages de modèles à la protection des cultures

*Populations in landscapes, insights from coupled models to crop  
protection*

---

<b>2</b>	<b>Préface</b>	<b>32</b>
2.1	Éléments de contexte agroécologique . . . . .	32
2.2	Originalité de l'article . . . . .	33
2.3	Principaux apports et perspectives . . . . .	35
<b>3</b>	<b>Article paru dans <i>Ecological Complexity</i>, 2016</b>	<b>37</b>
3.1	Introduction . . . . .	38
3.2	Materials and methods . . . . .	40
3.3	Results . . . . .	50
3.4	Discussion . . . . .	53
3.5	Acknowledgments . . . . .	57
	Références . . . . .	64

---

# 2

## Préface

### 2.1 Éléments de contexte agroécologique

La mosaïque agricole tire son nom de la structure polygonale des parcelles agricoles, les sous-unités qui la composent. Ces parcelles accueillent des cultures qui ont leurs dynamiques propres. On parle ainsi de phénologie pour désigner les dynamiques temporelles propres à chacune des cultures, par exemple l'évolution du couvert végétal qu'elle offre entre plantation et récolte. La rotation de cultures<sup>1</sup> constitue le changement d'espèce ou de variété après récolte. Rotation et phénologie sont les supports de l'hétérogénéité temporelle d'une parcelle. En parallèle, l'assolement<sup>2</sup> constitue l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque, à savoir la diversité de cultures présentes sur un groupe de parcelles à un moment donné. Assolement et rotation impactent les dynamiques écologiques des agroécosystèmes et sont des pratiques agricoles associées à une amélioration des rendements depuis des millénaires (Mazoyer et Roudart 2006). Ils ne permettent pas seulement une meilleure gestion de la constitution chimique des sols mais également un meilleur contrôle des pathogènes et insectes phytophages (Tilman *et al.* 2002; Rusch, Bommarco *et al.* 2013).

L'hétérogénéité spatio-temporelle du paysage agricole participe de sa complexité et de sa capacité à héberger une biodiversité conséquente. La multiplication des interfaces entre occupations du sol constitue une source de multiplication des interactions interspécifiques et donc des niches écologiques (Fagan, Cantrell *et al.* 1999; Thies et Tschardt 1999). D'un premier abord contre-intuitif, la biodiversité est un

---

1. Certains préfèrent le terme *succession culturale* pour désigner le changement de culture sur une parcelle, réservant le terme *rotation de culture* pour désigner une pratique plus globale dans laquelle les successions culturales suivent un cycle régulier en accord avec des critères agronomiques économiques.

2. L'assolement est un terme ambigu qui est communément utilisé pour désigner la pratique agricole consistant à partitionner les terres d'une *sole*, c'est-à-dire attribuée à une culture spécifique, pour permettre la rotation de culture. Cependant, l'utilisation moderne du terme le limite à la partition spatiale des cultures, indépendamment de la pratique de rotation.

facteur de contrôle biologique et de protection des cultures (Bianchi, Booij *et al.* 2006). En effet, une biodiversité importante, peu perturbée, maintient une diversité de compétitions et de relations trophiques dans le paysage agricole, qui sont d'autant plus de sources de contrôle des ravageurs de cultures. Les ravageurs bénéficient de l'abondance dans laquelle ils rencontrent leurs ressources dans les agroécosystèmes. Ces ressources sont des cultures pour lesquelles ils sont spécialisés. Ils bénéficient surtout de la configuration dans laquelle ils rencontrent ces ressources, très agrégées (en parcelles) et éloignées de leurs prédateurs qui se maintiennent généralement dans les zones non-cultivées (en bordure de champ essentiellement). Ces conditions limitent les efforts de dispersion nécessaires à l'acquisition de ressources ainsi que les risques encourus par ces populations de ravageurs. Ce sont donc des conditions propices aux explosions démographiques qui peuvent rapidement ruiner des récoltes. Une solution consiste dans le maintien significatif d'une biodiversité fonctionnelle, permettant une régulation conséquente des ravageurs *via* leurs ennemis naturels.

Dans l'article qui suit, nous développons un modèle de dynamique de population d'auxiliaires de cultures (modèle I). Ces organismes, carnivores, omnivores ou phytophages, se nourrissent de nuisibles, ravageurs ou adventices<sup>3</sup>, permettant ainsi leurs contrôles. Leurs présences en effectifs suffisants peuvent permettre d'éviter les explosions démographiques que l'on rencontre surtout dans des environnements très homogénéisés. Ils constituent un service écosystémique de régulation, rendu par la biodiversité. L'exemple le plus populaire est bien sûr le contrôle des pucerons par les coccinelles. Le modèle I simule une population de carabes omnivores, *Poecilus cupreus*, présenté en Figure 2.1, un coléoptère extrêmement commun dans les cultures d'Europe (Thiele 1977), consommant pucerons et graines d'adventices (Petit *et al.* 2014).

## 2.2 Originalité de l'article

Dans la lignée des travaux de Skellam (1951) nous avons cherché des organisations de l'espace propices à la population d'auxiliaires. La question traitée est celle de la disposition des cultures sur une mosaïque agricole existante. Quel assolement est le plus efficace pour favoriser l'abondance de *P. cupreus* dans le paysage? Cette question est posée avec des contraintes de compositions constantes, ce afin de préserver le caractère productif de ces environnements, ainsi que les déterminants économiques

---

3. Les adventices sont les plantes qui poussent parmi les cultures sans y avoir été introduites délibérément.



Figure 2.1 – *Poecilus cupreus*, le pœcile cuivré. Photographie par David Gould, Leicester (UK), 2007.

de sa constitution qui sortent du cadre de l'étude.

Le modèle de dynamique de population est un modèle de réaction-diffusion (abrégé RD ci-après). Le terme de réaction est spatialisé pour simuler les préférences du carabe pour certaines occupations du sol (l'écriture mathématique des modèles RD sera explicitée en §4.1). Ces préférences se matérialisent par des taux de croissance variables dans le paysage. Le modèle a été paramétré grâce à des données de comptages d'insectes réalisés en champ. Ces données sont géolocalisées sur une zone agricole de 130 km<sup>2</sup>, et temporalisées sur une saison d'activité du carabe (de mai à juillet). Une méthode Bayésienne de paramétrisation a été utilisée pour tenir compte au mieux de l'incertitude propre à ce type de mesures ponctuelles à travers la modélisation statistique du processus d'observation.

Les taux de croissance variables à travers le paysage font émerger une topologie<sup>4</sup> de favorabilité, spécifique à chaque réarrangement de la mosaïque. Ainsi pour une composition donnée (*e.g.* 75% de céréales, 15% de prairies et le reste en forêts) on cherche des dispositions favorisant l'abondance du carabe (*e.g.* distribuer les prairies sur un maximum de parcelles et donc plutôt sur les petites).

Partant d'une structure réelle, une tessellation issue d'informations géographiques (*cf.* Figure 3.1), des occupations du sol ont été allouées sur ses polygones (*i.e.* ses parcelles). Des compositions variables (dans une gamme réaliste) ont alors été assignées séquentiellement à cette tessellation. De nombreux arrangements de la tessellation ont été générés stochastiquement pour chaque composition au moyen d'un

---

4. On peut parler de la topologie d'un espace pour définir ses propriétés au regard d'un phénomène, ici une dynamique de population.

algorithme génétique<sup>5</sup> qui permet de proposer un très grand nombre de paysages différents. Par la suite tous les réarrangements ont été évalués par le calcul d'un critère statistique issue de la simulation d'une saison d'activité de la population de carabe *via* le modèle RD paramétré. La Figure 3.3 illustre les processus mis en œuvre dans cette trame.

## 2.3 Principaux apports et perspectives

L'objectif de cette étude est de tester notre capacité à proposer des arrangements de cultures qui favorisent l'abondance de l'auxiliaire régulateur, avec des contraintes de composition et de structure (tessellation inchangée). Un modèle en champ moyen (*mean field model*) a été dérivé du modèle RD pour définir un témoin. Ce type de modèle est insensible aux arrangements spatiaux car il est uniquement dérivé dans le temps. Son comportement résulte, comme son nom l'indique, de caractéristiques moyennées sur l'espace considéré. Nous l'avons donc utilisé pour comparer les compositions les unes aux autres en terme d'abondance de l'auxiliaire. Sans surprise, les paysages comprenant les plus grandes proportions des occupations du sol les plus favorables au carabe sont les paysages dans lesquels le carabe est le plus abondant. Pour une même composition, les arrangements spatiaux générés par l'algorithme génétique ont été évalués par le modèle RD. Cette diversité de paysages présente une source très significative de variation des abondances de carabe. L'effet de l'arrangement spatial apparaît finalement aussi important que l'effet de la composition (*cf.* Figure 3.5), quoique beaucoup moins évident à interpréter (*cf.* Figure 3.6). Ainsi, même avec un modèle de processus dont l'adhérence au paysage ne repose que sur un seul paramètre de réaction (la diffusion étant homogène à travers tout l'espace), on observe un effet très significatif des modifications structurelles sur l'abondance de l'auxiliaire à l'échelle du paysage.

La trame développée ici est donc en mesure de proposer des réarrangements du paysage qui favorisent l'abondance du carabe et donc, le potentiel service écosystémique de régulation. Concernant ce service écosystémique, notre étude montre que le paysage original, réel, semble très largement suboptimal (*cf.* Figure 3.5). Bien sûr, bien des considérations entrent en jeu dans la constitution d'un territoire agricole, comme la partition des terres entre acteurs locaux, ou encore le choix des cultures et leurs valorisations par les marchés, *etc.* Même en ce qui concerne uniquement l'optimisation du service écosystémique de régulation, d'autres organismes

---

5. Un algorithme génétique fonctionne selon les fondements biologiques de l'évolution : croisement, mutation. Il permet à une population de solutions de converger vers une optim

que *Poecilus cupreus* sont impliqués, avec des traits de vie et comportements qui leurs sont propres, et pour lesquels les paysages optimaux sont potentiellement différents. Cependant, notre approche s'appuie sur l'algorithme génétique pour proposer une diversité de solutions adaptées, *i.e.* une population d'arrangements satisfaisants. Des degrés de liberté sont ainsi avancés avec les solutions, afin de permettre leur éventuelle adéquation avec d'autres critères d'organisation du paysage, lors d'une éventuelle sélection ultérieure. Pour aller plus loin, cette approche par couplage paysage-population pourrait bénéficier d'une description mécaniste de la régulation, par exemple en décrivant explicitement le système trophique (carabes-adventices) via des équations couplées (voir *e.g.* [Vinatier et al. 2012](#); [Kaplan et Lewis 2015](#) pour des systèmes tri-trophiques : culture, ravageur, régulateur). Dans la suite de cette thèse (parties II et III), nous poursuivons cette idée en avançant un lien mécaniste entre la population et ses ressources.

Article paru dans *Ecological Complexity*,  
2016

Rearranging agricultural landscapes towards habitat quality  
optimisation : *in silico* application to pest regulation

*Réorganisation du paysage agricole vers l'optimisation de la qualité d'habitat : une  
application in silico au contrôle des ravageurs de cultures*

N. Parisey<sup>y,a</sup>, Y. Bourhis<sup>y,a</sup>, L. Roques<sup>b</sup>, S. Soubeyrand<sup>b</sup>, B. Ricci<sup>c</sup>, S. Poggi<sup>a</sup>.

<sup>a</sup>INRA, UMR 1349 IGEPP, Le Rheu, France

<sup>b</sup>INRA, UR 546 BioSP, Avignon, France

<sup>c</sup>INRA, UMR 1347 Agroecologie, Dijon, France

## Abstract

Modern agriculture suffers from its dependence on chemical inputs and subsequent impacts on health and environment. Alternatively, protecting crops against pests can be achieved through the reinforcement of regulation ecological services. Our work propounds a data-driven methodological framework to derive relevant agricultural landscape rearrangements enhancing populations of beneficial organisms regulating pests.

Building on spatialised entomological and geographic data, we developed a parsimonious reaction-diffusion model describing the population dynamics of beneficial organisms. Parameter estimation was carried out in a Bayesian framework accounting for uncertainty in the measurement.

---

y. The first two authors contributed equally to this work.



Thousands of agricultural landscapes were generated under agronomic specifications dealt with as constraint satisfaction problems. Population dynamics was simulated on each landscape with the fitted reaction-diffusion model mentioned above, and two metrics of abundances allowed the assessment of the regulation performance of the landscape spatial arrangements. One metric is a mean field performance criterion assessing the regulation performance from the landscape composition only, the other is a spatial performance metric assessing the performance resulting from the whole landscape spatial configuration. The former is computed with a non-spatialised form of the population dynamics model, the latter results from the reaction-diffusion model of the population dynamics. Comparing these metrics enabled to quantify the impact of spatial arrangements, hence allowing arrangements proposals.

This framework was applied to the case study of a ground beetle species involved in the biological regulation of weeds. The arrangement proposals abide by the productive agronomic constraint that is the landscape composition, while they allow for significant habitat quality enhancement (or deterioration) for the beneficial organism (or a pest). Minor adaptations of our integrated data-driven approach would suit numerous situations ranging from the provision of enhanced ecosystem services to land management for conservation.

Key words :

Population dynamics, Landscape management, Reaction-diffusion model, Ecological intensification, Crop protection, Conservation biological control

MSC : 35Q92, 92D25

## 3.1 Introduction

A main concern in modern agriculture lies in reducing its dependence on chemical inputs and limiting its impact on health and environment. Alternative strategies for a sustainable agriculture converge towards the reinforcement of ecological processes suitable to protect crops against pests. Landscape has been described as a relevant scale to manage most pests and airborne plant diseases as numerous studies have highlighted the link between landscape complexity and biological control ([Thies et Tschardtke 1999](#) ; [Bianchi et Van der Werf 2003](#) ; [Tschardtke, Bommarco \*et al.\* 2007](#) ; [Chaplin-Kramer \*et al.\* 2011](#)). Developing ecologically based agricultural production systems requires to identify and understand key pest suppression drivers. In parti-

cular, it is crucial to understand how the spatial configuration of landscape features impacts the dynamics of natural enemies and thus potential biological regulation services (Bianchi et Van der Werf 2003). In this regard, rearrangement of the landscape in terms of habitat structure might efficiently contribute to pest regulation.

Habitat management, that aims at conserving or enhancing beneficial organisms, can potentially improve pest management (Landis et al. 2000). Also, Jonsson, Wratten et al. 2010 reviewed how habitat manipulation has improved biological control of invasive pests over the years 1998-2009, and discussed under what circumstances different types of habitat management are likely to be effective, and how the likelihood of success can be improved. Yet, most of the cited experiments had been conducted at a local scale (*e.g.* field scale). Studies at the landscape scale are rarer (SESAME 2015), notably due to the difficulty to experiment at such spatial scale, thus emphasising the relevance of developing frameworks that enable *in silico* experiments.

Indeed, although landscape-scale effects on pest natural enemies in agroecosystems are numerous, as evidenced by many studies (Gámez-Virués et al. 2012; Veres et al. 2013), the underlying mechanisms are only partially known. In particular, we still have a limited understanding of the optimality in spatial and temporal arrangements of habitat structures, and even less of the management measures required to improve biological control (Gámez-Virués et al. 2012). Despite some recent papers heading towards that direction (Jonsson, Bommarco et al. 2014), landscape planning applied to agricultural landscape has not become a standard tool against pests and diseases. As a whole, landscape planning addresses the integrated analysis of land-use change in relation to socio-economic and biophysical driving factors (Verburg et al. 2002; Polasky et al. 2008).

In our study, we propose a data-driven methodological framework to derive apposite agricultural landscape rearrangements that might enhance pest regulation. As such, our framework is intended to be part of a landscape planning process coerced with other requirements and concerns, *e.g.*, for multiple pest dynamics or socio-economic factors. Our incentive is that, in order to cope with possible trade-offs between ecosystem services, we should (i) capture spatial dependencies of ecological processes underlying a given service and (ii) be able to provide many acceptable solutions, *i.e.* landscape rearrangements, enhancing the service under consideration. We addressed the first point by fitting a parsimonious, mechanistic and spatially explicit population dynamics model to observation data. Such a flexible tool allows to explore the effects of landscape management scenarios on the insect population and its seasonal field colonisation process. Secondly, combining a search heuristic and a

constraint satisfaction problem, we generated candidate landscape rearrangements that abide by landscape composition constraints. Combining these two elements, we investigate the effects of the spatial configurations, looking for the best land-cover arrangements for each given composition (*i.e.* setting aside the non-spatial effects of the land-cover proportions).

We demonstrated the relevance of our data-driven approach by applying it to the case study of carabid beetles, an arthropod family involved in weed regulation through seed predation (Bohan *et al.* 2011) and that was shown to depend both on local (field) and landscape characteristics (Trichard *et al.* 2013; Labruyere *et al.* 2016).

## 3.2 Materials and methods

### 3.2.1 Study area and experimental data

#### 3.2.1.1 Study area and landscape characterisation

The study area (Figure 3.1) consists in an agricultural landscape of approximately 130 km<sup>2</sup> located in north-western France (origin at 48° 29' N 1° 34' W.). This area, called *Zone Atelier Armorique* (ZAA), belongs to the International Long Term Ecological Research Network (ILTER) and, as such, its land-use has been assessed every summer over the last 25 years using aerial photographs, field observations and manual cartography. It is characterised by a SW-NE gradient of landscape structure—from hedged farmland, woodlands and permanent grasslands, to open fields (see Baudry *et al.* 2000 for more details). In 2010 (the season under study here), the ZAA comprised 36% grasslands, 38% cultivated areas (essentially wheat and corn in summer), 14% woodland, and the rest corresponded to roads and built areas. As it will be made explicit later, we focused our investigation on two sub-domains of the ZAA, hereafter referred to as  $\alpha_1$  and  $\alpha_2$  (Figure 3.1), spanning respective areas of 3 km<sup>2</sup> and 2.3 km<sup>2</sup>, and mapped at a 10-meter resolution. In 2010 the landscapes  $\alpha_1$  and  $\alpha_2$  were characterised by 37% (resp. 54%) of grasslands, 47% (resp. 31%) of cultivated areas and 7% (resp. 5%) of woodland.

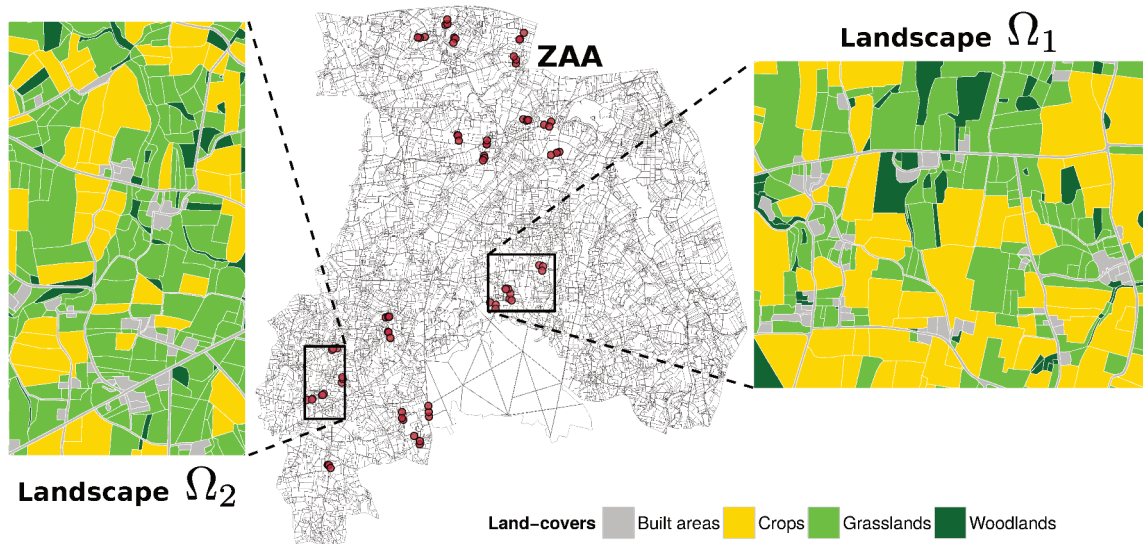


Figure 3.1 – Map of the study area showing the locations of the sampled fields (red circles) and the sub-domains under investigation ( $\Omega_1$  and  $\Omega_2$ ) and the land-covers of interest (colour legend).

### 3.2.1.2 Sampling design of entomological data

The activity-density of carabid beetles was assessed using pitfall traps installed in 25 agricultural fields spread across the whole study area. In each sampled field, 3 pitfall-traps were set at random places within crop limits. Experiments were then carried out during five weeks between the 6<sup>th</sup> of May and the 8<sup>th</sup> of July 2010 resulting in the monitoring of 75 traps. At the end of each week, trapped carabids were removed, identified and counted. Around 1700 individuals from more than 70 carabid species were thus identified in 2010. Stating the trade-off between the weed seed predation ability (Bohan *et al.* 2011) and the relative species abundance in the region under study (Al Hassan *et al.* 2013), we focused on the species *Poecilus cupreus* (L.). Although this species is omnivorous with a relatively low individual rate of seed consumption, it is still a potentially high contributor to weed seed regulation given its high level of abundance in agricultural fields (Petit *et al.* 2014). Each of the selected sub-domains  $\Omega_1$  and  $\Omega_2$  comprised 12 pitfall-traps located in 4 fields. These landscapes were chosen *a posteriori* for their pitfall-traps affluence. Indeed, while their cumulated surface represented only 4% of the study area, they provided a third of the collected data. Figure 3.2 presents the evolution of the number of trapped insects (*i.e.* activity-density) during the activity season.

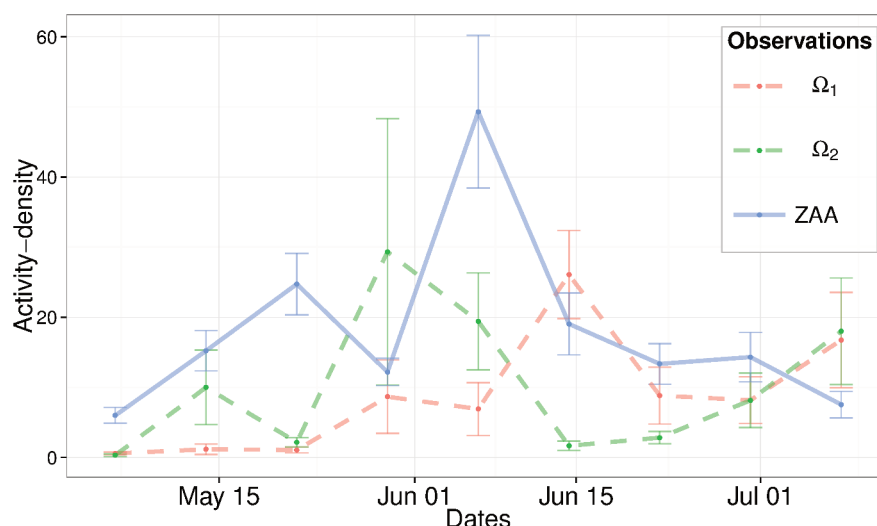


Figure 3.2 – Activity-density of carabids trapped over the full study area and sub-domains  $\Omega_1$  and  $\Omega_2$ .

### 3.2.2 Parsimonious spatially explicit models of population dynamics

Reaction-diffusion models have been widely used in ecology and evolution for a long time (Fisher 1937; Turing 1952) and they provide an appropriate framework for studying many agroecosystem processes from pest outbreaks (Ciss *et al.* 2013; Soubeyrand et Roques 2014; Bourhis *et al.* 2015) to conservation (Cantrell et Cosner 2004; Berestycki *et al.* 2005; Pereira et Daily 2006; Roques et Hamel 2007). To capture the dynamics of carabids, we derived a simple model in line with *P. cupreus* life cycle in the studied region. This species is univoltine, *i.e.* it has one generation per year and therefore exhibits a single peak during its activity season (see Figure 3.2 for the seasonal population measurements). It is also known to react differently to crop and non-crop habitat types (Marrec *et al.* 2015), in this case semi-natural habitats, grasslands and cereal fields. We accounted for this sensitivity with a land-cover dependent growth rate. We also considered the first trapped carabid adults to be a good proxy for a previous small and stable population emerging from overwinter a few days before the first trapping.

In the absence of further information regarding the movement of the individuals, assuming that they perform independent Brownian motions seems to be the most natural and classical option. Thus, the model for a population density  $P(x; y; t)$  in a spatial domain  $\Omega_i$  ( $i \in \{1, 2\}$ ) representing a sub-domain of the study area (ZAA) writes for any  $(x; y) \in \Omega_i$  and  $t > 0$ :

$$\frac{\partial P(x; y; t)}{\partial t} = D \nabla^2 P(x; y; t) + P(x; y; t) (r(x; y) - \mu) e^{-\lambda t} - P(x; y; t) \quad (3.1)$$

with a growth rate at  $t = 0$

$$r(x; y) = \begin{cases} r_C & \text{if } (x; y) \text{ in a crop field} \\ r_S & \text{if } (x; y) \text{ in a semi-natural habitat} \\ r_G & \text{if } (x; y) \text{ in a grassland} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

Here, the operator  $\nabla^2 = \partial_{xx} + \partial_{yy}$  describes the uncorrelated random walk movements of the individuals. This means that the individuals travel at random, with no drift in any particular direction; the diffusion coefficient  $D$  measures the mobility of the individuals (for general results on reaction-diffusion models, see [Grindrod 1996](#); [Shigesada et Kawasaki 1997](#); [Turchin 1998](#); [Murray 2002](#); [Roques 2013](#)). The choice for a spatially homogeneous diffusion relies on parsimony in the absence of robust information regarding carabid movements inside the different land-covers under study (spatially heterogeneous diffusion could be modelled within the same reaction-diffusion framework by a Fokker-Planck diffusion operator  $\nabla \cdot (D(x; y) \nabla P)$ , see e.g. [Turchin 1998](#); [Roques, Walker et al. 2015](#); [Bengfort et al. 2016](#)). The parameter  $\lambda > 0$  measures the exponential speed at which the birth rate decays during the activity season, and the parameter  $\mu$  is the death rate; in other words,  $\mu = 1/\text{life expectancy}$ .

We assumed reflecting (*i.e.*, Neumann) boundary conditions, which mean that either the individuals crossing the boundaries are reflected inside the domain or the inward and outward fluxes are equal at the domain boundaries. The mathematical formulation of these boundary conditions is:  $\frac{\partial P(x; y; t)}{\partial n} \Big|_{\partial \Omega} = 0$ , where  $n$  is a unit vector normal to the frontier  $\partial \Omega$ .

The initial time  $t = 0$  corresponds to the day of the first observation. The initial conditions are based on the number of individuals trapped during the week preceding the first observation, that we denote by  $Q(x_i; 0)$  at each census point  $x_i$ . Assuming a constant population density  $P(x; y; t)$  during the first week  $t \in [0; 7]$ , we can derive a relationship between  $P(x_i; 0)$  and  $Q(x_i; 0)$ :

$$Q(x_i; 0) = P(x_i; 0); \quad (3.2)$$



where  $t_0$  is the time between the beginning of the experiment and the first observation and  $\alpha$  is the surface ratio of a trap over a space discretisation (the traps are supposed to be non-attractive).

Using an Inverse Distance Weighting (Press *et al.* 2007), the initial population density can then be interpolated over the whole spatial domain :

$$P(\mathbf{x}; 0) = \frac{\sum_{i=0}^{N-1} Q(\mathbf{x}_i; 0) (d(\mathbf{x}_i, \mathbf{x})^{-1})}{\sum_{i=0}^{N-1} (d(\mathbf{x}_i, \mathbf{x})^{-1})}, \text{ for } \mathbf{x} \in \mathbf{x}_i; \quad (3.3)$$

with  $d(\mathbf{x}) = d$  and  $d = \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|$ .  $N$  is the number of population census points,  $\mathbf{x}_i$  the location of each census point,  $\mathbf{x}$  each location of the discretised space and  $\alpha = 5$  days, the traps opening duration. The parameter  $\alpha$  was determined by means of a cross-validation procedure (Press *et al.* 2007; Borra *et Di Ciaccio* 2010). The coefficient  $\alpha$  stands for the surface ratio of traps over the space discretisation of the numerical scheme ( $\alpha = 10^{-4}$ ). Remaining parameters from equation (3.1), namely  $D$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , and  $r(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  were estimated using a mechanistic-statistical framework as described below.

### 3.2.3 Parameter estimation in a heterogeneous landscape

State-space models offer an efficient framework to link process models and observation processes (Clark 2004). They have become a widespread approach to link mechanistic population dynamics with statistical methods for inference (Soubeyrand *et Roques* 2014; Hostetler *et Chandler* 2015; Beeton *et al.* 2015). See also Roques, Walker *et al.* 2015 for a mechanistic-statistical method to estimate space-dependent diffusion parameters. They combine the flexibility of modelling mechanistic ecological processes with the ability to exploit the information within field data while tackling with observation uncertainty.

For the purpose of inferring the parameters  $\theta = (r_c; \xi; \xi; D; \beta; \gamma)$  from equation (3.1), we applied a mechanistic-statistical approach where (i) the prediction for the species activity-density is computed from numerical simulations of the model described in (3.2.2) (using the same numerical scheme as in Bourhis *et al.* 2015), and (ii) the observed abundances of *P. cupreus* within pitfall-traps are random variables which depend on the population density.

We modelled the trapping process with a probabilistic approach. First, we computed the expected number of trapped individuals at each trap location  $\mathbf{x}_i$  and each observation time  $t_j$ , given the population density  $P$  (we use the notation  $\bar{P}$  for the population density  $P$  to emphasise the dependence of  $P$  with respect to the set of parameters  $\theta$ ):

$$\bar{Q}(\mathbf{x}_i; \theta) = \int_{t_j}^Z P(\mathbf{x}_i; t) dt; \quad (3.4)$$

where the integration over time represents the duration of the weekly openings of the traps during  $\Delta t = 5$  days (from Monday to Friday; traps were closed for week-ends). Second, we assumed that the number of individuals trapped during the previous  $\Delta t$ -day period followed a Poisson distribution with the expected number of trapped individuals as mean value:

$$Q(\mathbf{x}_i; \theta) \sim \text{Poisson}(\bar{Q}(\mathbf{x}_i; \theta)); \quad (3.5)$$

As the individuals are removed at each observation time, the random variables  $Q(\mathbf{x}_i; \theta)$  conditional on the population densities  $P(\mathbf{x}_i; \theta)$  for  $t \in [t_j, t_{j+1})$  can be considered as independent observations. We can then compute the likelihood function:

$$L(\theta) = \prod_{j=1}^J \prod_{i=1}^I e^{-\bar{Q}(\mathbf{x}_i; \theta)} \frac{\bar{Q}(\mathbf{x}_i; \theta)^{Q(\mathbf{x}_i; \theta)}}{Q(\mathbf{x}_i; \theta)!}; \quad (3.6)$$

where  $J$  is the number of observation times and  $I$  the number of traps.

Finally, we used a Markov chain Monte Carlo (MCMC) algorithm for inference (Roques, Soubeyrand *et al.* 2011) over sub-domains  $\Omega_1$  and  $\Omega_2$ , choosing non informative uniform priors for all parameters. This algorithm computes the likelihood of the parameters sets depending on the agreement between the model predictions and the field observations. Maximising the likelihood, the MCMC converges towards the more likely parameters set, which is used for the subsequent simulations. The geomatic and population data of both domains were used to ensure an efficient parameters identification.



### 3.2.4 Proxies for pest regulation efficiency in spatial and non-spatial contexts

In view of predicting the outcome of agroecosystem rearrangements, we defined a metric characterising the regulation potential of the beneficial organism : the integral of population  $P$  over time (*i.e.* along the course of the activity season) and space (*i.e.* one spatial sub-domain :  $\Omega_1$ ). This metric is a proxy for the habitability (embedding indistinctly survival and reproductive efficiency) of a given landscape for the beneficial organism and hence, a proxy for the pest regulation efficiency. In order to assess the impact of the spatial configuration of a landscape being given its composition, we also needed the equivalent of a "null model". We thus defined a mean field model (Morozov et Poggiale 2012), comparable to our previous population model, as such : given  $p_k$  the proportion of the cultural type  $k$  ( $k \in \{C; S; G; O\}$  and  $\sum_k p_k = 1$ , with  $C; S; G; O$  respectively standing for *Crop*, *Semi-natural*, *Grassland* and *Other* land-covers) and  $r_k$  the associated growth rate we have

$$\frac{dP(t)}{dt} = P(t) \sum_k p_k r_k e^{-rt} \quad P(t); \quad (3.7)$$

hence

$$P(t) = P(0) \exp\left(\frac{1}{t} \sum_k p_k r_k\right) \quad (3.8)$$

So, for the set of population parameters  $\theta = (r_C; r_S; r_G; r_O; D; \dots)$ , the mean field performance criterion (MFP) simply writes :

$$MFP = \int_t^Z P(t) dt : \quad (3.9)$$

It only depends on land-cover proportions that form the landscape composition, while the spatial performance criterion (SP), depending on the composition and spatial organisation of the landscape, writes :

$$SP = \int_t^Z \int_x^Z \int_y^Z P(x; y) dx dy dt : \quad (3.10)$$

### 3.2.5 Pest regulation performances of the spatial arrangements

Manipulating landscapes can rely on several kinds of operation. Agricultural landscapes can be altered in the spatial configuration of their land-cover units (through crop rotation), or in the shape and size of these units (through fields merging or splitting). One can also simply modify the landscape composition (*i.e.* the land-cover proportions), or combine those operations to result in further alternative topologies. Here we consider the topology of a landscape as an emerging property resulting from the structure (*sensu* polygonal meshing), the composition and the spatial configuration of the different land-covers impacting the process under study (here, the population dynamics).

In this study, we defined a simple crop allocation problem (CAP) where, starting with the landscape  $\mathcal{L}_1$ , we considered its structure as immutable and focused on crop rotations to alter its topology. We first explored the local compositions throughout the study area (ZAA), focusing on 60 landscapes of 1 km<sup>2</sup> from which we computed the compositions in crops and grasslands. This way, we derived 60 realistic sets of land-cover proportions. Through sequential crop rotations, these compositions were applied on the polygonal meshing of  $\mathcal{L}_1$  by reassigning the land-covers of arable lands (*i.e.* crops and grasslands; woodlands, built areas and the hedgerows network were left unchanged).

Having defined a CAP, we treated it as a decision-making problem (Akplogan *et al.* 2013) and we proposed a simple yet robust Constraint Satisfaction Problem (CSP) (Russell et Norvig 2009) approach to solve this. A CSP is a triplet  $(X; D; C)$  where :

$X$  is a finite set of variables,  $X = \{X_1; \dots; X_n\}$

$D$  is a finite set of domains,  $D = \{D_1; \dots; D_n\}$  one for each variable. Each domain  $D_i$  consists of a set of allowable values,  $D_i = \{v_{i1}; \dots; v_{ik}\}$  for variable  $X_i$ .

$C$  is a set of constraints that specify allowable combinations of values.

To translate our CAP into a CSP, we defined a set of variables  $X = \{X_1; \dots; X_n\}$  representing fields (polygons of arable lands) forming the landscape. The correspon-

ding land-cover choice for each variable is a domain  $D_i = \{C, G\}$ ; C means crop allocation while G means grassland allocation. One can note that we worked here on a subset of the  $k$  possible land-covers, using only those commonly available for crop rotations (*i.e.* crops and grasslands) which, here, were associated with the highest estimated growth rates for *P. cupreus* (see 3.3.1). Function  $S(X_i)$  returns the area of the field  $X_i$  normalised on the total area of arable lands (*i.e.* available for crop rotations). The set of constraints  $C$  was defined so that :

$$\begin{aligned}
 (1) \quad & p_C^{\text{target}} - \epsilon \leq \sum_i S(X_i) \leq p_C^{\text{target}} + \epsilon; \\
 & \text{i s.t. } X_i = C \\
 (1) \quad & p_G^{\text{target}} - \epsilon \leq \sum_j S(X_j) \leq p_G^{\text{target}} + \epsilon; \\
 & \text{j s.t. } X_j = G
 \end{aligned} \tag{3.11}$$

where  $\epsilon$  is a tolerance threshold ( $\epsilon = 10^{-2}$ ), and  $(p_C^{\text{target}}, p_G^{\text{target}})$  are the desired proportions of crops (C) and grasslands (G) in the landscape.

A solution to our CSP is a consistent (*i.e.* all constraints are satisfied) and complete assignment (*i.e.* every field has a land-cover). This numerical optimisation problem was solved using a genetic algorithm (GA) with a population size of 500 individuals (*i.e.* 500 landscapes here). GA are very convenient to solve this kind of discrete optimisation problems. Here the landscape is seen as a *chromosome*, *i.e.* an array of possible locations called *genes* (which are the fields) storing an *allele*, here a land-cover. The chromosome *fitness* is evaluated with the CSP, the best are conserved through *generations* and allowed to reproduce with each other by the means of random-point *crossover*. Additionally, random *mutations* occur to improve the exploration of the allocation possibilities (see Mitchell 1998 for an introduction to GA). Optimisations were considered successful (and stopped) when at least a third of the population found a solution to the CSP. Subsequently, for each of the 60 optimisations (1 optimisation per set of land-cover proportions), a few hundreds of different landscapes were expected to fulfil the compositional requirements. Regarding the computation costs, each optimisation was bounded to 1000 generations (as the failure stopping criterion) which bounded the computation time to about 20 minutes. This task easily supports parallel computations which, with *e.g.* 4 cores, brings the computation time (for 60 optimisations) to be amply upper bounded by 5 hours.

In order to assess the impact of the topologies produced on the  $\beta_1$  structure we compared the two metrics defined in §3.2.4 :

the mean field performance criterion (MFP), proxy towards the mean fitness of the carabid population computed on a mean field simulation of the population dynamics model depending only on composition (*i.e.* the land-cover proportions),

the spatial performance criterion (SP) which has the same meaning but is derived from the spatialised simulation and is therefore impacted by the topology.

The MFP criterion was computed on every set of land-cover proportions (*i.e.* 60 computations), while the SP criterion was computed for every generated landscape (*i.e.* 60 – few hundreds computations). Therefore, each value of the MFP criterion is compared to a distribution of values of the SP criterion. Comparing those two metrics offers a quantification of the topology effect on the population density  $P(x; y)$  of beneficial organisms, and hence on the putative pest regulation service. The MFP evaluation of the 60 compositions took less than a second on a 2.2GHz core. The SP evaluation of one landscape last about 35 seconds and at least  $60 \times 500 = 30000$  landscapes were expected to be tested (the stopping criterion being a third of the population answering the CSP), which took about half an hour with 4 cores working in parallel.

Figure 3.3 summarises the whole framework from model fitting to the assessment of spatial performances.

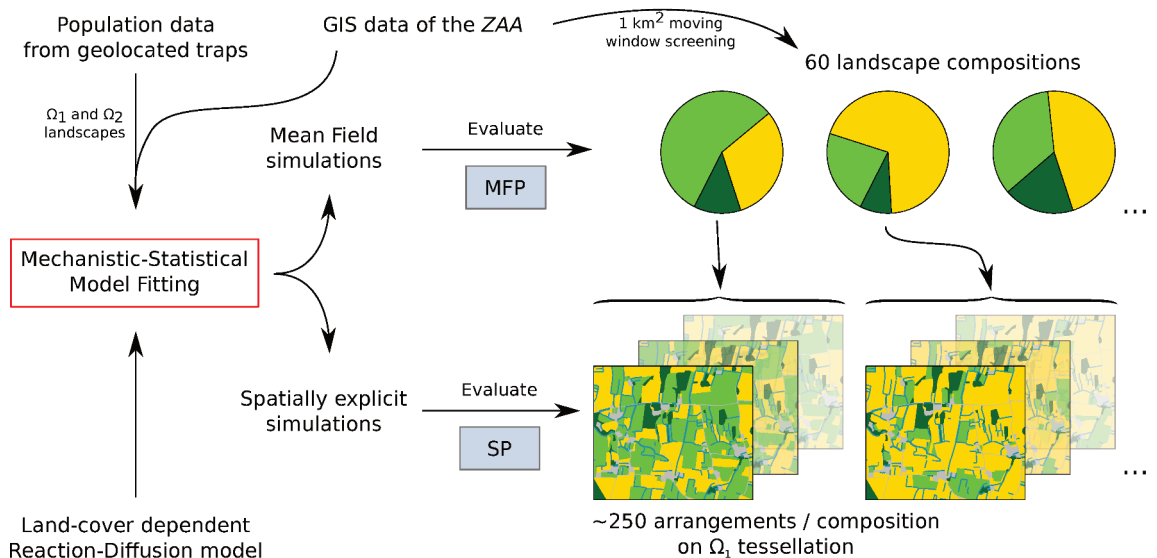


Figure 3.3 – Flow diagram of the propounded framework. MFP – mean field performance criterion; SP – spatial performance criterion; CSP – constraints satisfaction problem; GA – genetic algorithm; GIS – geographic information system; ZAA – the studied area.

### 3.3 Results

#### 3.3.1 Parameter estimation in a heterogeneous landscape

All the posterior distributions of model parameters were greatly different from the priors. Reasonably satisfying chains convergence was attested by the multivariate potential scale reduction factor (PSRF)  $\hat{R} = 1.11$  (Brooks et Gelman 1998). We used the median values (reported in Table 3.1) of the parameter posterior distributions for subsequent simulations in this study. Using these punctual values instead of the whole posterior parameters estimates was consistent regarding their low dispersion tendencies (*cf.* the 95% confidence intervals in Table 3.1). These parameters lead to a viable  $r^2 = 0.53$  when comparing the model predictions with the mean abundances in pitfall-traps at each sampling date on sub-domains  $\Omega_1$  and  $\Omega_2$ . Figure 3.4 shows the simulation of the population density at 5 sampling dates (see online Supplementary Materials for a video of this simulation). The estimated growth rates were consistent with the habitat preferences of *P. cupreus* which is known to be a cultural beetle (Thiele 1977). The diffusion parameter was also in agreement with the rare mobility measurements encountered in the literature (Allema *et al.* 2012) for very similar species.

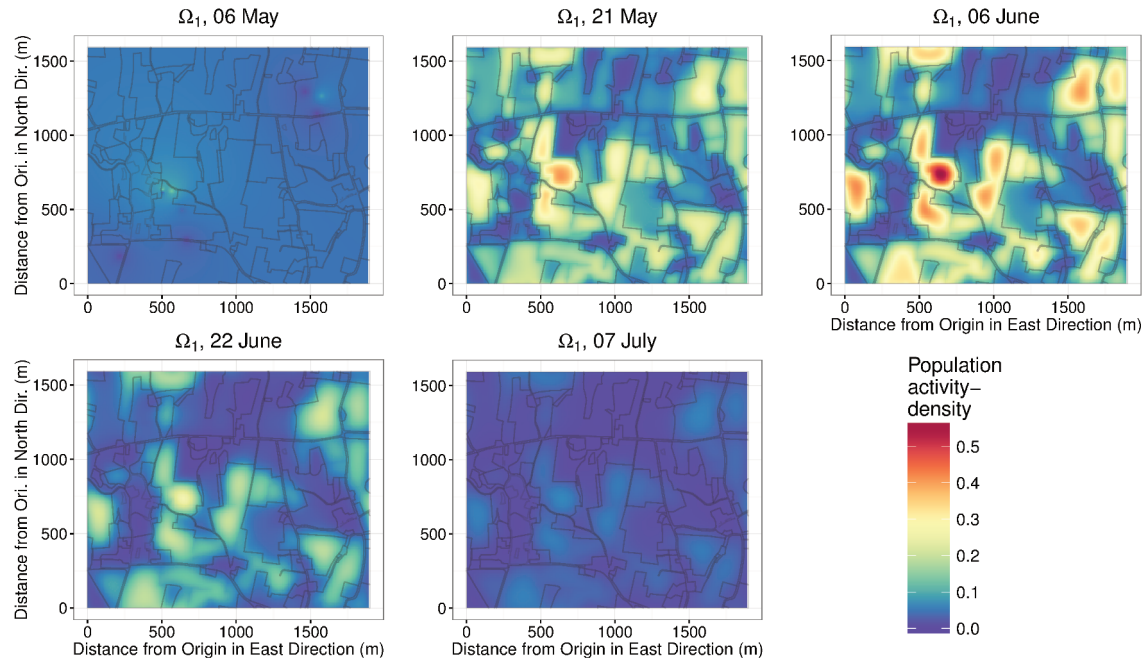


Figure 3.4 – Simulation of the dynamics of the *P. cupreus* population density in the sub-domain  $\Omega_1$  obtained with the model (3.1) and parameter values in Table 3.1.

Table 3.1 – Median estimates of the model parameters obtained with a MCMC procedure. The parameter related to the interpolation of initial conditions (Equation 3.3) was identified by validation. Simulations in Figure 3.4 rely on this set of parameter estimates.

Parameters	Values	SD	CI 95%	Units
	1.12	-	-	-
$r_S$	0.155	0.0304	(0.154, 0.156)	day <sup>-1</sup>
$r_G$	0.304	0.0212	(0.303, 0.305)	day <sup>-1</sup>
$r_C$	0.385	0.0174	(0.385, 0.386)	day <sup>-1</sup>
	0.123	0.0105	(0.122, 0.123)	-
	0.210	0.0181	(0.210, 0.211)	day <sup>-1</sup>
D	76.1	7.11	(75.7, 76.4)	m <sup>2</sup> .day <sup>-1</sup>

### 3.3.2 Pest regulation performances of the spatial arrangements

In the non-spatial context (*i.e.* mean field model), the simulated regulation efficiency only depends on the proportions and quality of the different habitat types, expressed here in terms of land-cover dependent growth rates. Table 3.1 ranks crops as the most favourable habitat ( $r_C = 2.14$ ), followed by grasslands ( $r_G = 1.64$ ), and hedges ( $r_S = 0.68$ ), all other land-covers (mostly represented by woodlands and built areas) being assigned a null growth rate. Therefore, the landscapes containing more crop surfaces are expected to be the most highly populated, at least in a non-spatial context. As aforesaid, this ranking is consistent with the known preferences of *P. cupreus* for cultural habitats (Thiele 1977).

The land-covers of  $\mathcal{L}_1$  were reassigned sequentially to reach the 60 sets of proportions of crops and grasslands, keeping the original tessellation (the polygonal meshing) as immutable as well as the hedgerows network. As previously mentioned, the Constraint Satisfaction Problem (CSP) was solved by a genetic algorithm (GA) with a population size of 500 individuals (*i.e.* landscapes here). The stopping condition of the GA optimisation was reached when at least a third of the population felt within a 1% interval around the 60 sets of proportions. Only 4 optimisations out of 60 failed to reach this threshold. For each of the remaining set of compositions, between 231 and 314 landscapes answered successfully to the CSP with alternative configurations. Consequently, the population dynamics model was simulated 15988 times, on 15988 different landscapes.

All the performances values were normalised over the initial performances of the original  $\mathcal{L}_1$  landscape. Figure 3.5 displays the landscapes spatial performances (SP) as a function of the mean field performance (MFP) of their respective set of com-



positions. Both performances strongly correlated with the crops and grasslands proportions figured here by the gradients of respectively sizes and colors of the circles. The variability around the mean SP appears fairly important, which is highlighted by the black dots indicating the best (above the circles) and worst (below the circles) spatial arrangements. The original landscape's performances (the red cross) occur to be very standard, with a rather poorly performing spatial arrangement.

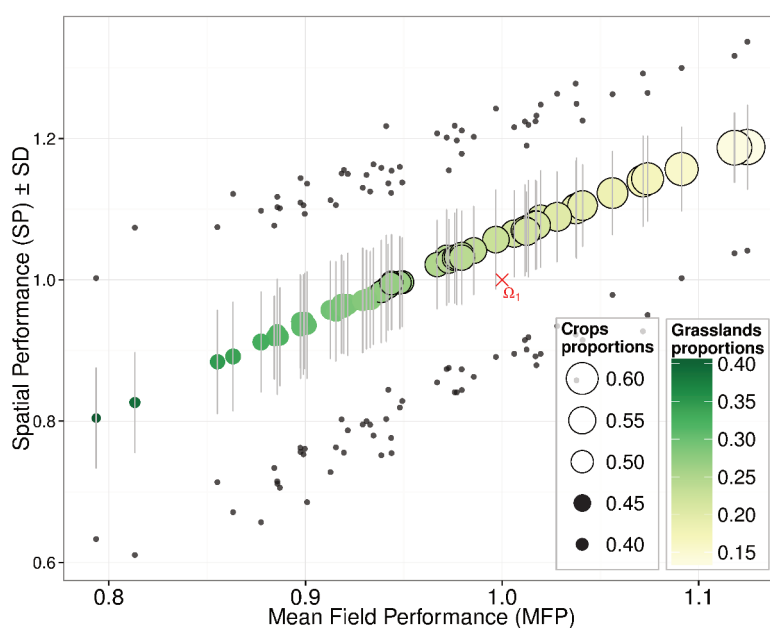


Figure 3.5 – The spatial performances (SP) of the 15988 landscapes (in ordinate) reported over the mean field performance (MFP) of their respective composition (abscissa). The 56 circles represent the mean SP with the grey segments figuring the standard deviation of SP, and the black dots point the extreme values. Both metrics are normalised over the performances of the original landscape by a red cross. The gradients of crops and grasslands proportions are respectively figured by circles sizes and colours.

Figure 3.6 shows the best, mean and worst spatial arrangements (assessed by the SP metric) encountered for 3 contrasted compositions (best, central and worst MFP). From left to right, the colour gradient from green to yellow distinctly reflects the composition shift inducing the MFP improvement. We found no obvious and apparent gradient explaining the change in the spatial performance (*i.e.* along each column in Figure 3.6). Shedding light on any relationship between topology and spatial performance would call for a complementary analysis which is beyond the scope of this study.

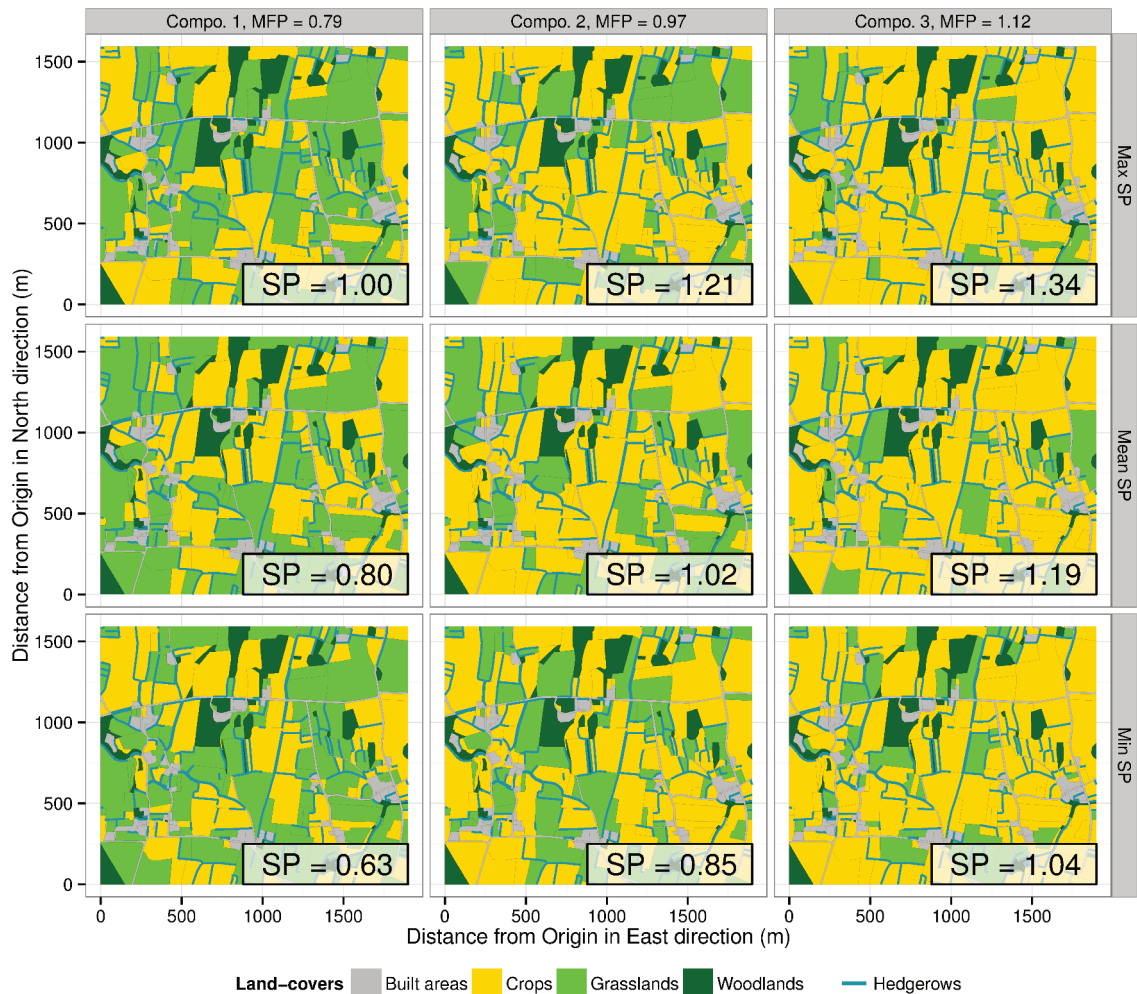


Figure 3.6 – Representation of 9 of the 15988 generated landscapes taken from different compositions. From left to right : the worst, central and best landscape field performance (MFP). For each composition, from top to bottom : the best and worst landscape spatial performance (SP). Origin is located at 48° 21' N 1° 34' 3" W.

### 3.4 Discussion

Promoting a sustainable agriculture calls for innovative strategies relying on ecological intensification (Wezel *et al.* 2014). Landscape has been evidenced as a relevant scale to address such challenge and, in particular, habitat manipulation at the landscape scale appears as a promising lever for conservation biological control (Landis *et al.* 2000; Woltz *et al.* 2012; Gámez-Virués *et al.* 2012). In this study, we propose a methodological framework to investigate and quantify the effect of landscape rearrangements on the pest regulation ecosystem service. To demonstrate its relevance, we applied it to the case study of a carabid beetle, a relevant natural enemy family, notably for the biological regulation of weeds (Bohan *et al.* 2011).



For this purpose we defined two simple metrics as proxies for pest regulation efficiency. The mean-field performance (MFP) assess the performance based solely on the landscape composition (proportions of crops, grasslands, woodlands and built areas), which is known to influence the activity-density of carabidae (Gardiner *et al.* 2010). Besides, the spatial performance (SP) appraises the performance taking the spatial organisation of land-covers into account, given the composition. These metrics directly rely on georeferenced data informing the activity-density of the beneficial ground beetle. They integrate a population dynamics model describing the mechanisms underpinning the ecosystem service under consideration. Interestingly, as this approach supports ecosystem services assessments by a mechanistic understanding of the relationships between drivers and services, it allows the consideration of multiple ecosystem services simultaneously (Bennett *et al.* 2009).

Our framework includes a search heuristic to explore numerous spatial organisations of land-covers satisfying agronomical constraints (*i.e.* here constraints on the landscape composition), providing candidate landscapes that improve the SP metric. This provides a set of solutions to stakeholders and decision makers. Being given the complexity of the landscape, the performance global optima are very unlikely to be identified. Moreover, as the performance is assessed *a posteriori* on the landscapes, their generation by the genetic algorithm is a blind process only heading towards the suitable compositions. Nevertheless, the solutions appear to provide significant improvements of the spatial performance (see Figure 3.5). The ability to provide numerous good solutions instead of the only best one appears as one of the strength of the framework. As every ensuing landscape management decision would be made accounting for other constraints (being ecological or not), providing some degree of freedom with the solutions seems mandatory to us.

The main difference between our framework and other GIS-based approach for landscape planning (*e.g.* Meyer *et al.* 2008 ; Parish *et al.* 2012) consists in its mechanistic population model. This mechanistic component depends on habitat quality by means of a spatialised growth rate. This is a common approach (Okubo 1980 ; Shigesada *et al.* 1997 ; Kinezaki *et al.* 2010 ; Soubeyrand *et al.* 2014). Although it is apparently simplistic, it reveals itself as sufficiently responsive to catch an important part of the spatial complexity of the agricultural landscape and to result in contrasted population dynamics. As shown in Figure 3.5, a given landscape composition can give rise to a diversity of spatial arrangements, and ensuing pest regulation performances. Here, arrangements were generated by means of a search heuristic (the genetic algorithm) and the landscapes habitability for the beneficial ground beetles was assessed *a posteriori* with a deterministic population dynamics model. For some compositions, the spatial arrangements resulted in a 50% spatial

performances (SP) variation (between the best and the worst SP), while the mean SP variation for the 56 compositions exceeded 30%. These are very significant contrasts, especially when compared to the 1% each specific arrangement was allowed to vary around its targeted composition. Those variations are symmetrical and either improving or declining the global habitat quality seems in the range of the framework. While we focused here on improving the habitat quality of a beneficial organism, the habitat degradation can nonetheless be an interesting objective when applied directly on a pest population.

Several theoretical works on reaction-diffusion models have focused on the optimal arrangements of habitat for species conservation or resilience to external perturbations (Berestycki *et al.* 2005; Roques et Hamel 2007; Roques et Chekroun 2010). All of these works demonstrate that the optimal landscape arrangement is a compromise between lessening the detrimental habitat edge effects—which means that the perimeter of the most suitable habitat (the crops in the current study) has to be minimal—and taking advantage of the domain boundary (in the case of reflecting boundary conditions). Thus, the optimal arrangement of the landscape should look like a quarter of disc, concentrated in a corner of the domain. In the current study, the main difference with the previous approaches is that we do not focus on a specific metric of species conservation, but rather on cumulated population size, and we consider time-dependent mortality rates. Because of these assumptions, the initial condition, which had no effect on the results of the above-mentioned theoretical studies, plays a critical role here. As shown in Figure 3.6, the mean field performance is solely a matter of composition which is obviously rendered by the horizontal colour gradient. On the other hand, this figure fails to depict the source of the SP discrepancy that we know occurs along the vertical gradient. The possibly numerous causes of such discrepancy are likely to be complex polygonal structures, resulting in significant topological effects. Given that we are dealing with an initial value problem (*i.e.* our spatial population dynamics model), it is plausible, as expressed above, that this sensitivity to landscape topology is linked to spatial heterogeneity of initial conditions. In further work, a sound landscape analysis *via* Landscape Pattern Indices (LPI, see *e.g.* Riitters *et al.* 1995; Leitao *et al.* 2006) might help shedding some light on the performances of the emerging topologies. In addition, there are also available tools (Rubner *et al.* 2000; Potts, Auger-Méthé *et al.* 2014) that would enable us to assess these landscape performances given strong mechanistic hypothesis (*e.g.* initial condition sensitivity).

In the current study, pest dynamics are neither modelled nor measured. A coupled model describing the interactions between a pest, its host, its natural enemy and possible pesticide effects may allow one to analyse the environmental and eco-

nomical effects of landscape arrangement. Several economic criteria could be used : production gain compared to the absence of natural enemies (for a fixed level of pesticide) or avoided pesticide costs if the level of pesticide is modulated to keep a constant production. Under this last assumption, a standard environmental criterion is the avoided pollution (see e.g. [Novan 2015](#)), corresponding here to reduction in pesticide use allowed by the presence of natural enemies. However, up to our knowledge, there is no general theory to assert that parameter estimation is possible for such multi-species models ; fitting the model would at least require a much broader dataset.

We believe that all sub-parts of this framework might be refined depending on the research question and the knowledge of the system under study. For example in our case we built a simple and parsimonious population dynamics model and inferred parameters from entomological georeferenced samples (activity-density collected in traps). Additional mechanisms can be considered (*e.g.* genetic processes) and the observation process can be adapted to different kinds of data (*e.g.* presence/absence or relative occurrence rate) and/or several kinds of observation (*i.e.* heterogeneous data). In this work, we have a partial differential equation initial value problem, where initial conditions are estimated via an interpolation method and data acquisition depends on an integral of the insect population density over time. The interpolation method is bounded to produce greater error between farthest data points (spatial error) and all errors are amplified forward in time due to the nature of our problem. Recent literature ([Petrovskii et al. 2014](#)) tackle the importance of multiple scales for pest monitoring and resulting integrated pest management (IPM) strategies. Our framework could benefit from considering both single and multiple traps modelling methods (*i.e.* multiple scales) by including them in our parameter estimation. For instance, if we think in terms of optimal sampling ([Schweiger et al. 2016](#)) for our estimation problem, we could propose an adapted protocol where not every data point is simply integrated over 5 days, but where a subset of the traps is evaluated daily over 5 days (*e.g.* in order to segregate movement effects from population density effects, as mentioned by [Petrovskii et al. 2014](#)).

Overall, objectives for close future research are twofold : (i) better integrate anthropic effects, *e.g.* by considering land-use instead of land-covers in order to take cultural practices into account, which are known to affect the natural enemies at the landscape scale (see *e.g.* [Puech et al. 2015](#)), (ii) understand the nature of the topological effect on our simple population dynamics model in order to alter the topology (by means of a set of spatial operations on the landscape), not only the spatial organisation of land-covers.

## 3.5 Acknowledgments

This research was funded by the *Sustainable Management of Crop Health* INRA metaprogramme, the PAYOTE INRA network, and two French ANR projects *Landscape* (ANR-09-STRA-05) and *Peerless* (ANR-12-AGRO-0006). The authors are also grateful to *Zone Atelier Armorique* for providing access to experimental facilities and GIS data, Jonathan Potts for useful scientific inputs and the ModStatSAP INRA network for insightful methodological assistance.

## Références de la partie I

- Akplogan, Mahuna, Simon de Givry, Jean-Philippe Métivier, Gauthier Quesnel, Alexandre Joannon et Frédéric Garcia (2013). "Solving the Crop Allocation Problem using Hard and Soft Constraints". *RAIRO - Operations Research* 47.2, p. 151-172. <http://www.rairo-ro.org/10.1051/ro/20130472> (cf. p. 47).
- Al Hassan, Diab, Ewen Georgelin, Thomas Delattre, Françoise Burel, Manuel Plantegenest, Pavel Kindlmann et Alain Butet (2013). "Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators?". *Agricultural and Forest Entomology* 15.1, p. 24-31. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x/abstract> (cf. p. 41).
- Allema, A. B., W. a. H. Rossing, W. van der Werf, B. G. Heusinkveld, T. Bukovinszky, E. Steingröver et J. C. van Lenteren (2012). "Effect of light quality on movement of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera : Carabidae)". *Journal of Applied Entomology* 136.10, p. 793-801. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0418.2012.01728.x/abstract> (cf. p. 50).
- Baudry, Jacques, Françoise Burel, Claudine Thenail et Didier Le Cœur (2000). "A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France". *Landscape and Urban Planning* 50.1-3, p. 119-128. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204600000840> (cf. p. 40).
- Beeton, Nicholas J., Clive R. McMahon, Grant J. Williamson, Joanne Potts, Jonathan Bloomer, Marthán N. Bester, Larry K. Forbes et Chris N. Johnson (2015). "Using the Spatial Population Abundance Dynamics Engine for conservation management". *Methods in Ecology and Evolution* 6.12, p. 1407-1416. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12434/abstract> (cf. pp. 44, 150).
- Bengfort, Michael, Horst Malchow et Frank M. Hilker (2016). "The Fokker-Planck law of diffusion and pattern formation in heterogeneous environments". *Journal of Mathematical Biology*, p. 1-22. <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-016-0666-8> (cf. pp. 43, 116).
- Bennett, Elena M., Garry D. Peterson et Line J. Gordon (2009). "Understanding relationships among multiple ecosystem services : Relationships among multiple ecosystem services". *Ecology Letters* 12.12, p. 1394-1404. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x> (cf. p. 54).
- Berestycki, Henri, François Hamel et Lionel Roques (2005). "Analysis of the periodically fragmented environment model : II-biological invasions and pulsating travelling fronts". In : *Mathématiques Pures et Appliquées* 84.8, p. 1101-1146. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021782404000445> (cf. pp. 42, 55).
- Bianchi, F. J. J. A., C. J. H. Booij et T. Tscharntke (2006). "Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control". In *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 273.1595, p. 1715-1727. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/273/1595> (cf. 1715 p. 33).

- Bianchi, Felix J. J. A. et Wopke Van der Werf (2003). "The Effect of the Area and Configuration of Hibernation Sites on the Control of Aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in Agricultural Landscapes : A Simulation Study". en. *Environmental Entomology* 32.6, p. 1290-1304. <http://ee.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1603/0046-225X-32.6.1290> (cf. pp. 38, 39, 116).
- Bohan, David A., Aline Boursault, David R. Brooks et Sandrine Petit (2011). "National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators : Carabid seed predation". en. *Journal of Applied Ecology* 48.4, p. 888-898. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2011.02008.x> (cf. pp. 40, 41, 53).
- Borra, Simone et Agostino Di Ciaccio (2010). "Measuring the prediction error. A comparison of cross-validation, bootstrap and covariance penalty methods". en. *Computational Statistics & Data Analysis* 54.12, p. 2976-2989. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167947310001010> (cf. p. 44).
- Bourhis, Yoann, Sylvain Poggi, Youcef Mammeri, Anne-Marie Cortesero, Anne Le Ralec et Nicolas Parisey (2015). "Perception-based foraging for competing resources : Assessing pest population dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution". en. In : *Modelling* 312, p. 211-224. [url : http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380015002355](http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380015002355) (cf. pp. 42, 44, 116, 117, 134).
- Brooks, Stephen P. et Andrew Gelman (1998). "General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations". en. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7.4, p. 434-455. [url : http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10618600.1998.10747877](http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10618600.1998.10747877) (cf. p. 50).
- Cantrell, Robert Stephen et Chris Cosner (2000). *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*. en. John Wiley & Sons (cf. pp. 2, 13, 42).
- Chaplin-Kramer, Rebecca, Megan E. O'Rourke, Eleanor J. Blitzer et Claire Kremen (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity". en. *Ecology Letters* 14.9, p. 922-932. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x/abstract> (cf. p. 38).
- Ciss, Mamadou, Nicolas Parisey, Fabrice Moreau, Charles-Antoine Dedryver et Jean-Sébastien Pierre (2013). "A spatiotemporal model for predicting grain aphid population dynamics and optimizing insecticide sprays at the scale of continental Europe". en. *Environmental Science and Pollution Research*. [url : http://link.springer.com/10.1007/s11356-013-2245-1](http://link.springer.com/10.1007/s11356-013-2245-1) (cf. p. 42).
- Clark, James S. (2004). "Why environmental scientists are becoming Bayesians : Modelling the Environment with Bayes". en. *Ecology Letters* 8.1, p. 2-14. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2004.00702.x> (cf. p. 44).
- Fagan, William F., Robert Stephen Cantrell et Chris Cosner (1999). "How Habitat Edges Change Species Interactions". en. *The American Naturalist* 153.2, p. 165-182. <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/306112> (cf. p. 32).
- Fisher, R. A. (1937). "The Wave of Advance of Advantageous Genes". en. *Annals of Eugenics* 7.4, p. 355-369. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-1809.1937.tb02153.x/abstract> (cf. pp. 5, 42).

- Gámez-Virués, Sagrario, Mattias Jonsson et Barbara Ekbom (2016). "The Ecology and Utility of Local and Landscape Scale Effects in Pest Management". John Wiley & Sons, Ltd, p. 106-120. url : <http://dx.doi.org/10.1002/9781118231838.ch33> (cf. pp. 39, 53).
- Gardiner, M.M., D.A. Landis, C. Gratton, N. Schmidt, M. O'Neal, E. Mueller, J. Chacon et G.E. Heimpel (2010). "Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean fields". *Biological Control* 55.1, p. 11-19. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S104996441000054> (cf. p. 54).
- Grindrod, Peter (1997). *The Theory and Applications of Reaction-diffusion Equations : Patterns and Waves*. en. Google-Books-ID : B9F8QgAACAAJ. Clarendon Press (43).
- Hostetler, Jeffrey A. et Richard B. Chandler (2015). "Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data". *Ecology*. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016578361500144> (cf. p. 144).
- Jonsson, Mattias, Riccardo Bommarco, Barbara Ekbom, Henrik G. Smith, Jan Bengtsson, Berta Caballero-Lopez, Camilla Winqvist et Ola Olsson (2014). "Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes". *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 243-252. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12149/abstract> (cf. p. 39).
- Jonsson, Mattias, Steve D. Wratten, Doug A. Landis, Jean-Marie L. Tompkins et Ross Cullen (2010). "Habitat manipulation to mitigate the impacts of invasive arthropod pests". en. *Biological Invasions* 12.9, p. 2933-2944. url : <http://link.springer.com/10.1007/s10530-010-9737-4> (cf. p. 39).
- Kaplan, Ian et Danny Lewis (2015). "What happens when crops are turned on? Simulating constitutive volatiles for tritrophic pest suppression across an agricultural landscape". en. *Pest Management Science* 71.1, p. 139-150. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ps.3779/abstract> (cf. p. 36).
- Kinezaki, Noriko, Kohkichi Kawasaki et Nanako Shigesada (2010). "The effect of the spatial configuration of habitat fragmentation on invasive species". *Theoretical Population Biology* 78.4, p. 298-308. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S004058091000090> (cf. p. 54).
- Labruyere, Sarah, David A. Bohan, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci et Sandrine Petit (2016). "Local neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields: A nationwide analysis". *Basic and Applied Ecology* 17.3, p. 230-239. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S143917911500013> (cf. pp. 13, 40).
- Landis, Douglas A., Stephen D. Wratten et Geoff M. Gurr (2000). "Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture". *Annual Review of Entomology* 45.1, p. 175-201. url : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.45.175> (cf. pp. 39, 53, 119).
- Leitao, Andre Botequilha, Joseph Miller, Jack Ahern et Kevin McGarvey (2006). *Measuring Landscapes : A Planner's Handbook*. en. Washington, D.C : Island Press (35, 135, 147).
- Marrec, Ronan, Isabelle Badenhauer, Vincent Bretagnolle, Luca Börger, Marilyn Roncoroni, Nadine Guillon et Bertrand Gauvreau (2015). "Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape". In :



- ture, *Ecosystems & Environment* 199, p. 282-289 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004038> (cf. pp. 12, 42, 116).
- Mazoyer, Marcel et Laurence Roudart (2004). *The history of world agriculture : from the neolithic age to the current crisis*. en. Google-Books-ID : 5GpFT9NQS1gC. Earthscan (cf. p. 30).
- Meyer, Burghard Christian, Jean-Marie Lescot et Ramon Laplana (2008). "Comparison of Topological and Spatial Optimization Techniques : A Framework to Solve Multiobjective Land Use Distribution Problems". en. *Environmental Management* 43.2, p. 264-281 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00267-008-9050-5> (cf. p. 54).
- Mitchell, Melanie (1998). *Introduction to Genetic Algorithms*. English. Reprint edition. Cambridge, Mass. : MIT Press (cf. pp. 48, 135).
- Morozov, Andrew et Jean-Christophe Poggiale (2012). "From spatially explicit ecological dynamics to mean-field dynamics : The state of the art and perspectives". en. *Ecological Complexity* 10, p. 1-11 : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1476945X1200027X> (cf. p. 46).
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical biology : I. An introduction, 3rd ed.* en. Springer (cf. pp. 19, 43, 117).
- Novan, Kevin (2015). "Valuing the Wind : Renewable Energy Policies and Air Pollution Avoidance". In : *American Economic Journal : Economic Policy* 7.3, p. 291-306 : <https://www.aeaweb.org/articles?id=10.1257/pol.2013.01> (cf. p. 56).
- Okubo, Akira (1980). *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Biomathematics ; v. 10. Berlin ; New York : Springer (cf. pp. 10, 16, 19, 54, 75, 80, 92, 116, 117).
- Parish, Esther S., Michael R. Hilliard, Latha M. Baskaran, Virginia H. Dale, Natalie A. Gosnell, Patrick J. Mulholland, Alexandre Sorokine, Neil A. Thomas, Mark E. Downing et Richard Middleton (2012). "Multimetric spatial optimization of switchgrass plantings across a landscape". en. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining* 6.1, p. 58-71 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/bbb.342/abstract> (cf. p. 54).
- Pereira, Henrique M. et Gretchen C. Daily (2006). "Modeling biodiversity dynamics in complex landscapes". *Ecology* 87.8, p. 1877-1885 : <http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9658%282006%2987%5B1877%3A1885%5D2> (cf. p. 42).
- Petit, Sandrine, Aline Boursault et David. A. Bohan (2014). "Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) : Linking field measurements with laboratory diet assessments". *European Journal of Entomology*. url : <http://www.eje.cz/doi/10.14411/eje.2014.086.html> (cf. pp. 33, 41).
- Petrovskii, Sergei, Natalia Petrovskaya et Daniel Bearup (2014). "Multiscale approach to population dynamics monitoring : Random walks, pattern formation, synchronization, and networks". In : *Journal of Life Reviews* 11.3, p. 467-525 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1571064514000240> (cf. pp. 56, 118).
- Polasky, Stephen (2008). "Where to put things ? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns". *Biological Conservation* 141.6, p. 1505-1524 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320708001339> (cf. pp. 139, 146, 150).



- Potts, Jonathan R., Marie Auger-Méthé, Karl Mokross et Mark A. Lewis (2014). "A generalized residual technique for analysing complex movement models using earth mover's distance". en In : *Methods in Ecology and Evolution* 5.10, p. 1012-1022. :<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12253/abs>(cf. p. 55).
- Press, William H., Saul A. Teukolsky, William T. Vetterling et Brian P. Flannery (2007). *Recipes 3rd Edition : The Art of Scientific Computing*. 3<sup>e</sup> éd. New York, NY, USA : Cambridge University Press, pp. 44, 96, 180).
- Puech, Camille, Sylvain Poggi, Jacques Baudry et Stéphanie Aviron (2015). "Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale". *Landscape Ecology* 30.1, p. 125-140. url :<http://link.springer.com/10.1007/s10980-014-0011-0>(cf. pp. 12, 56).
- Riitters, K. H., R. V. O'Neill, C. T. Hunsaker, J. D. Wickham, D. H. Yankee, S. P. Timmins, K. B. Jones et B. L. Jackson (1995). "A factor analysis of landscape pattern and structure metrics". In *Landscape Ecology* 10.1, p. 23-31 :<http://link.springer.com/article/10.1007/BF00158555>(cf. pp. 13, 55, 147).
- Roques, L., E. Walker, P. Franck, S. Soubeyrand et E. K. Klein (2015). "Using genetic data to estimate diffusion rates in heterogeneous landscapes". *Journal of Mathematical Biology* 73.2, p. 397-421 :<http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-015-0954-4>(cf. pp. 43, 44, 123).
- Roques, Lionel (2010). *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale : Avec exercices dirigés*. fr. Google-Books-ID : YfdaAgAAQBAJ. Editions Quae (1).
- Roques, Lionel et Mickaël D. Chekroun (2010). "On population resilience to external perturbations". In : *arXiv :1006.2576 [math]*. arXiv : 1006.2576. :<http://arxiv.org/abs/1006.2576>(cf. p. 55).
- Roques, Lionel et François Hamel (2007). "Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence". *Mathematical Biosciences* 210.1, p. 34-51 :<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025556407000645>(cf. pp. 45, 42, 55, 115).
- Roques, Lionel, Samuel Soubeyrand et Jérôme Rousselet (2011). "A statistical-reaction-diffusion approach for analyzing expansion processes". *Journal of Theoretical Biology* 274.1, p. 43-51. url :<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519311000105>(cf. p. 45).
- Rubner, Yossi, Carlo Tomasi et Leonidas J. Guibas (2000). "The earth mover's distance as a metric for image retrieval". *International journal of computer vision* 40.2, p. 99-121 :<http://link.springer.com/article/10.1023/A:1026543101555>(cf. p. 55).
- Rusch, Adrien, Riccardo Bommarco, Mattias Jonsson, Henrik G. Smith et Barbara Ekbom (2013). "Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale". *Journal of Applied Ecology* 50.2, p. 345-354 :<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12055/abstract>(cf. p. 32).
- Russell, Stuart et Peter Norvig (2003). *Artificial Intelligence : A Modern Approach*. 3rd. Upper Saddle River, NJ, USA : Prentice Hall, pp. 571.

- Schweiger, Andreas H., Severin D. H. Irl, Manuel J. Steinbauer, Jürgen Dengler et Carl Beierkuhnlein (2016). "Optimizing sampling approaches along ecological gradients". en. In : *Ecology and Evolution* 7.4, p. 463-471 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12495/abstract> (cf. p. 56).
- SESAME (2015). *Spatial Ecosystem Services Analysis, Modeling, and Evaluation*. <http://www.pdx.edu/ecosystem-services>. Accessed : 2015-11-03. (39).
- Shigesada, Nanako et Kohkichi Kawasaki (2002). *Biological Invasions : Theory and Practice*. en. Oxford University Press (pp. 6, 43, 54, 75, 116, 132).
- Skellam, J. G. (1951). "Random dispersal in theoretical populations". *Biometrika* 38, p. 196-218 (cf. pp. 5, 9, 10, 33, 75, 116).
- Soubeyrand, Samuel et Lionel Roques (2014). "Parameter estimation for reaction-diffusion models of biological invasions". *Population Ecology* 56.2, p. 427-434 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10144-013-0455-0> (cf. pp. 42, 44, 54, 116, 123).
- Thiele, Hans Ulrich (1977). *Carabid beetles in their environments : a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. English. Berlin ; New York : Springer-Verlag (pp. 33, 50, 51).
- Thies, Carsten et Teja Tschardt (1999). "Landscape Structure and Biological Control in Agricultural Systems". en. *Science* 285.5429, p. 893-895 : <http://www.sciencemag.org/content/285/5429/893> (cf. pp. 32, 38).
- Tilman, David, Kenneth G. Cassman, Pamela A. Matson, Rosamond Naylor et Stephen Polasky (2002). "Agricultural sustainability and intensive production practices". en. *Nature* 418.6898, p. 671-677 : <http://www.nature.com/nature/journal/v418/n6898/full/nature01014.htm> (cf. pp. 12, 32).
- Trichard, Aude, Audrey Alignier, Luc Biju-Duval et Sandrine Petit (2013). "The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups". en. *Basic and Applied Ecology* 14.3, p. 235-245 : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179113002640> (cf. p. 40).
- Tschardt, Teja, Riccardo Bommarco, Yann Clough, Thomas O. Crist, David Kleijn, Tatyana A. Rand, Jason M. Tylianakis, Saskya van Nouhuys et Stefan Vidal (2007). "Conservation of biological control and enemy diversity on a landscape". *Biological Control* 43.3, p. 294-300 : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1049964407001892> (cf. p. 38).
- Turchin, Peter (1990). *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. en. Sinauer (cf. pp. 15, 17, 43, 72, 92, 116).
- Turing, Alan Mathison (1952). "The chemical basis of morphogenesis". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 237.641, p. 37-72 : <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/237/641/37> (cf. pp. 45, 42).
- Verburg, Peter H., Welmoed Soepboer, A. Veldkamp, Ramil Limpiada, Victoria Espaldon et Sri Rifah S.A. Mastura (2002). "Modeling the Spatial Dynamics of Regional Land Use : The CLU

S Model". en. *Environmental Management* 30.3, p. 391-405. :<http://link.springer.com/10.1007/s00267-002-263> (cf. p. 39) .

Veres, Andrea, Sandrine Petit, Cyrille Conord et Claire Lavigne (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes 166, p. 110-117. :<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091100182> (cf. pp. 12, 39, 115) .

Vinatier, Fabrice, Marie Gosme et Muriel Valantin-Morison (2012). "A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale". *Landscape Ecology* 27.10, p. 1421-1431. :<http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-012-> (cf. p. 36) .

Wezel, Alexander, Marion Casagrande, Florian Celette, Jean-François Vian, Aurélie Ferrer et Joséphine Peigné (2014). "Agroecological practices for sustainable agriculture. A review". *Agronomy for Sustainable Development* 34.1, p. 1-20. :<http://link.springer.com/article/10.1007/s13593-013-018> (cf. pp. 12, 53, 74) .

Woltz, J. Megan, Rufus Isaacs et Douglas A. Landis (2012). "Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 152. - "biological control of crop pests is an ecosystem service valued at US\$ 4.5 billion/year in the US alone (Losey and Vaughan 2006)"., p. 40-49 (cf. p. 53) .

# Deuxième partie

## L'individu comme lien entre la population et l'hétérogénéité du paysage

*The individual as a link between population and landscape heterogeneity*

---

<b>4</b>	<b>Préface</b>	<b>66</b>
4.1	Élément conceptuel : la réaction-diffusion . . . . .	66
4.2	Objectifs de l'étude . . . . .	67
4.3	Développements originaux . . . . .	69
4.4	Résultats principaux . . . . .	70
4.5	À propos de l'opérateur de diffusion . . . . .	71
<b>5</b>	<b>Article paru dans <i>Ecological Modelling</i>, 2015</b>	<b>73</b>
5.1	Introduction . . . . .	74
5.2	Materials and methods . . . . .	78
5.3	Results . . . . .	88
5.4	Discussion and perspectives . . . . .	90
5.5	Appendix . . . . .	94
	Références . . . . .	105

---

# 4

## Préface

### 4.1 Élément conceptuel : la réaction-diffusion

#### 4.1.1 Formalisation mathématique

Les modèles de population spatialement explicites sont en capacité de traiter l'hétérogénéité de l'espace comme une de leurs entrées, *i.e.* comme support de la dynamique de population. Ces entrées produiront des sorties spécifiques si elles se trouvent en interaction avec le processus simulé, à savoir la dynamique de population. L'équation 4.1 est une équation de réaction-diffusion, dite de Fisher-Kolmogorov, dotée d'une dépendance spatiale.

$$\frac{\partial N(\mathbf{x}; t)}{\partial t} = \underbrace{r(\mathbf{x})N(\mathbf{x}; t) \left(1 - \frac{N(\mathbf{x}; t)}{K}\right)}_{\text{réaction}} + \underbrace{\frac{\partial}{\partial x} \left( D(\mathbf{x}) \frac{\partial N(\mathbf{x}; t)}{\partial x} \right)}_{\text{diffusion}} \quad (4.1)$$

Elle décrit l'évolution d'une population  $N$  au cours du temps  $t$  et à travers un espace unidimensionnel  $x$ . Le terme de réaction produit ici une croissance logistique, telle que décrite par [Verhulst \(1838\)](#). L'hétérogénéité de l'espace intervient en deux endroits dans cette équation :

Le taux de croissance  $r$  est défini comme une fonction de  $x$  par la notation  $r(x)$ . Il peut ainsi ne pas être identique dans toutes les localités de l'espace, par exemple être nul dans des zones défavorables à la population  $N$ .

Le taux de diffusion, ou diffusivité,  $D(x)$  suit exactement la même notation mathématique, pour le même effet : l'hétérogénéité de l'espace  $x$  est permise d'intervenir dans la dispersion de l'espèce  $N$ .

Le terme de diffusion pourrait également être écrit plus succinctement :  $D(x) \nabla_x^2 N(\mathbf{x}; t)$ , avec la notation  $\nabla_x^2$  désignant l'opérateur de Laplace qui décrit la diffusion sur la dimension d'espace  $x$ . Dans l'équation 4.1, taux de croissance et diffusion sont spa-

tialisés. La capacité d'accueil  $K$  ne l'est pas, mais aurait très bien pu l'être. Enfin, rien dans la notation n'implique que les variations spatiales de  $r(x)$  se superposent à celle de  $D(x)$ , elles peuvent être liées à des informations spatiales complètement indépendantes.

#### 4.1.2 Justification méthodologique

L'objectif écologique, finalisé, de cette thèse est d'étudier les effets de la structure du paysage agricole sur les populations de ravageurs ou d'auxiliaires qu'il héberge. Pour les raisons développées en introduction concernant l'interaction entre patterns spatiaux et processus, notre choix s'est porté sur les modèles de réaction-diffusion. Cependant ces modèles ne sont pas les seuls à permettre de prendre en compte finement l'hétérogénéité d'un espace explicite, la plupart des approches individu-centrées (ou Lagrangiennes) s'appuient également sur cette force. De plus, ces derniers modèles permettent une prise en compte bien plus intuitive de variables individuelles, cognitives ou physiologiques, telles que celles qui déterminent le mouvement des individus (perception et réserves énergétiques ; cf. §1.4.3) et qui se trouvent au cœur de cette thèse. Le choix de la réaction-diffusion est alors motivé par diverses raisons, dont les suivantes :

le processus de colonisation du paysage agricole par les insectes considérés est un processus éminemment populationnel, impliquant des générations successives dans une progression par front d'onde ;

la résultante pour l'homme de l'interaction pattern-processus est la présence de dégâts sur les cultures, une variable inappréciable à l'échelle individuelle (les dégâts causés par un seul insecte étant négligeables) ;

les modèles individu-centrés ne sont pas à même de prendre en compte la quantité d'individus impliqués dans une dynamique de population d'insectes à l'échelle du paysage, compte tenu des ressources informatiques raisonnablement accessibles.

## 4.2 Objectifs de l'étude

L'équation de réaction-diffusion 4.1 comporte 3 paramètres gouvernant 3 sources d'interaction paysage-population :  $r$ ,  $K$  et  $D$ . Cette équation peut être complexifiée pour prendre en considération des interactions supplémentaires. Par exemple, en couplant la population avec son prédateur, on peut définir des zones de l'espace

où la prédation est plus forte (*e.g.* en réponse au couvert végétal). Cependant, les vecteurs populationnels de dépendances spatiales ne sont pas si nombreux et leur pertinence dépend de l'objet d'étude. En ce qui concerne la redistribution spatiale, l'équation 4.1 implique le paysage à travers une diffusivité variable, que l'on peut comprendre comme la propension des individus à quitter la localité présentement occupée, comme une intensité de fuite en quelque sorte. Cette fuite est isotrope (*i.e.* de même intensité dans toutes les directions) et dépend des caractéristiques biophysiques de l'environnement local.



Figure 4.1 – *Delia radicum* mouche du chou. Photographie par Janet Graham, Lac Bala (UK), 2011.

La diffusion ainsi décrite semble éloignée des déterminants individuels du mouvement présentés en §1.4.3, impliquant perception de stimuli distants et état interne des individus. Cependant, dans beaucoup de cas biologiques cette abstraction de la dispersion est la plus pertinente, particulièrement quand les distances de perception de l'organisme étudié sont faibles. Dans l'article qui suit, l'objet d'étude est un ravageur de cultures, le Diptère *Delia radicum*, communément appelé la mouche du chou, et présenté en Figure 4.1. Comme expliqué dans l'introduction, elle se nourrit de nectar et pond dans les cultures de brassicacées légumières. Son vol est dirigé en réponse à des perceptions olfactives des ressources de pontes (Hawkes et Coaker 1979).

La mise à l'échelle populationnelle de ce type de comportements biologiques pose deux difficultés majeures. Premièrement concernant la redistribution :

L'individu ne quitte pas sa localité en fonction des caractéristiques de cette dernière (comme l'implique classiquement la diffusion) mais en fonction de ce qu'il perçoit des caractéristiques des localités alentours.

Et deuxièmement concernant la réaction :

L'utilisation des deux ressources est un élément crucial de la dynamique du ravageur, impactant survie et natalité. Il faut donc pouvoir différencier l'individu qui s'est suffisamment nourri pour lui permettre de pondre, de l'individu non nourri, incapable de pondre et/ou approchant d'une mort par inanition.

L'objectif de cet article est donc double :

prendre en compte ces deux aspects d'individualité qui nous semblent critiques dans leurs effets sur la dynamique spatio-temporelle de la population ;

renforcer le lien paysage-population par l'intégration de ces éléments individuels, tous deux impactant localement la dynamique à partir d'informations non-locales.

Au final, on cherche ici à développer une dépendance au paysage qui soit robuste, tant écologiquement que numériquement.

### 4.3 Développements originaux

La non-localité en dynamique de population n'est bien sûr pas une innovation de cet article. Tout modèle reposant sur un terme d'advection dispose par définition d'une composante non-locale, *i.e.* il repose sur l'intervention d'éléments distants dans la définition du comportement local, voir *e.g.* [Shigesada, Kawasaki et Teramoto 1979](#). Ces modèles sont cependant assez rares et n'incorporent pas une approche mécaniste de la non-localité : souvent l'individu remonte un gradient de qualité environnementale ([Chen \*et al.\* 2008](#)). Ce gradient définit un biais directionnel de proche en proche et la discontinuité du gradient implique la discontinuité du mouvement. Ceci est rédhibitoire dans des environnements où les qualités environnementales sont constantes par parties, et où par conséquent le gradient n'existe qu'à l'interface des agrégats de qualités homogènes.

Dans les modèles [II](#) et [III](#), le traitement de l'information non-locale est mécaniste, il repose sur un processus de perception à distance limitée, qui définira une continuité entre l'individu focal et la ressource perçue. En pratique, un noyau de perception étend l'information locale de présence de ressources aux discrétisations spatiales avoisinantes. On définit ainsi une carte d'information étendue qui relocalise l'information de présence de ressources suivant une fonction continue de la proximité à la ressource. Cette information spatiale étendue est donc désormais lissée (et non plus constante par parties) et il en existe une version par type de ressource. Elles servent ensuite à définir les termes de redistribution selon des traitements qui



diffèrent du modèle II au modèle III :

Dans le modèle II, les cartes d'information étendue de chacune des ressources sont pondérées (en fonction des réserves énergétiques) puis combinées pour définir une diffusion hétérogène dans l'espace et dans la dimension énergétique.

Dans le modèle III, ce sont les gradients spatiaux des deux cartes d'informations étendues qui subissent ce traitement pour définir des coefficients d'advections.

Un gradient de qualité environnementale n'a donc plus besoin d'être physiquement présent dans l'environnement pour créer la progression de l'individu, c'est une abstraction de ses capacités navigationnelles qui s'en charge. L'implémentation de mouvement dirigés aussi hétérogènes que ceux souhaités ici est très exigeante et justifie ce développement en deux temps.

En plus de la non-localité, intervient ici une individualisation de la population, matérialisée par une variable indépendante additionnelle décrivant les réserves énergétiques des individus. Cette variable prend la forme d'une dimension le long de laquelle sont localisés les individus en fonction de leurs réserves énergétiques, et sur laquelle ils évoluent en fonction des ressources qu'ils exploitent. L'ajout de cette variable indépendante peut être vu comme une modification de l'équation de McKendrick-von Foerster, qui différencie les individus selon une variable d'âge sur une dimension additionnelle. Cette dimension permet d'apporter deux éléments de réalisme supplémentaires au terme de réaction : (1) une mortalité additionnelle en cas de déplétion complète des réserves énergétiques, (2) une natalité limitée par la nécessité de disposer des réserves suffisantes pour la ponte. L'utilisation efficace des deux ressources est donc déterminante dans la dynamique de population.

## 4.4 Résultats principaux

Dans ce modèle, nous avons développé une dépendance de la population au paysage via deux processus biologiques individuels :

la gestion du budget énergétique qui définit natalité et mortalité, et qui est donc d'une importance critique dans le terme de réaction ;

la perception des ressources qui définit localement l'intensité de diffusion à partir de stimuli distants, impliquant ainsi une dépendance non-locale au sein du terme de diffusion.

Ce modèle est étudié par une analyse de sensibilité qui consiste en la variation systématique de 14 paramètres impliqués dans trois processus :

la mortalité des stades de développement de l'insecte, 5 paramètres pour 5 stades ;

la définition de la diffusion à partir de la perception, 4 paramètres ;

la gestion du budget énergétique, 5 paramètres.

Nous avons étudié les effets de ces variations de valeurs des paramètres (entrées) sur la fitness moyenne de la population (*i.e.* l'abondance du ravageur), et sur son adéquation aux données expérimentales de comptages geolocalisés (sorties). Cette analyse montre que la gestion du budget énergétique est un processus aussi important que les processus démographiques plus classiques, représentés ici par les paramètres de mortalité. Ce processus énergétique s'avère critique dans les performances de la population (recherche de la population optimale), tout comme dans l'adéquation aux données (recherche des paramètres les plus vraisemblables).

Ce résultat est très encourageant concernant notre choix de dériver la population sur une dimension additionnelle physiologique. Cependant l'autre résultat, moins satisfaisant ici, est l'impact limité du processus de perception-diffusion. Ce qui est modélisé par ce processus, à défaut de mouvements dirigés, est la possibilité de l'environnement alentour d'interférer sur le mouvement aléatoire du ravageur. La pertinence de cette interférence n'est pas supportée par l'analyse de sensibilité, ce qui motive un développement complémentaire, présenté en partie III : l'implémentation de mouvements dirigés en réponse à la perception des ressources.

## 4.5 À propos de l'opérateur de diffusion

Il existe 2 opérateurs de diffusion différant par leurs origines et utilisations. La diffusion Fickienne dérive de la loi de Fick de diffusion de la chaleur. On la note

$$\frac{\partial N(\mathbf{x}; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial \mathbf{x}} D(\mathbf{x}) \frac{\partial N(\mathbf{x}; t)}{\partial \mathbf{x}} \quad (4.2)$$

avec  $D$  la diffusivité. La diffusion de Fokker-Planck dérive du mouvement brownien et donc des marches aléatoires. On la note

$$\frac{\partial N(\mathbf{x}; t)}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial \mathbf{x}^2} (D(\mathbf{x})N(\mathbf{x}; t)) \quad (4.3)$$

avec la motilité. La différence entre les deux diffusions est l'insertion du paramètre de diffusion : entre les deux dérivées en espace pour Fick ; et derrière les deux dérivées pour Fokker-Planck. Si les paramètres sont homogènes en espaces, les deux diffusions sont équivalentes. Les formalisations mathématiques diffèrent dans leur manière de gérer l'hétérogénéité spatiale des paramètres de diffusion (diffusivité ou motilité). Dans la diffusion de Fick les flux sortant d'une discrétisation spatiale sont fonction de la valeur locale de son coefficient de diffusion  $D(x)$  et de son différentiel de densité  $N(x)$  avec les discrétisations adjacentes. Pour Fokker-Planck, s'ajoute à cela les différentiels de coefficient de diffusion  $D(x)$  entre discrétisations adjacentes. La diffusion de Fick homogénéise la densité  $N(x)$ , plus ou moins vite selon les valeurs de  $D(x)$ , et ce quelle que soit l'hétérogénéité de  $D(x)$ . À l'inverse la diffusion de Fokker-Planck produit un équilibre hétérogène dans lequel les densités  $N(x)$  sont plus importantes dans les faibles valeurs de  $D(x)$ , les individus s'agrégeant dans les zones de faible dispersion. Ce comportement plus biologique que physique a valu à cette équation d'être parfois nommée *diffusion écologique* (Turchin 1998). Le développement de ces deux équations et leur discrétisation sont détaillés en annexe A.

Bien que l'équation de Fokker-Planck soit reconnue comme un choix à privilégier en écologie, dans le modèle II nous avons utilisé une diffusion Fickienne. Dans notre modèle la diffusion résulte directement de la perception des ressources, mais elle ne varie pas selon le niveau de réserves énergétiques. Dans ce contexte, le choix d'une diffusion homogénéisante évite l'agrégation *ad vitam æternam* des individus sur des ressources dont l'exploitation est inutile (site de nourriture pour un individu nourri) ou dangereuse (site de ponte pour un individu proche de l'inanition). Elle évite également l'agrégation dans des zones éloignées des ressources et donc indemnes de perception. La diffusion Fickienne nous a ainsi semblé plus adaptée à l'étude d'une interférence non-locale dans le mouvement local, première étape vers le développement d'un modèle plus abouti reliant la perception au mouvement dirigé.

Article paru dans *Ecological Modelling*,  
2015

Perception-based foraging for competing resources : assessing  
pest population dynamics at the landscape scale from hete-  
rogeneous resource distribution

*Prise en compte de la perception dans l'approvisionnement en deux ressources  
compétitives - de l'hétérogénéité du paysage à la dynamique de population d'un  
ravageur de cultures*

Y. Bourhis<sup>a</sup>, S. Poggi<sup>a</sup>, Y. Mammeri<sup>b</sup>, A.-M. Cortesero<sup>a,c</sup>, A. Le Ralec<sup>a,d</sup>, N.  
Parisey<sup>a</sup>.

<sup>a</sup>INRA, UMR 1349 IGEPP, Le Rheu, France

<sup>b</sup>Université de Picardie Jules Verne, CNRS, UMR 7352 LAMFA, Amiens, France

<sup>c</sup>Université de Rennes 1, UMR 1349 IGEPP, Rennes, France

<sup>d</sup>Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, Rennes, France

## Abstract

Resource distribution, through its effects on individual foraging and survival, drives population dynamics across the landscape. In an agricultural context, resource distribution is therefore a key information in assessing whether or not a pest population may invade and persist in a given environment. Addressing this issue by means of numerical exploration requires a population model with a sound dependence on the landscape. In this paper, we demonstrate that this dependence is effectively secured by a multiscale description of the population. We derived a reaction-diffusion population model accounting for two individual-scale processes

determining resource utilisation : (1) resource perception as a determinant of mobility and (2) energy supply management as a determinant of survival. In this model, the distribution of two competing resources (feeding and laying sites) affects the spatial population dynamics of a dipteran pest through a heterogeneous dispersion of the individuals and a metabolic currency. We conducted a global sensitivity analysis to evaluate the impact of both individual-scale processes on the population dynamics. This exploration demonstrated the biological relevance of the model according to field observations and theoretical expectations. Our key finding is that resource perception and energy supply management appear as significant as the demographic component regarding the resulting dynamics of the pest. Building on its acute multiscale landscape dependence, this model may reveal particularly useful for investigating the putative relationships between agricultural landscape features and pest outbreaks.

Key words :

Crop protection, Multiscale modelling, Metabolic currency, Resource perception, Reaction-diffusion equation, *Delia radicum*.

MSC : 35Q92, 92D25

## 5.1 Introduction

Following the agroecological advances on ecological intensification, segments of agriculture are slowly considering the switch towards alternative crop protection strategies, less reliant on chemical inputs (Wezel *et al.* 2014; Spiertz 2014). In this context, understanding ecological services and disservices is a key component of crop protection and yield preservation. Regarding pest management, developing such alternative methods requires extensive knowledge of pest colonisation processes and persistence strategies, as well as determining relevant spatial scales for action. Because insect pest populations are known to be greatly influenced by landscape features (see *e.g.* Jonsen *et al.* 1997), experimenting crop protection strategies carries the ecological engineering endeavours at the agro-ecosystem scale. At this scale, levers for action consist in landscape modifications concerning *e.g.* crop rotation patterns, fields size and geometry or semi-natural habitat networks. In the field, such modifications would obviously come at great expenses for scarce repetitions. Ecological modelling can remove those hindrances by using coupled approaches of landscape and population models (as did Papaix *et al.* 2014; Le Ber *et al.* 2009;

Retho *et al.* 2008). Such approaches enable one to test *in silico* the modifications of the landscape structure and composition in order to assess its putative relationship with the population dynamics it hosts. The critical point lies in ensuring the population dynamics model a sound landscape dependence.

From a theoretical point of view, we consider pest distribution across the agricultural mosaic as an emerging pattern resulting from interactions between the pest and landscape features. Some of these interactions take place at the population scale and result in landscape dependent growth and death rates, carrying capacities or migration rates, *i.e.* variables typically encountered in continuous population models (see Shigesada *et Kawasaki* 1997 ; Okubo 1980). Still, other interactions such as resource perception, energy allocation, spatial memory or optimal foraging strategies, inherently occur at the individual scale and can be determinant of the pest population distribution. Including them in population models is one way to provide an additional landscape responsiveness. Nevertheless, combining individual and population scales is not straightforward and often strains the classical modelling frameworks. Individual scale processes usually conform best to Lagrangian models of which the focal unit is particular and exhibit stochastic behaviours. However, regarding insect pest management we are generally looking for patterns of space-use resulting from more 'place-based' models. These Eulerian models can be spatialised through partial differential equations (Skellam 1951 ; Okubo 1980) but usually do not account for lower-scale (*e.g.* individual scale) processes because of their stiff mathematical descriptions. Recently, mechanistic models (see for example Potts, Bastille-Rousseau *et al.* 2014 ; McKenzie *et al.* 2012 ; Moorcroft *et Lewis* 2006) provided significant advances filling the gap between animal movements and population distributions through space-use patterns. As they focus on ecological equilibria such as home-range patterns, they usually are studied from a steady-state angle. This kind of approach inspired us working with mechanistic descriptions of lower-scale processes. However, steady-state resolutions are fairly unsuitable for insect pest management in which population distributions are dealt with as seasonal invasion processes (as they frequently consist of seasonal colonisations) which are inherently dynamic (Fagan, Lewis, Neubert *et al.* 2002). Apart from those mechanistic approaches, individual-scale processes are usually assumed to be of lesser concern in the spatial population dynamics, or often ignored because of their complex links with landscape features and their non-intuitive integration into population models. Yet numerous studies pledge for the convergence of such population and individual processes in multiscale approaches (Turchin 1991 ; Mueller *et Fagan* 2008).

We propose to account for foraging processes and their determinants in order to ensure the population model a strong dependence on the resource distribution and

hence, on the landscape. In heterogeneous environments, foraging relies on informed movements requiring both perceptive and navigational abilities (Nathan *et al.* 2008). It determines, among other things, how individuals aggregate in space (*i.e.* habitat selection) depending on resource distribution and foraging strategies (see *e.g.* Olsson *et Bolin* 2014). Quality and distribution of resources used by a given species can be highly heterogeneous over space and time. Therefore we developed a spatialised approach accounting for landscape features considered as resource locations or not. The landscape and the population are thus mediated *via* foraging. The type of resources searched is often closely related to the energy supply of the forager, dealt with as a latent metabolic variable. In the present study we focused on feeding and laying resources, of which the utilisation greatly influences the energy supply of an individual. In our approach, foraging is therefore composed of two processes : resource perception and energy supply management. Foraging has already been modelled interacting with perception to explain population distributions (Vuilleumier *et Perrin* 2006) and with metabolic currency (of which energy supply is a theoretical example) to explain individual foraging strategies (Houston *et McNamara* 2014). Combining these processes in a landscape-based approach brings us closer to an emerging theoretical field : metabolic landscape ecology. In such a multiscale context, we ought to dispose of a population model highly responsive to landscape structure and composition, thus providing an insightful tool for further landscape oriented studies.

We applied our multiscale approach to an insect pest as a case study : the cabbage root fly *Delia radicum* L. (Diptera : Anthomyiidae), an important pest of Brassicaceous crops (cauliflower, cabbage, radish, turnip, etc.) (Finch 1989 ; Josso 2012). *D. radicum* is a very common species in temperate regions of the holarctic zone (Sondgerath *et Muller-Pietralla* 1996). Its biology has been described in earlier papers (*e.g.* Finch *et Ackley* 1977 ; Lepage *et al.* 2014) but some simple and important aspects can be briefly outlined. In our study area, this insect (Holometabola, *i.e.* which develops through distinctive larval, pupal, and adult stages) is active from April to October. In April, adult flies emerge from diapausing pupae, the resistant stage for the cold season. Adults oviposit (*i.e.* lay eggs) on the ground close to plant stems or directly on stems, and after hatching, larvae develop inside the root causing damage. Before ovipositing in Brassica crops, adults need to mate and to feed on flowers from hedgerows and field-banks (Coaker *et Finch* 1970 ; Josso *et al.* 2013). Both resources affect the energy supply either positively (*i.e.* feeding) or negatively (*i.e.* ovipositing) and hence, impact population dynamics. We used spatialised population data obtained from a two-year survey (2010-2011) in an agricultural area of Brittany, an important cole crop production region in northwestern France where

the cabbage root fly is a very problematic pest. The locations of the resources of interest were georeferenced allowing us to use a landscape-based approach relying on geomatic information. Figure 5.1 synthesises the scales involved in the framework.

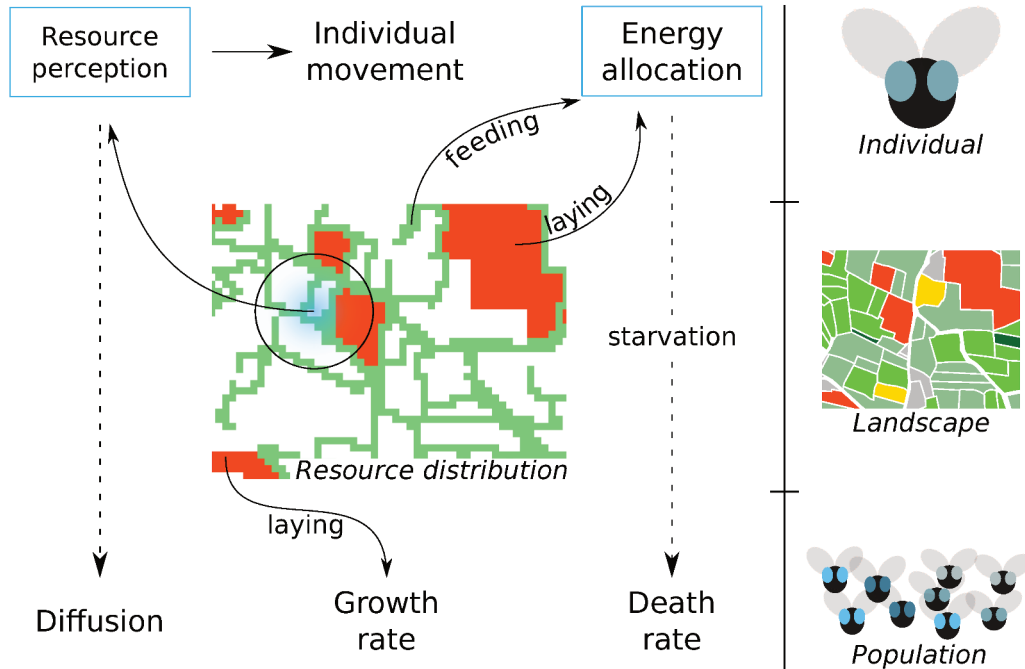


Figure 5.1 – Schematic view of the proposed multiscale approach. The three scales considered appear on the right (individual, population and landscape) while their interactions are on the left. The two individual-scale processes of interest are framed in blue. The landscape, by resource distribution, is the support of these processes which affect the population dynamics. The landscape shown here hosts two kinds of resources : oviposition sites (in red) and feeding sites (in green). The circle filled in blue represents the perception range of one kind of resource.

We built a stage-structured demographical model composed of 5 Ordinary Differential Equations (ODE) whose parameters were estimated from literature data (see details in 5.5). We spatialised it to account for agricultural landscape heterogeneity and adult fly ability to disperse through a diffusion term (thus we have one Partial Differential Equation, PDE, and four ODE). Then we accentuated its landscape dependence *via* two individual-scale processes of resource utilisation. First we introduced perception kernels of landscape features (here, resource locations) to define a spatially heterogeneous diffusion. Secondly, we added an energetic dimension in which adult flies evolve depending on the landscape element (*i.e.* feeding or oviposition sites) they are located on, thus simulating the evolution of individual energy supply according to resource exploitation. Therefore two kinds of individual-landscape interactions, namely resource perception and energy supply management, were included as additional driving forces of the spatial population dynamics. We address the following question : can we consider this perception-based foraging as a determinant of pest spatial population dynamics regarding our biological model?



If so, the mechanistic descriptions of both the individual landscape-based processes would factually ensure our model an additional responsiveness to the landscape substrate.

Fourteen non-experimentally identified parameters were tuning the perception process, the energy supply management and the demographical death rates of the 5 development stages. Their effects on specific responses of the model (regarding both pest reproductive success and model predictions adequacy to data) were studied by the means of a Global Sensitivity Analysis (GSA) (Morris 1991 ; Saltelli *et al.* 2004) providing rankings of importance of the parameters and hence, ranking of the processes they tune. The significance of the individual-scale processes were tested and discussed. To go further, some of the model properties were assessed and discussed after comparing the spatial configurations of the elementary effects (*i.e.* the outcome of the GSA) depending on the nature of the response variables using a procrustes analysis (Klingenberg et McIntyre 1998).

## 5.2 Materials and methods

### 5.2.1 Model definition

#### 5.2.1.1 Stage-structured model

Before integrating in our model the two individual-scale processes of interest (resource perception and energy supply management), we developed a sound demographical base. The population model was defined through 5 coupled ordinary and partial differential equations, thus characterising 5 developmental stages : diapausing pupae ( $P_D$ ), non-diapausing pupae ( $P_N$ ), adults ( $A$ ), eggs ( $E$ ) and larvae ( $L$ ). Figure 5.2 synthesises the flows between the stages. The system of equations 5.1 gives the mathematical description of the model of which the reaction terms are thoroughly described in 5.5. The energy (derivative in  $U$ ) and spatial (derivatives in  $x$  and  $y$ ) terms of the adult equation are detailed in §5.2.1.2 and §5.2.1.3 respectively.

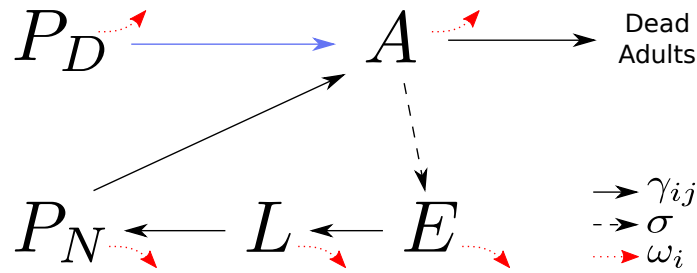


Figure 5.2 – Synthetic view of the stage-structured model. The letters stand for the diapausing pupae ( $P_D$ ), non-diapausing pupae ( $P_N$ ), egg ( $E$ ), larva ( $L$ ) and adults ( $A$ ). Dead Adults is a dummy sink state variable. The solid arrows represent conversion between state variables associated coefficients. The black arrows cycle occurs 2 to 3 times during the season. The solid blue arrow conversion occurs only once a year, at the beginning of the season. The dashed black arrow represents new individuals creation by eggs laying (with associated coefficient). The red dotted arrows represent mortality rates and refer to the 5 state variables.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial P_D(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})}{\partial t} &= \gamma_{P_D;A} P_D(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) - \omega_{P_D} P_D(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) \\
 \frac{\partial A(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})}{\partial t} &= \gamma_{P_D;A} P_D(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) + \gamma_{P_N;A} P_N(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) - \omega_A A(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) \\
 \frac{\partial E(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})}{\partial t} &= \sigma_{A;E} A(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) - \omega_E E(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) \\
 \frac{\partial L(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})}{\partial t} &= \gamma_{E;L} E(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) - \omega_L L(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) \\
 \frac{\partial P_N(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})}{\partial t} &= \gamma_{L;P_N} L(t; \mathbf{x}; \mathbf{y}) - \omega_{P_N} P_N(t; \mathbf{x}; \mathbf{y})
 \end{aligned} \tag{5.1}$$

In western Europe, *Delia radicum* activity season begins with temperature increase in April to end by October. The diapausing pupae are the resistant form (during cold seasons) from which new adults emerge to start the seasonal dynamics. We consider larva as a sessile stage (like egg and pupa), which is consistent regarding the spatial scale involved in the simulations (see §5.2.2). Hence only adults disperse and this is formalised in a heterogeneous diffusion term.

The model parameters were set from experimental data available from literature except for 5 of them : the mortality rates of the 5 stages ( $\omega_A, \omega_{P_D}, \omega_{P_N}, \omega_E, \omega_L$ ) whose values were studied in the sensitivity analysis.

### 5.2.1.2 Energy supply management

The two competing resources we study (feeding and laying sites) directly affect the energy supply of individuals and bring us back to the classical reproductive *vs.* survival trade-off. To account for flows in the energy supply of foraging individuals, we defined a fourth dimension (in addition to the 2+1 space and time dimensions) that we called the energetic dimension (noted hereafter  $U$  with  $U \in [0,1]$ ). It is worth mentioning that additional dimensions are frequently used to account for individual-level information in continuous population models (see Okubo 1980). For example an age dimension can be useful to model an age-dependent dispersion process. This energetic dimension is used to host a simplified dynamic energy budget (DEB, see Nisbet *et al.* 2000) whose flows intensities (*i.e.* energy inputs and outputs) depend on the type of land-cover. In simple terms, energy supply increases when individuals are feeding (*i.e.* located on feeding sites, in our case), and decreases otherwise (by laying, or just maintaining basal metabolism).

DEBs are usually coupled with individual-based models (Martin, Zimmer *et al.* 2012; Martin, Jager *et al.* 2013). Here we implemented a simple energy dynamics in our model through advection terms (*i.e.* directed flows) in the additional energy dimension,  $U$ . This DEB relies on an energetic landscape which was obtained by a conversion of the real landscape (*cf.* Figure 5.3) after space discretisation. Land-covers were grouped depending on their presumed effects on energy supply (*cf.* Figure 5.4). The conversion is based on 3 parameters :

$G_f > 0$  the feeding energetic gain (effective in feeding sites)

$G_l < 0$  the laying energetic cost (effective in laying sites)

$G_b < 0$  a temperature and mass independent proxy for basal metabolic rate (effective in the whole spatial domain).

They are combined in the following advection coefficient  $C(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  :

$$C(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = G_b + 1_f G_f + 1_l G_l \quad (5.2)$$

where  $1_f$  indicates if location  $(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  is a feeding site. Idem for  $1_l$  with laying sites.

In addition to these 3 parameters ( $G_b$ ,  $G_l$  and  $G_f$ ), another one was studied :  $U_i$  the level of energy allocated to the new emerging adults (*i.e.* their initial location in the energetic dimension). The second equation of the system 5.1 defines the population density of adults for every  $(\mathbf{x}; \mathbf{y}) \in \mathcal{D}$  and  $U \in [0,1]$  with  $D$  and  $C$  respectively

the diffusion and advection coefficients. Note that only adults (A) are located in the energetic dimension. Homogeneous Dirichlet conditions (null value specified on the boundary, see equation 5.3) were set on the lower boundary of the energetic dimension, thus simulating the death by starvation of individuals. On the upper energetic boundary ( $U = 1$ ), individuals simply accumulate.

$$A(t; x; y; U=0) = 0 \quad (5.3)$$

### 5.2.1.3 From resource perception to dispersion

Accounting for resource availability as a determinant of mobility in population models is a question recently explored from a 'place-based' angle (Cho et Kim 2013) where mobility was defined from local density-dependent resource availability (an issue generally associated with the theoretical concept of Ideal Free Distribution, Fretwell et Lucas 1969). Here we put density-dependence aside, which seems relevant regarding our biological model, thus focusing on resource perception. This process occurs inherently at the individual scale, as it relies on senses. Resource perception is commonly seen as a determinant of animal movement (Nathan et al. 2008) and hence, of the spatial distribution of populations (Benhamou et Riotte-Lambert 2012). Because of this, we assume here that diffusion intensity of the population at a given location depends on the quantity of resource the individuals can perceive at this same location.

Two exponentially decaying kernels were defined to simulate a spatially decreasing perception of the two competing resources. The exponential kernel is a simple and common form, and it has already been used in swarm models to describe perception (Shcherbacheva et Kauranne 2013). We thus defined the kernels  $K_f(d)$  for feeding sites and  $K_l(d)$  for ovipositing (standing for laying) sites :

$$K_f(d) = e^{-c_f d} \quad (5.4)$$

$$K_l(d) = e^{-c_l d} \quad (5.5)$$

where  $d$  is the distance to the focal point and  $c_f$  and  $c_l$  tune the perception ranges.

They are used to weight the effects of the elements of interest (*i.e.* the landscape features) with their distance to the focal point. From those perception kernels, we define the dispersion kernels  $F_f(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  and  $F_l(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  which sum to one in a hypothetical landscape entirely covered by the involved resource :

$$F_f(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = \frac{\int_{\mathcal{D}} K_f(d) 1_f(\mathbf{x}; \mathbf{y})}{\int_{\mathcal{D}} K_f(d)} \quad (5.6)$$

$$F_l(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = \frac{\int_{\mathcal{D}} K_l(d) 1_l(\mathbf{x}; \mathbf{y})}{\int_{\mathcal{D}} K_l(d)} \quad (5.7)$$

where  $1_f(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = 1$  if location  $(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  is a feeding site and 0 otherwise. Idem for  $1_l$  with laying sites. The domain  $\mathcal{D}$  is the whole simulation area and  $(\mathbf{x}; \mathbf{y}) \in \mathcal{D}$ .

The two previous sources of perceived stimuli sum to define the diffusion coefficient (*i.e.* the tendency to leave the current space unit) at the focal point  $(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  :

$$D(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = D_{min} + \alpha F_l(\mathbf{x}; \mathbf{y}) + \beta F_f(\mathbf{x}; \mathbf{y}) \quad (5.8)$$

where  $D_{min}$  is the minimal diffusion value in the absence of resource perception.  $\alpha$  and  $\beta$  are two coefficients used to weight the differential impacts of resources on the diffusion intensity. Consequently the heterogeneous dispersion process is tuned by 5 parameters :  $c_f$ ,  $c_l$ ,  $D_{min}$ ,  $\alpha$  and  $\beta$ . Homogeneous Neumann boundary conditions (null derivative specified on the boundaries, see equation 5.9) were set for the spatial dimensions.

$$\frac{\partial A}{\partial n}(\mathbf{t}; \mathbf{x}; \mathbf{y}) \Big|_{\mathcal{D}} = 0 \quad (5.9)$$

Equation 5.8 defines higher diffusion values inside the feeding and laying sites than outside, which is in fact a strong hypothesis requiring justification. It is generally accepted that individuals tend to stay longer (*i.e.* diffuse less) where they can forage for resource. Focusing on the diffusion process itself, it is also accepted that the "slower diffuser prevails" (Dockery *et al.* 1998) while competing for habitat, which paradoxically defines dispersal as "essential but not selected" (Cho et Kim 2013). Nonetheless, this always concerns the utilisation of a unique kind of resource

or habitat patches where the slower diffuser generally prevails in asymptotic time (thought as the evolutionary timescale) which might not concern crops seasonal invasions. Dealing with competing resources we touch another problem : not leaving one resource can be useless (*e.g.* remaining satiated in feeding sites) or even dangerous (*e.g.* keeping on laying with low energy). Since the model does not embed directed motions towards perceived and necessary resources, having a higher diffusion in the resource patch can avoid unrealistic (dangerous or useless) behaviours. This assumption ought to be relaxed in further developments. Incidentally, outside the resource patches, a diffusion increasing with the quantity of perceived resources seems rather logical.

### 5.2.2 Geographical and entomological data

Simulations occurred on a 4.5 km<sup>2</sup> domain (see Figure 5.3), subset of a 195 km<sup>2</sup> agricultural area in north-western France (Côtes d'Armor, 48°47'18" N 3°8'38" W) where a *D. radicum* population has been shown to be genetically homogeneous across the whole area (Josso 2012). The domain was discretised and converted in an energetic landscape based on the resource locations (see Figure 5.4).

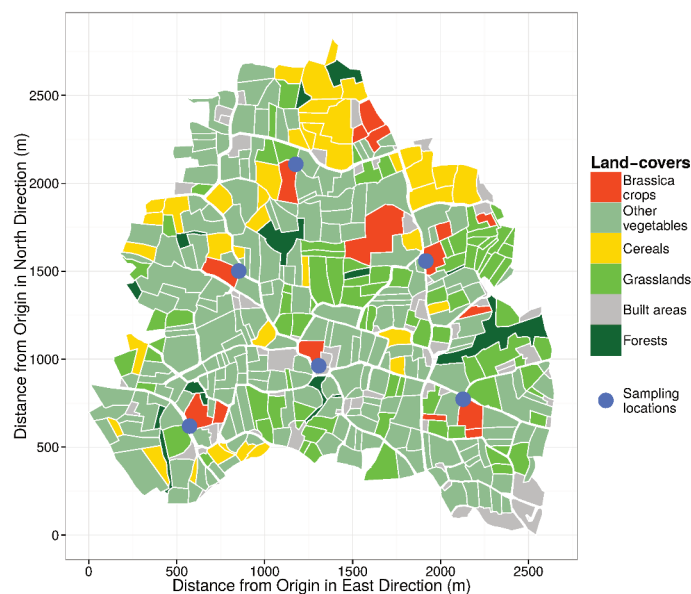


Figure 5.3 – Map of the simulation area. Colours correspond to summer 2011 land-covers. Blue circles indicate egg sampling locations in Brassica crops. Origin (0,0) is located at 48°47'18" N 3°8'38" W. Hedgerows are not displayed.

Geomatic information (crop limits, land-covers and hedgerow presence) and egg counts (in 6 locations of the subset area, at 11 dates during the activity season :

from early April to early June) were collected over two consecutive years (2010 and 2011). Sampling locations changed each year according to crop rotation.

The first adults of the season emerge from diapausing pupae in locations where eggs were laid at the end of the previous season. Therefore the plots sown to Brassica in 2010 were defined as the only sources of diapausing pupae as initial conditions of the simulations (occurring on 2011 land-covers). Their initial values were given by the mean observed density of pupae from samplings in the area in April 2011.

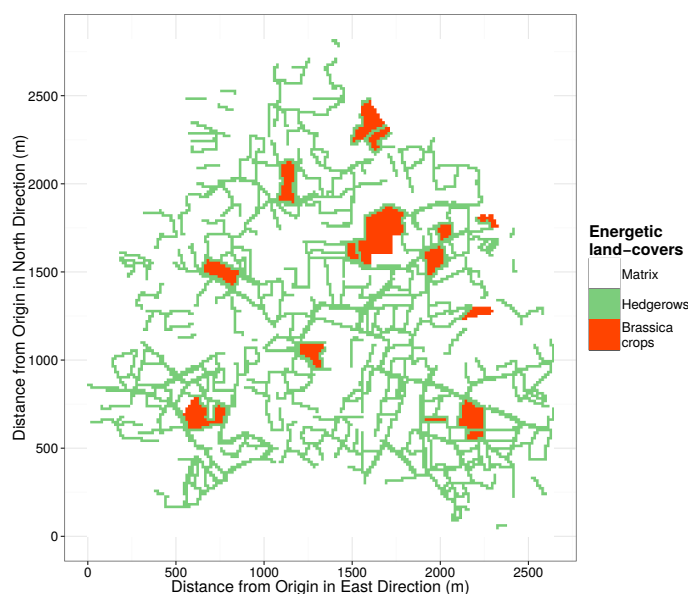


Figure 5.4 – Discretised map of the energetic landscape with resolution of 15m for the year 2011. Land-covers are grouped depending on their presumed effects on energy supply. Origin (0, 0), located at  $47^{\circ} 18''$  N  $8^{\circ} 38''$  W.

### 5.2.3 Initial conditions and numerical discretisation

The model being temperature dependent, and since a delay changes the temperature, a delay in the resolution beginning can not be computed from a simple translation in time. Therefore the dynamic is assessed within a period delimited by the first day of temperature survey to the first day of population survey (1 March 2011 to 11 April 2011). The starting day is predicted by an *ad hoc* optimisation procedure (Wood 2004) ensuring the concurrency in the first egg population peak of the discrete observation data and in the first egg population peak of the mean field (*i.e.* non-spatialised) simulation.

The partial and ordinary differential equations were solved with the finite difference methods in which explicit space is discretised and characterised by a matrix

Table 5.1 – Descriptions of the parameters studied in the sensitivity analysis with their respective exploration intervals.

Symbol	Description	Interval
	weight of laying resource on diffusion	0 ; 0:01
	weight of feeding resource on diffusion	0 ; 0:01
$c_f$	perception range for feeding sites	0:001 ; 0:01
$c_l$	perception range for laying sites	0:001 ; 0:01
$D_{min}$	minimal diffusion value	0:001 ; 0:01
$G_f$	energy gain rate while feeding	0 ; 0:1
$G_l$	energy gain rate while laying	0:1 ; 0
$G_b$	basal metabolic rate	0:1 ; 0
$U_i$	emerging adults energy supply	0:2 ; 0:5
$!_E$	eggs death rate	0:01 ; 0:1
$!_L$	larvae death rate	0:01 ; 0:1
$!_{P_N}$	non-diapausing pupae death rate	0:01 ; 0:1
$!_{P_D}$	diapausing pupae death rate	0:01 ; 0:1
$!_A$	adults death rate	0:01 ; 0:1

of land-cover dependent values. The spatial resolution was 15 m × 15 m which defined a 188 × 176 cell grid (*cf.* Figure 5.4). The energetic dimension was discretised in 40 steps. Simulation were done along a 990 (adaptative) time-step dimension, corresponding to 99 days.

## 5.2.4 Model analysis

### 5.2.4.1 Sensitivity analysis

The model is composed of 35 parameters, of which 21 have already been parameterised from literature data and/or experimentations (see table 5.3 in 5.5 for their descriptions and values). The 14 remaining parameters gather in 3 groups : mortality ( $!_A, !_{P_D}, !_{P_N}, !_E, !_L$ ), energy ( $G_b, G_l, G_f, U_i$ ) and perception ( $c_f, c_l, D_{min}, \dots$ ). Their exploration intervals (set from expert opinions) and summarised descriptions are reported in Table 5.1.

The resolution of the model lasts about 50 minutes on a 2 GHz core. We performed a Morris global sensitivity analysis (Morris 1991), a randomised one-at-a-time design, which is recommended for time-consuming models and large numbers of inputs (Cariboni *et al.* 2007). The aim of this analysis was to assess the relative importance of inputs (the  $k = 14$  parameters in our case) and groups of inputs



(mortality, perception and energy) regarding their effects on specified outputs of the model (Campolongo *et al.* 2007). Here, the outputs gathered in two kinds of metrics :

optimality metrics regarding reproductive efficiency of simulated populations : (1) number of eggs laid and (2) number of adults produced on the whole time and space of the simulation, respectively (and abusively) denoted  $E^R$  and  $A^R$  with

$$E := \int_{[Q^T]} \int_{[Q^1]} \int_{[Q^2]} E(t; x; y) dt dx dy \quad (5.10)$$

$$A := \int_{[Q^T]} \int_{[Q^1]} \int_{[Q^2]} A(t; x; y) dt dx dy dU \quad (5.11)$$

prediction metrics (sum of squared errors, SSE) allowing to compare simulated populations to (3) the field observations and to (4) a reference simulation, respectively noted hereafter  $SSE_{obs}$  and  $SSE_{ref}$ . The reference simulation was computed from a set of parameters whose values were the means of their respective intervals explored by the GSA.

We therefore accounted for the elementary effects of all  $k = 14$  parameters by their sequential displacement on a  $Q$  level grid (with  $Q = 16$  levels here) with a  $Q=2 = 8$  level grid jump, as recommended by Morris 1991. We briefly describe the process : once every parameter had been changed in value, the model had run  $k + 1$  times and this leads to one elementary effect by parameter. This is called a trajectory and we iterated its computation  $r$  times ( $r = 100$  trajectories in the input space with random starting points) to identify the central tendency ( ) and the spread ( ) of the elementary effects of each input on the specified output. Hence the model resolution was run  $r \cdot (k + 1) = 1500$  times. At the end, the 14 parameters were displayed in a two-dimensional space :  $\mu$  (the absolute mean of elementary effects) *vs.*  $\sigma$  (the standard deviation of elementary effects). Four parameter rankings were computed, *i.e.* one for each output metric.

#### 5.2.4.2 Procrustes analysis

Spatial homologies (*i.e.* matching degree of two superimposed objects after optimally translating, rotating and uniformly scaling them) between the rankings were assessed by a procrustes analysis. This procedure is often used for anatomical comparisons (Myers *et al.* 2006 ; Rego *et al.* 2006) but also with multivariate analysis

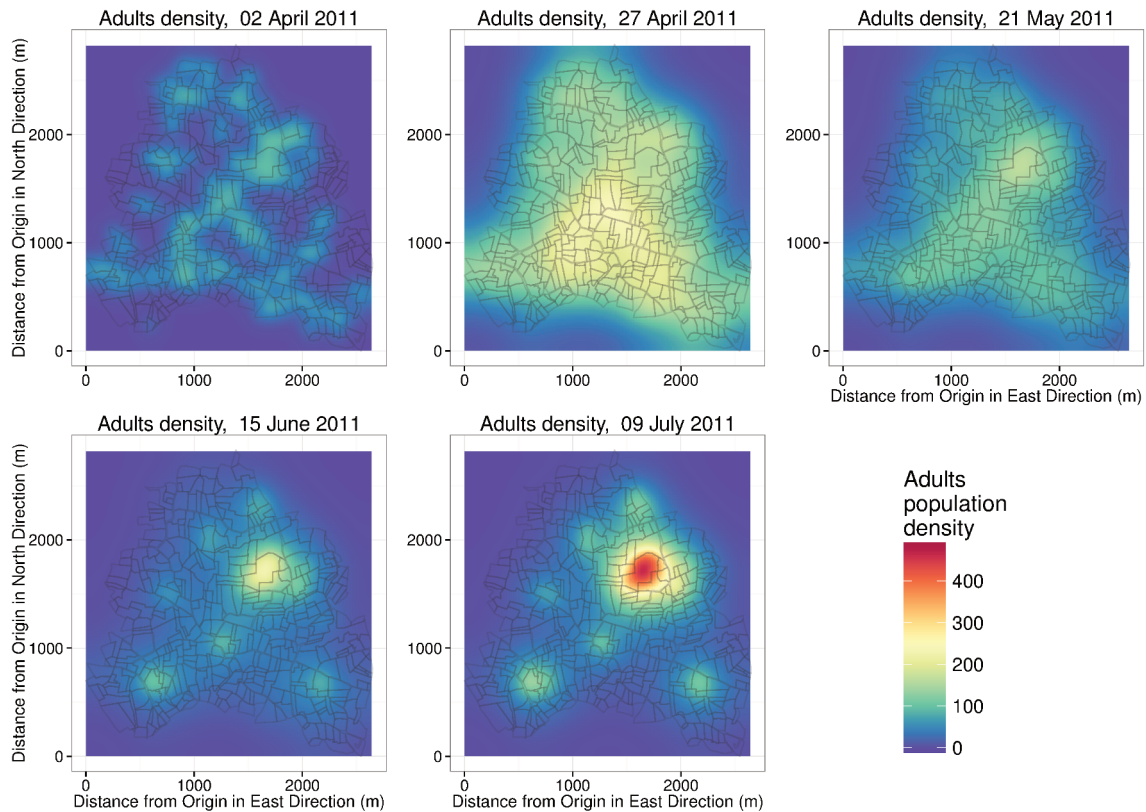


Figure 5.5 – Simulated spatial distribution of the adults across the agricultural landscape at 5 dates in the activity season. Population densities were summed over the energetic dimension and displayed on the 2 space dimensions. Parameters that fitted the best (with SSE) the observations were used as simulation inputs. Grey polygons in transparency represent the plots and roads. Coordinates of the origin are located at  $47^{\circ} 18''$  N  $8^{\circ} 38''$  W. See in supplementary materials the video of the whole simulation.

(see *e.g.* Peres-Neto et Jackson 2001). We thus determined if the locations of the parameters in the 2D space ( $\theta^2$ ,  $\theta^1$ ) for the 4 rankings had similar spatial configurations and hence, if the 4 output metrics responded the same way to the model parameterisation. Similarities in spatial configurations were investigated with geometrical operations : rotational, homothetic, translational and reflecting transformations, and non-randomness significance was tested with pairwise *protests* (from Oksanen *et al.* 2013).

The model and the analysis were developed in GNU R (R Core Team 2016). Codes are available upon request.

## 5.3 Results

### 5.3.1 Model resolution

The concurrency of the first demographic peak in the observation data and the predictions was ensured for simulations starting the 1<sup>st</sup> of April 2011, *i.e.* 10 days before the first field observation date. The simulations were stopped the 9<sup>th</sup> of July which delimits a 99 days simulation.

Figure 5.5 shows the evolution in time of the patterns exhibited by the spatial dynamics of the pest population. The spatial distribution of adults is displayed at 5 dates in the activity season on the whole simulation area. Adults emerging in plots sown to Brassica in 2010 (see the '2 April' panel), dispersed across the whole area (see the '27 April' panel), and persisted where Brassica crops were located in 2011 (see the '15 June' panel). Infestation was particularly critical in plots sown to Brassica in 2010 and 2011 consecutively (see the '9 July' panel). This effect increases with field size : the largest plots hosted the highest densities (in red on Figure 5.5).

### 5.3.2 Sensitivity analysis

Sensitivity diagrams are reported in Figures 5.6A to 5.6D. From a practical angle, the rightmost parameters (*i.e.* with high  $\beta$  values) are interpreted as the most important regarding linear and additive effects on the specified model output. Whereas the uppermost ones (*i.e.* with high  $\beta$  values) impact the specified output non-linearly and/or with interactions with other parameters. Parameters lying below the oblique grey line ( $\beta = 2 \text{SEM}$  with  $\text{SEM} = \frac{\sigma}{\sqrt{r}}$  and  $r$  being the number of trajectories, SEM standing for Standard Error of the Mean) have a statistically significant non-zero impact on the model output with a 95% confidence interval (Morris 1991 ; Wainwright *et al.* 2014). Here we see that nearly all parameters have significant impacts on the 4 outputs of interest.

Figure 5.6 highlights the fact that predictive and reproductive metrics are mostly driven by the mortality terms. It is worth noting the importance of the basal metabolic cost  $G_b$  and the fact that the *Energy* category outreached the *Mortality*'s regarding the  $\text{SSE}_{\text{obs}}$  output (Figure 5.6D).

Beyond this single difference, the four panels on Figure 5.6 show very similar configurations. This could mean that the four outputs respond similarly to the model

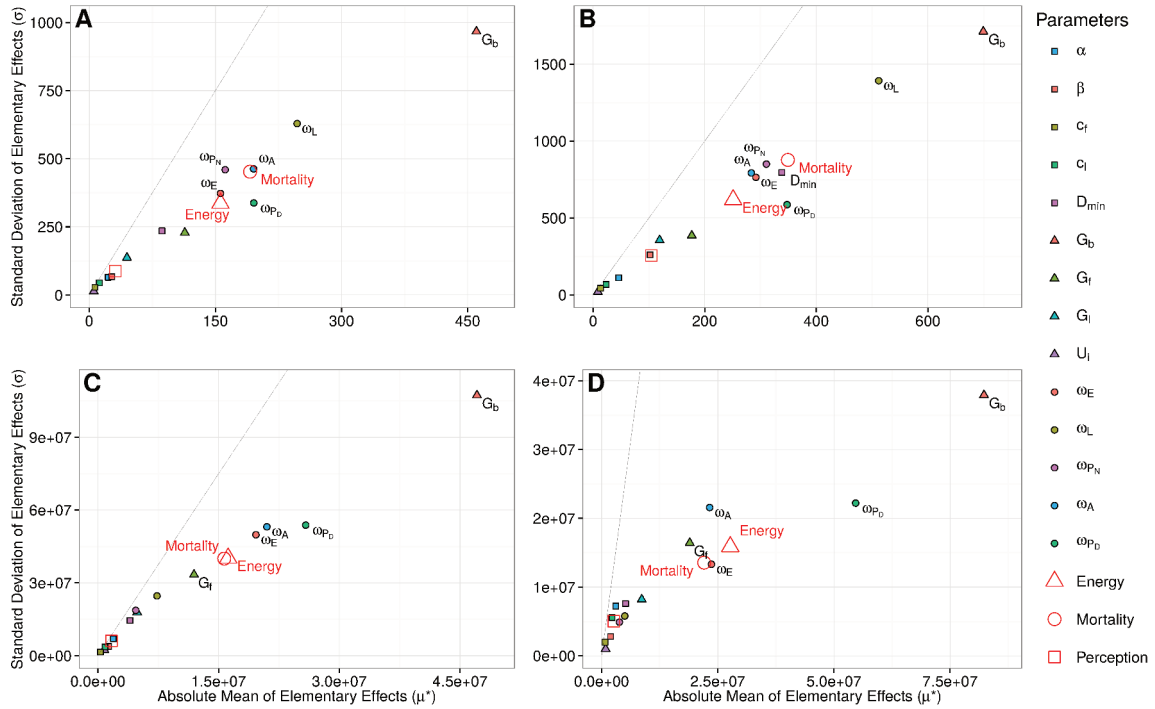


Figure 5.6 – Absolute mean  $\mu^*$  vs. standard deviation of elementary effects obtained from the Morris method. Elementary effects of 14 parameters were studied on 4 output metrics : (A)  $SSE_{ref}$ , (B)  $SSE_{obs}$ , (C)  $SSE_{ref}$  and (D)  $SSE_{obs}$ . See §5.2.4.1 for the definitions of the outputs. The oblique grey lines correspond to  $\mu^* = \sigma$ . The empty shape symbols stand for mean and standard deviation of the corresponding shape parameters, they represent the 3 groups of parameters in the mortality/demography, energy budget and perception-based spatial dynamics.

parameterisation. We undertook a procrustes analysis to assess the existence of spatial homologies in the parameters locations in the Morris space which is the planar representation of spread *vs.* mean of elementary effects.

### 5.3.3 Procrustes analysis

Table 5.2 reports the pairwise non-randomness permutation tests for the homologies. An additional output was used as a control : the computation times needed to solve the model with the current set of parameters. The four configurations appeared to be spatial homologies (CI : 95%) of each other but different from the control configuration. All pairwise configuration tests responded the same when only focusing on the seven (out of fourteen) most impacting parameters (table not shown here).

Table 5.2 – Pairwise *protests* (procrustes non-randomness significance tests,  $10^4$  permutations) between the locations of the 14 parameters in the Morris space for the 4 studied outputs. The fifth output : computation time, is added as a control for significance. Asterisks mark the level of significance for the non-randomness of the spatial homologies. See §5.2.4.1 for the definition of the outputs.

	R	R			
R	E	A	SSE <sub>obs</sub>	SSE <sub>ref</sub>	comp. time
R <sub>E</sub>	0:001				
R <sub>A</sub>	0:001	0:001			
SSE <sub>obs</sub>	0:019	0:007	0:001		
SSE <sub>ref</sub>	0:004	0:001	0:001	0:001	
comp. time	0:196	0:41	0:73	0:76	0:01

## 5.4 Discussion and perspectives

### 5.4.1 Model behaviour

Both the perceptive and energetic processes implemented in the model lead to a qualitatively realistic spatio-temporal complexity (see Figure 5.5). The model exhibited severe outbreaks in plots sown to Brassica on the two consecutive years. Indeed, the absence of rotation on a Brassica plot allows the young adults to oviposit soon after emerging at relatively little dispersal expense. Furthermore, the fact that the largest plot appeared to host the highest densities can be an interesting hypothesis to test in further studies. These plots have the lowest perimeter/area ratios, which means in our case the lowest feeding/laying sites ratio. This result highly depends on the energetic coefficients  $G_f/G_l$  ratio whose value determines the optimal (regarding fecundity) plot area for the pest population. The literature on the subject states that, in the field, *Delia radicum* has a very low egg renewal rate, making unlikely a second batch of eggs to be matured and oviposited during the female's life (Finch 1971). When comparing model predictions with field data, we thus expect the feeding sites to be of lesser necessity and therefore the largest plots to be the most densely populated.

### 5.4.2 Model sensitivity analysis

The sensitivity analysis reveals the main result of the study : parameters associated with the perceptive and energy supply management processes showed statistically significant impacts on the specified model outputs (Figure 5.6). Focusing on

their relative importance, even if the demographic parameters (*i.e.* mortality rates) were overall the most critical, the energy related ones also had remarkable effects, specially on the prediction performance where they outreached demography. This emphasises the interest of having energy dependent death rates because, given the current construction of the model, the energetic dimension only acts as an additional mortality source, even if it is more complex and spatialised than the others (as displayed on Figure 5.1). Although the perception related parameters are significant, they appear less determinant than the demographic and energetic ones. This may be explained by the purely diffusive impact of perception which can be seen as quite unrealistic : the perception of a stimulus naturally gives rise to directed motions, which are not embedded in the model for now.

When looking more precisely inside parameter categories, we notice the role of  $D_{\min}$  (the minimal value for the diffusion coefficient) and  $G_b$ , the cost of life maintenance (which can be seen as a proxy for Basal Metabolic Rate). Both are the only parameters in their category which apply over the whole spatial domain . Their critical impact on the outputs might be due to the purely diffusive aspect of the spatial dynamics simulated here. Indeed, even spatialised, a diffusion term produces isotropic density displacements at the local scale. At the landscape scale, no convergence is expected towards any patches and thus, the parameters asymptotically impact the outputs proportionally with their respective land-cover proportion (*e.g.* the impact of  $c_f$  and  $G_f$  is directly depending on the proportion of feeding sites in the landscape). This highlights again the need for directed motions as the suitable reaction to resource perception, giving rise to more deterministic foraging-dependent space-use patterns.

It is worth noting one important point : the studied parameters generally respond in a highly non-linear way (or interacting with one another), which should make them hardly identifiable using optimisation algorithms (Ruano *et al.* 2011). This supports the need for model reduction, possibly through more experimental parameterisation when possible. Indeed, as our competing resources are both energy related and merge in an energetic dimension, some experimental endeavours (mostly biochemical) might help in setting values or at least constraints.

The significant spatial homologies between the Morris rankings (see Table 5.2) allow to link the outputs through their similar reactions to parameterisation. The homology between the two prediction related outputs ( $SSE_{\text{obs}}$  and  $SSE_{\text{ref}}$ ) ensures that the adequacy between the model predictions and the noisy observations is impacted by parameterisation the same way as the adequacy between the model predictions and one reference simulation (*i.e.* without noise, essentially). Therefore,

the simulated time series can be compared and concluded similar to observations, which assesses a certain level of realism of the model. Nevertheless, the most important homology is the robust link between  $SSE_{obs}$  and the reproductive performance outputs ( $A_R$  and  $E_R$ ). The former ( $SSE_{obs}$ ) is the observable part of the ecological system, while  $A_R$  and  $E_R$  are latent variables (*i.e.* not observable) of the system carrying a deeper theoretical meaning as they approximate the mean fitness of the population. The fact that both outputs react the same way to parameterisation can be seen as an evidence of the model's ability to access this theoretical latent variables of interest while working on temporally, spatially and specifically (regarding state variables) censored observations.

### 5.4.3 Future prospects

Animal movements approximated by diffusion processes are by definition non-oriented (or unbiased) (Okubo 1980), thus corresponding to local responses (*i.e.* leave or not the current location) to local stimuli (*e.g.* resource availability in current position or internal state like energy supply). However, relying exclusively on diffusion evinces the theoretical limits highlighted by the sensitivity analysis. We propose here a half-way solution by generating a diffusion mapping (*i.e.* local responses) from the global landscape features (*i.e.* non-local stimuli). This attempt to link perception and diffusion in a continuous (Eulerian) population model (as did Briscoe *et al.* 2002) has the advantage of simplicity. However, modelling perception-based foraging relies heavily on directed motions (Mueller, Fagan *et al.* Grimm 2010) which often play a key role in classical space-use models (Moorcroft *et al.* Lewis 2006; Turchin 1998). Therefore including them should be the next step. By accounting for their costs in the energetic dimension, we should be able to apprehend optimality regarding space-use through an optimal foraging perspective, which would be an original attempt with an Eulerian population model.

Obviously this work ascertains a huge need for data, populational of course but also individual, regarding energy supply as well as individual movements. Technical advances in bio-logging (Jonsen, Basson *et al.* 2013) should help to link resource intakes (and hence energy supply) to animal movements and landscape covariables. For example, McClintock *et al.* 2013 combined location data with stomach temperatures to link foraging behaviours and space-use. Very rapid developments in tracking devices (tags and antennas) and miniaturisation already allow the largest insects (*e.g.* carabid beetles, bumblebees, butterflies and even bees) to be fitted with tags (Daniel Kissling *et al.* 2013; Wikelski *et al.* 2010; Ovaskainen *et al.* 2008) which



holds some promise concerning smaller insects (Pennisi 2011). On the other hand, landscape information on structure and composition is now widely available regardless of the biological model. Landscape must not be neglected as it plays an eminent role in spatially explicit models and can easily be integrated through geomatic data. Landscape can also be included in sensitivity analysis (through synthetic variables) to help in understanding the links between the landscape and the ecological processes it hosts (as did Vinatier *et al.* 2013). Finally we agree with Tschardtke et Brandl 2004 on the need for more plant-insect population data on large spatial scales. Crop rotation is known to be a determinant of pest persistence and invasion outbreaks, which also came out of our simulation. We thus emphasise on the need for long-term populational and geographical surveys in order to arise at a better understanding of multi-seasonal dynamics.

#### 5.4.4 Concluding remarks and eventual application

Our PDE-based approach fully leverages the dynamic resolution of a reaction-diffusion equation along a temporal dimension while embedding two lower-scale processes as determinant of its outcome (in a mechanistic way). This model has been developed to be highly responsive to landscape structure and composition. It is therefore particularly well suited for landscape-oriented applications, in which its mechanistic responses to spatial heterogeneity might help in driving pest management at the landscape scale. Such coupled applications have already been brought forward studying the impacts of virtual landscape modifications on simpler continuous population models (either being pests, pathogens or beneficial organisms) by *e.g.* Retho *et al.* 2008 or Papaix *et al.* 2014. We consider this model as an accurate tool for studying the impacts of the spatial distribution of competitive resources, be they polygonal (as fields), linear (as hedgerows) or scattered across the landscape (in a less anthropic layout). On the other hand, the recent advances in agricultural landscape models (Kieu *et al.* 2013) enable to simulate a variety of field arrangements (and ensuing resource distributions for a given organism), as well as their sequential modifications towards realistic agricultural management policies. With such technical perspectives, light is expected to be shed on the mechanisms driving pest reactions to agricultural mosaics in forthcoming applications.



## Acknowledgement

This work was funded by the Plant Health and Environment division of the French National Research Institute for Agriculture (INRA). Field data were obtained from two projects funded by the *Régions Bretagne et Pays de la Loire* (*PBI-Pays* project - coordination "Pôle agronomique Ouest") and the *GIS PIClé* (*Brassinse* project). YB was supported by a Ph.D. grant from the *Région Bretagne* and the Plant Health and Environment division (INRA). We also thank A. Cadero for her participation in this work, J. Saulais who managed both projects, and the many people who collected field data.

## 5.5 Appendix : Description of the model and experimental parameterisation

### 5.5.1 Stage-structured model

The *Delia radicum* population dynamics is structured in five stages (eggs  $E$ , larvae  $L$ , diapausing pupae  $P_D$ , non-diapausing pupae  $P_N$  and adults  $A$ ), modelled distinctively as proposed by [Sondgerath et Muller-Pietralla 1996](#). We developed a reaction-diffusion model where the stages are defined by the five state variables of the system 5.12. All state variables are specified with reaction terms composed by development rates  $\beta_{i,j}$  (determining flows from state variables  $i$  to  $j$ ) and mortality rates  $\mu_i$ . The egg state variable has an additional reproduction (or oviposition) rate  $\beta_{0,0}$  determining the creation of new individuals. The development rates are defined with temperature dependent functions, and reproduction rates with a temperature and land-cover dependent function (see 5.13).

The adult state variable encompasses two other terms : a heterogeneous diffusion term  $D$  describing the land-cover dependent flows of adult individuals across the 2-dimensional space, and an advection term  $C$  determining the sense energy supply evolves in a given location depending on the associated land-cover. The governing equations are written as follows. For  $(x; y) \in \mathbb{R}^2$ ,  $t \in [t_i; T]$ ,  $U \in [0; 1]$

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial P_D(t; x; y)}{\partial t} &= P_{D;A} P_D(t; x; y) - P_D P_D(t; x; y) \\
 \frac{\partial A(t; x; y) U}{\partial t} &= P_{D;A} P_D(t; x; y) + P_{N;A} P_N(t; x; y) - A;:(A(t; x; y) U \\
 &\quad + A(t; x; y) U D(x; y) \left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) A(t; x; y) U \\
 &\quad + \frac{\partial D(x; y) \frac{\partial A(t; x; y) U}{\partial x}}{\partial x} + \frac{\partial D(x; y) \frac{\partial A(t; x; y) U}{\partial y}}{\partial y} \\
 &\quad - C(x; y) \frac{\partial A}{\partial U}(t; x; y) U \\
 \frac{\partial E(t; x; y)}{\partial t} &= (x; y; A(t; x; y) - E;L(E(t; x; y) - E E(t; x; y) \\
 \frac{\partial L(t; x; y)}{\partial t} &= E;L(E(t; x; y) - L;P_{ND} L(t; x; y) - L L(t; x; y) \\
 \frac{\partial P_N(t; x; y)}{\partial t} &= L;P_N(L(t; x; y) - P_{N;A} P_N(t; x; y) - P_N P_N(t; x; y)
 \end{aligned}$$

### 5.5.2 Initial conditions

Initial conditions were defined as :

$$\begin{aligned}
 & \left( \begin{aligned}
 P_D(x; y; t=0) &= P_{D_0}(x; y) \\
 P_N(x; y; t=0) &= A(t=0; x; y) = E(x; y; t=0) = L(x; y; t=0) = 0
 \end{aligned} \right. \quad (5.12)
 \end{aligned}$$

with  $P_{D_0}(x; y)$  the density of diapausing pupae at the beginning of the season such that :

$$P_{D_0}(x; y) = \begin{cases} < N_P & \text{if } (x; y) \text{ is located in a plot sown to Brassica in 2010} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (5.13)$$

with  $N_P$  the mean number of diapausing pupae encountered in a spatial resolution (area = 225m<sup>2</sup>) occupied by brassica crops in 2010 is computed as

$$N_P = N_{seed} \quad N_{P=seed} = 4400 \quad (5.14)$$

with  $N_{seed} = 400$  denotes the number of cabbage seedlings in a 225m<sup>2</sup> cultivated area and  $N_{P=seed} = 11$  the mean number of pupae encountered around a cabbage seedling (data from [Josso 2012](#)).

### 5.5.3 Boundary conditions

Homogeneous Neumann boundary conditions were applied on the boundary of (the spatial domain) for the motile stage :

$$\frac{\partial A}{\partial n}(t; x; y) \Big|_{\partial \Omega} = 0 \quad (5.15)$$

where  $n$  is the normal to the boundary  $\partial \Omega$ .

Homogeneous Dirichlet condition is applied on the lower boundary of the energetic dimension  $A(t; x; y; \neq 0) = 0$ . On the upper boundary individuals simply accumulates.

### 5.5.4 Numerical resolution

The model was solved with operator-splitting. The reaction terms were solved with a fourth order explicit Runge-Kutta scheme. The diffusion term was solved with a second order semi-implicit scheme called *Alternating Direction Implicit* (ADI, also known as Douglas-Peaceman-Rachford scheme from [Peaceman et Rachford 1955](#), which is unconditionally stable as stated by [Douglas et Gunn 1964](#)). The advection was solved by a simple first order *upwind* scheme. We refer the reader to [Press et al. 2007](#) for the description of those three schemes.

### 5.5.5 Reaction terms parameterisation

Parameters and temperature dependence were assessed with data from [Spencer et Miller 2002](#); [Finch et Collier 1985](#); [Eckenrode et Chapman 1971](#); [Swales 1963](#); [Zabirov 1961](#) for the development rates and from [Lepage 2010](#) for the reproduction rate. The parameterisations were done with a non-linear least squares method ([Bates et Watts 2007](#)).

The reproduction function (equation 5.16) depends on the temperature and on the land-cover in position  $(x; y)$ .

$$r(x; y) = 1_B(x; y) \frac{Y_{max}}{e^{a+b} \frac{\max}{\max} \frac{\max}{opt} \frac{\max}{opt}} \quad (5.16)$$

where  $1_B(x; y)$  defines a spatially heterogeneous growth rate following :

$$1_B(x; y) = \begin{cases} 1 & \text{if } (x; y) \text{ is located in a Brassica crop} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

The development rates follow the temperature dependent functions described in the system 5.17. These functions were gathered and described by (Smits *et al.* 2003). The functions were selected for their goodness of fit.

$$\begin{aligned}
 r_{L;L}(\theta) &= b(\theta; \theta_{min}) (1 - e^{c(\theta - \theta_{max})})^2 \\
 r_{L;P_N}(\theta) &= a_l (\theta; \theta_{min}) (\theta; \theta_{max})^{\frac{1}{m_l}} \\
 r_{P_N;A}(\theta) &= a_p (\theta; \theta_{min}) (\theta; \theta_{max})^{\frac{1}{m_p}} \\
 r_{P_D;A}(\theta) &= a_p (\theta; \theta_{min}) (\theta; \theta_{max})^{\frac{1}{m_p}} \\
 r_{A;:}(\theta) &= (e^{-a_{max}} \frac{a_{max}}{\theta})
 \end{aligned} \quad (5.17)$$

All the experimentally set parameters are listed in the table 5.3.

Table 5.3 – Experimentally identified parameters of the population dynamics model

Symbol	Value	Meaning
a	6.21	scale parameter
b	-0.14	shape parameter
$Y_{\max}$	171.0	-
opt	16.65	optimal laying temperature
max	30.55	maximal laying temperature
b	$3.375 \cdot 10^{-2}$	Ratkowsky parameter
e;min	0	minimal temperature for egg survival
e;max	40.0	maximal temperature for egg survival
c	$7.083 \cdot 10^{-2}$	Ratkowsky parameter
$a_l$	$2.344 \cdot 10^{-5}$	scale parameter
l;min	3.548	minimal temperature for larva survival
l;max	35.0	maximal temperature for larva survival
$m_l$	1.334	shape parameter (skewness)
$a_p$	$5.564 \cdot 10^{-5}$	scale parameter
p;min	2.63	minimal temperature for pupa survival
p;max	30.0	minimal temperature for pupa survival
$m_p$	1.754	shape parameter (skewness)
	$6.539 \cdot 10^{-2}$	basal development rate
	$1.5225 \cdot 10^{-1}$	-
a;max	30.0	maximal temperature for adult survival
	6.44415	difference between maximal and optimal temperature for adult development

## Références de la partie II

- Bates, Douglas M. et Donald G. Watts (2001). *Nonlinear Regression Analysis and Its Applications*. en. Wiley (p. 96).
- Benhamou, Simon et Louise Riotte-Lambert (2012). "Beyond the Utilization Distribution : tifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited". In : *Ecological Modelling* 227, p. 112-116. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380011006033> (cf. p. 81).
- Briscoe, Brian K., Mark A. Lewis et Stephen E. Parrish (2002). "Home range formation in woodrats due to scent marking". en *Bulletin of Mathematical Biology* 64.2, p. 261-284 (p. 92).
- Campolongo, Francesca, Jessica Cariboni et Andrea Saltelli (2007). "An effective screening design for sensitivity analysis of large models". en *Environmental Modelling and Software*. Modelling, computer-assisted simulations, and mapping of dangerous phenomena for hazard assessment 22.10, p. 1509-1518. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815206002800> (cf. p. 86).
- Cariboni, J., D. Gatelli, R. Liska et A. Saltelli (2007). "The role of sensitivity analysis in ecological modelling". *Ecological Modelling*. Special Issue on Ecological Informatics : Biologically Inspired Machine Learning 4th Conference of the International Society for Ecological Informatics 203.1-2, p. 167-182. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380006005733> (cf. p. 85).
- Chen, Xinfu, Richard Hambrook et Yuan Lou (2008). "Evolution of conditional dispersal : a reaction-diffusion-advection model". *Journal of Mathematical Biology* 57.3, p. 361-386. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-008-0165-6> (cf. p. 69).
- Cho, Eunjoo et Yong-Jung Kim (2013). "Starvation Driven Diffusion as a Survival Strategy for Biological Organisms". *Bulletin of Mathematical Biology* 75.5, p. 845-870. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s11538-013-9633-1> (cf. pp. 81, 82, 116, 117).
- Coaker, T. H. et S. Finch (1970). "The cabbage root fly, *Eristalisia brassicae* (Bouche)." *Annual Report of the National Vegetable Research Station* 21, p. 23-42 (p. 76).
- Daniel Kissling, W., David E. Pattemore et Melanie Hagen (2013). "Challenges and prospects for the telemetry of insects : Insect telemetry". *Biological Reviews*, n/a-n/a. url : <http://doi.wiley.com/10.1111/brv.12012> (cf. p. 92).
- Dockery, Jack, Vivian Hutson, Konstantin Mischaikow et Mark Pernarowski (1998). "The evolution of slow dispersal rates : a reaction-diffusion model". *Journal of Mathematical Biology* 37.1, p. 61-81. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s002850001200> (cf. p. 82).
- Douglas, Jim Jr. et James E. Gunn (1964). "A general formulation of alternating direction methods". en. *Numerische Mathematik* 6.1, p. 428-451. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF01386000> (cf. pp. 96, 180).
- Eckenrode, C. J. et R. Keith Chapman (1971). "Effect of Various Temperatures upon Rate of Development of the Cabbage Maggot Under Artificial Conditions". *Annals of the Entomological Society of America* 64.5, p. 1079-1083 (p. 96).

- Fagan, William F., Mark A. Lewis, Michael G. Neubert et P. Van Den Driessche (2002). "Invasion theory and biological control". *Ecology Letters* 5.1, p. 148-157 : [http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0\\_285.x](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0_285.x) (cf. pp. 75, 116).
- Finch, S. (1971). "The Fecundity of the Cabbage Root Fly (*Delia brassicae*) Under Field Conditions". en. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 14.2, p. 147-160 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1971.tb00152.x> (cf. p. 90).
- Finch, S (1989). "Ecological considerations in the management of pest species in vegetable crops". In *Annual Review of Entomology* 34.1, p. 117-137 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001> (cf. pp. 76, 117).
- Finch, S. et Christine M. Ackley (1977). "Cultivated and wild host plants supporting populations of the cabbage root fly". en *Annals of Applied Biology* 85.1, p. 13-22 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7348.1977.tb00626.x> (cf. p. 76).
- Finch, S. et Rosemary H. Collier (1985). "Laboratory studies on aestivation in the cabbage root fly (*Delia radicum*)". en. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38.2, p. 137-143 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03510.x> (cf. p. 96).
- Fretwell, Stephen Dewitt et Henry L. Lucas (1969). "On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds : I. Theoretical development". *Biological Journal of the Linnean Society* 19.1, p. 16-36 : <http://link.springer.com/10.1007/BF016> (cf. p. 81).
- Hawkes, C. et T. H. Coaker (1979). "Factors Affecting the Behavioural Responses of the Adult Cabbage Root Fly, *Delia brassicae*, to Host Plant Odors". en *Entomologia Experimentalis et Applicata* 25.1, p. 45-58 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1979.tb02847.x> (cf. p. 68).
- Houston, Alasdair I. et John M. McNamara (2014). "Foraging currencies, metabolism and behavioural routines". en *Journal of Animal Ecology* 83.1, p. 30-40 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12096> (cf. pp. 76, 110, 123).
- Jonsen, Ian D. et Lenore Fahrig (1997). "Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure". *Landscape Ecology* 12.3, p. 185-197 : <http://link.springer.com/article/10.1023/A%3A1007961> (cf. pp. 74, 115).
- Jonsen, I.D., M. Basson, S. Bestley, M.V. Bravington, T.A. Patterson, M.W. Pedersen, R. Thomson, U.H. Thygesen et S.J. Wotherspoon (2013). "State-space models for bio-loggers : A methodological road map". *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 88-89, p. 34-46 : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0967064511> (cf. p. 92).
- Josso, Celine (2012). "Ecologie des interactions entre la *Delia radicum* et ses ennemis naturels : de la parcelle au paysage". Thèse de doct. Université de Rennes 1. <http://www.theses.fr/2012REN1S> (cf. pp. 76, 83, 95).
- Josso, Celine, Anne Le Ralec, Lucie Raymond, Julia Saulais, Jacques Baudry, Denis Poinso et Anne Marie Cortesero (2013). "Effects of field and landscape variables on crop colonization

- and biological control of the cabbage root fly (*Delia radicum*). en. In *Landscape Ecology* 28.9, p. 1697–1715 [url :http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9928-3](http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9928-3) (cf. pp. 76, 115, 118).
- Kieu, Kien, Katarzyna Adamczyk-Chauvat, Herve Monod et Radu S. Stoica (2013). "A complete random  $T$ -tessellation model and Gibbsian extensions". *Spatial Statistics* 6, p. 118–138. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211675314000572](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211675314000572) (cf. p. 93).
- Klingenberg, C. P. et G. S. McIntyre (1998). "Geometric morphometrics of developmental instability : Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods". *Evolution* 52.5, p. 1363–1375 (cf. p. 78).
- Le Ber, F., C. Lavigne, K. Adamczyk, F. Angevin, N. Colbach, J. -F. Mari et H. Monod (2009). "Neutral modelling of agricultural landscapes by tessellation methods—Application to flow simulation". *Ecological Modelling*. Selected Papers on Spatially Explicit Landscape Modelling : Current practices and challenges 220.24, pp. 1336–1345 / [www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009004556](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009004556) (cf. pp. 8, 13, 74, 125, 135).
- Lepage, M. P., G. Boivin, J. Brodeur et G. Bourgeois (2014). "Oviposition Pattern of Early-Late-Emerging Genotype *Delia radicum* (Diptera : Anthomyiidae) at Different Temperatures". en. *Environmental Entomology* 43.1, p. 178–186. <http://ee.oxfordjournals.org/content/43/1/178> (cf. p. 76).
- Lepage, Marie-Pier (2006). *Étude de l'impact de la température et de l'humidité sur la survie et la dynamique de la ponte de la mouche du chou (Delia radicum L.)* Rapp. tech. Université de Montréal (cf. p. 96).
- Martin, Benjamin T., Tjalling Jager, Roger M. Nisbet, Thomas G. Preuss, Monika Hammers Wirtz et Volker Grimm (2013). "Extrapolating ecotoxicological effects from individual populations : a generic approach based on Dynamic Energy Budget theory and individual-based modeling". *Ecotoxicology* 22.3, p. 574–583. <http://link.springer.com/10.1007/s10646-013-1049-1> (cf. p. 80).
- Martin, Benjamin T., Elke I. Zimmer, Volker Grimm et Tjalling Jager (2012). "Dynamic Energy Budget theory meets individual-based modelling : a generic and accessible implementation of DEB theory in an IBM context". *Methods in Ecology and Evolution* 3.2, p. 445–449 : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2011.00166.x> (cf. p. 80).
- McClintock, Brett T., Deborah JF Russell, Jason Matthiopoulos et Ruth King (2013). "Combining individual animal movement and ancillary biotelemetry data to investigate population activity budgets". *Ecology* 94.4, p. 838–849. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/12-0954> (cf. p. 92).
- McKenzie, H. W., E. H. Merrill, R. J. Spiteri et M. A. Lewis (2012). "How linear features predict predator movement and the functional response". *Interface Focus* 2.2, p. 205–211 : <http://rsfs.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsfs.2011.0086> (cf. pp. 75, 118).
- Moorcroft, Paul et Mark A. Lewis (2006). *Stochastic Home Range Analysis*. en. Princeton University Press (cf. pp. 16, 75, 92, 118, 145).



- Morris, Max D. (1991). "Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments". In : *Technometrics* 33.2, p. 161. url : <http://www.jstor.org/discover/10.2307/1269043?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=211047270551378> (cf. pp. 85, 86, 88).
- Mueller, Thomas et William F. Fagan (2008). "Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distribution". *Oikos* 117.5, p. 654-664. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x/abstract> (cf. pp. 75, 118).
- Mueller, Thomas, William F. Fagan et Volker Grimm (2010). "Integrating individual search and navigation behaviors in mechanistic movement models". *Theoretical Ecology* 4.3, p. 341-355. url : <http://link.springer.com/10.1007/s12080-010-0019-2> (cf. p. 192).
- Myers, Erin M., Fredric J. Janzen, Dean C. Adams et John K. Tucker (2006). "Quantitative Genetics of Plastron Shape in Slider Turtles (*Trachemys Scripta*)". en. In *Evolution* 60.3, p. 563-572. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01137.x/abstract> (cf. p. 86).
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz et Peter E. Smouse (2008). "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19052-19059. url : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2617115/> (cf. pp. 17, 76, 81, 117, 119).
- Nisbet, R. M., E. B. Muller, K. Lika et S. a. L. M. Kooijman (2000). "From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models". *Journal of Animal Ecology* 69.6, p. 913-926. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2656.2000.00448.x/abstract> (cf. p. 80).
- Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens et Helene Wagner (2013). *vegan : Community Ecology Package*. url : <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.htm> (cf. p. 87).
- Okubo, Akira (1980). *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Biomathematics ; v. 10. Berlin ; New York : Springer-Verlag, 1980, 16, 19, 54, 75, 80, 92, 116, 117).
- Olsson, Ola et Arvid Bolin (2014). "A model for habitat selection and species distribution derived from central place foraging theory". *Oecologia* 175.2, p. 537-548. (cf. p. 76).
- Ovaskainen, Otso, Alan D. Smith, Juliet L. Osborne, Don R. Reynolds, Norman L. Carreck, Andrew P. Martin, Kristjan Niitepold et Ilkka Hanski (2008). "Tracking butterfly movements with harmonic radar reveals an effect of population age on movement distribution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19090-19095. url : <http://www.pnas.org/content/105/49/19090> (cf. p. 92).
- Papaix, Julien, Suzanne Touzeau, Herve Monod et Christian Lannou (2014). "Can epidemic control be achieved by altering landscape connectivity in agricultural systems?" In : *Ecological Modelling* 284, p. 35-47. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014001954> (cf. pp. 8, 11, 13, 74, 93, 116, 146, 150).
- Peaceman, D. W. et Jr. H. H. Rachford (1955). "The Numerical Solution of Parabolic and Elliptic Differential Equations". *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics* 3.1, p. 28-41. url : <http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/011955> (cf. pp. 96, 180).

- Pennisi, Elizabeth (2011). "Global Tracking of Small Animals Gains Momentum". en. In : *Science* 334.6059, p. 1042-1042. url : <http://www.sciencemag.org/content/334/6059> (cf. p. 93).
- Peres-Neto, Pedro R. et Donald A. Jackson (2001). "How well do multivariate data sets match the advantages of a Procrustean superimposition approach over the MDS method?". In : *Ecology* 82.2, p. 169-178. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s004420100720> (cf. p. 87).
- Potts, Jonathan R., Guillaume Bastille-Rousseau, Dennis L. Murray, James A. Schaefer et A. Lewis (2014). "Predicting local and non-local effects of resources on animal space use: a mechanistic step selection model". *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 253-262. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12150/abstract> (cf. pp. 75, 118).
- Press, William H., Saul A. Teukolsky, William T. Vetterling et Brian P. Flannery (2007). *Recipes 3rd Edition : The Art of Scientific Computing*. 3<sup>e</sup> éd. New York, NY, USA : Cambridge University Press (cf. pp. 44, 96, 180).
- R Core Team (2016). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. url : <http://www.R-project.org/> (cf. pp. 87, 122).
- Rego, Carla, Margarida Matos et Mauro Santos (2006). "Symmetry Breaking Drives Interspecific *phila* Hybrids Is Not Due to Developmental Noise". *Evolution* 60.4, p. 746-761. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01153.x/abstract> (cf. p. 86).
- Retho, Benjamin, Cedric Gaucherel et Pablo Inchausti (2008). "Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera : Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes and urban planning". *Land Use Planning* 84.3-4, p. 191-199. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204607001818> (cf. pp. 13, 75, 93, 116, 146).
- Ruano, M. V., J. Ribes, J. Ferrer et G. Sin (2011). "Application of the Morris method for screening the influential parameters of fuzzy controllers applied to wastewater treatment plant control". *Water Science and Technology* 63.10, p. 2199-2206 (cf. p. 91).
- Saltelli, Andrea, Stefano Tarantola, Francesca Campolongo et Marco Sobottka (2004). *Sensitivity Analysis in Practice : A Guide to Assessing Scientific Models*. Hoboken, NJ : Wiley-Blackwell (cf. p. 78).
- Shcherbacheva, Anna et Tuomo Kauranne (2013). "Population dynamics with limited perceptibility establish global swarm topology". In : MIT Press, url : <http://www.mitpress.mit.edu/sites/default/files/titles/content/ecal13/ch09> (cf. pp. 181, 118).
- Shigesada, N., K. Kawasaki et E. Teramoto (1979). "Spatial segregation of interacting species". In *Journal of Theoretical Biology* 79.1, p. 83-99 (cf. pp. 6, 16, 69).
- Shigesada, Nanako et Kohkichi Kawasaki (2002). *Biological Invasions : Theory and Practice*. en. Oxford University Press (cf. pp. 6, 43, 54, 75, 116, 132).
- Skellam, J. G. (1951). "Random dispersal in theoretical populations". *Biometrika* 38.1-2, p. 196-218 (cf. pp. 5, 9, 10, 33, 75, 116).

- Smits, Nathalie, Jean-Francois Briere et Jacques Fargues (2003). "Comparison of non-linear temperature dependent development rate models applied to in vitro growth of entomopathogenic fungi". In : *Mycological Research* 107.12, p. 1476-1484. : [http://journals.cambridge.org/article\\_S095375620300084](http://journals.cambridge.org/article_S095375620300084) (cf. p. 97) .
- Sondgerath, Dagmar et Wolfgang Muller-Pietralla (1996). "A model for the development of the cabbage root fly (*Delia radicum* L.) based on the extended Leslie model". *Ecological Modelling* 91.1-3, p. 67-76. : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030438009500167> (cf. pp. 76, 94) .
- Spencer, J. L et J. R Miller (2002). "Lifetime ovipositional patterns of mated and virgin onion root fly (*Delia antiqua* (Diptera : Anthomyiidae)". *Journal of Insect Physiology* 48.2, p. 171-180. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S002219100101615> (cf. p. 96) .
- Spiertz, Huub (2014). "Agricultural sciences in transition from 1800 to 2020 : Exploring knowledge and creating impact". *European Journal of Agronomy* 59, p. 96-106. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1161030114000074> (cf. p. 74) .
- Swales, G. E. (1963). "Effects of Temperature on Hatching and on Longevity of Starved First-Instar Larvae of *Hydomyza brassicae* (Bouche) (Diptera : Anthomyiidae)". *The Canadian Entomologist* 95.08, p. 878-881. : [http://journals.cambridge.org/article\\_S0008347X0007787](http://journals.cambridge.org/article_S0008347X0007787) (cf. p. 96) .
- Tscharntke, Teja et Roland Brandl (2004). "Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes". In : *Annual Review of Entomology* 49.1, p. 405-436. : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123> (cf. pp. 12, 93, 116, 146) .
- Turchin, Peter (1991). "Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments into the Spatial Distribution of Foraging". *Ecology* 72.4, p. 1253-1266. : <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/194194> (cf. pp. 75, 118) .
- (1998). *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. en. Sinauer. (cf. pp. 15, 17, 43, 72, 92, 116) .
- Verhulst, Pierre-François (1838). "Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement". In : *Correspondance mathématique et physique* 10, p. 113-124. (cf. pp. 3, 66) .
- Vinatier, Fabrice, Marie Gosme et Muriel Valantin-Morison (2013). "Explaining host-parasitoid interactions at the landscape scale : a new approach for calibration and sensitivity analysis of complex spatio-temporal models". *Landscape Ecology* 28.2, p. 217-231. : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-012-9920-9> (cf. p. 93) .
- Vuilleumier, Severine et Nicolas Perrin (2006). "Effects of cognitive abilities on metapopulation connectivity". *Oikos* 113.1, p. 139-147. : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2006.14405.x/abst> (cf. p. 76) .
- Wainwright, Haruko M., Stefan Finsterle, Yoojin Jung, Quanlin Zhou et Jens T. Birkholzer (2014). "Making sense of global sensitivity analysis". *Computers and Geosciences*. TOUGH Symposium 2012 65, p. 84-94. : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009830041300170> (cf. p. 88) .

- Wezel, Alexander, Marion Casagrande, Florian Celette, Jean-François Vian, Aurélie Ferré, Séphine Peigné (2014). "Agroecological practices for sustainable agriculture. A review". *Agronomy for Sustainable Development* 34.1, p. 1-201 :<http://link.springer.com/article/10.1007/s13593-013-0181-5> (cf. pp. 12, 53, 74).
- Wikelski, Martin, Jerry Moxley, Alexander Eaton-Mordas, Margarita M. Lopez-Urbe, Richard Holland, David Moskowitz, David W. Roubik et Roland Kays (2010). "Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry". *PLoS ONE* 5. Sous la dir. de Nigel E. Raine, arXiv:1007.3811 :[http://pure.qub.ac.uk/portal/en/publications/largerange-movements-of-neotropical-orchid-bees-observed-via-radio-telemetry\(95753e79-9d48-4bdc-bdb9-93c2696da472\).pdf](http://pure.qub.ac.uk/portal/en/publications/largerange-movements-of-neotropical-orchid-bees-observed-via-radio-telemetry(95753e79-9d48-4bdc-bdb9-93c2696da472).pdf) (cf. p. 92).
- Wood, Simon N (2004). "Stable and Efficient Multiple Smoothing Parameter Estimation for Generalized Additive Models". *Journal of the American Statistical Association* 99.467, p. 673-686. url :<http://amstat.tandfonline.com/doi/abs/10.1198/01621450400000980> (cf. p. 84).
- Zabirov, S. M. (1961). "Factors governing the seasonal development cycles of the spin miner *Regomyia hyosciami* Panz.) and the cabbage maggot (*Delia brassicae* Bouche)". In : *Entomological Review* 40, p. 148-154 (cf. p. 96).



# Troisième partie

## Perception, mouvements dirigés et rotations de cultures

*Perception, directed motion and crop rotation*

---

<b>6</b>	<b>Préface</b>	<b>108</b>
6.1	Éléments conceptuels sur la localité . . . . .	108
6.2	Amélioration du lien paysage-population . . . . .	109
6.3	Généralisation . . . . .	111
6.4	Application . . . . .	111
<b>7</b>	<b>Article paru dans <i>Ecological Modelling</i>, 2017</b>	<b>114</b>
7.1	Introduction . . . . .	115
7.2	Multiscale and mechanistic model . . . . .	118
7.3	Paramétrisation . . . . .	122
7.4	A theoretical application . . . . .	125
7.5	Discussion . . . . .	127
7.6	Appendices . . . . .	130
	Références . . . . .	143

---

# 6

## Préface

### 6.1 Éléments conceptuels sur la localité

La diffusion est un processus localement isotrope qui peut aboutir, par son hétérogénéité, à des structures irrégulières à plus grande échelle. La diffusion implique des flux de densité de population de la zone focale vers les zones alentours. Les flux sont définis, localement, pour toutes les discrétisations de l'espace, comme une fonction croissante des taux de diffusion et des densités de population. Les flux nets résultent des différentiels entre départs et arrivées. Ainsi décrite, la diffusion est pertinente pour représenter la redistribution d'une population qui résulte de mouvements individuels dont les déterminants sont locaux.

Biologiquement, il est difficile de délimiter la localité de la non-localité d'un organisme donné. On peut considérer que la localité s'arrête aux frontières de l'individu, là où il cesse d'occuper de l'espace. On peut aussi y incorporer l'espace à la portée immédiate de l'individu, le déplacement devenant alors la démarcation entre localité et non-localité. Le concept semble flou et peut-être sans grand intérêt biologique. Paradoxalement, son abstraction est essentielle. Dans les modèles de réaction-diffusion, l'espace étant discrétisé, la localité représente la discrétisation focale, occupée par l'individu ou, plus correctement, occupée par la densité de population à laquelle l'individu est assimilé. La localité représente l'espace dans lequel est définie la densité de population focale, et duquel elle ne peut s'extraire que par un processus de redistribution. Le déplacement définit alors la démarcation. Cependant n'oublions pas qu'il s'agit de l'échelle populationnelle et que les discrétisations spatiales sont bien plus grandes que les individus<sup>1</sup>. La localité abstraite ici est donc d'une échelle spatiale largement supérieure à la localité biologique, quelle qu'en soit la définition.

Cette différence d'échelle impacte notre intuition de ce que représente un mou-

---

1. Dans les trois modèles présentés dans ce document, les discrétisations spatiales sont de l'ordre de la dizaine de mètres carrés, tandis que les insectes simulés ont une taille de l'ordre du centimètre.

vement dirigé dans ce type de modèle. Le mouvement dirigé résulte de la nécessité d'un organisme de se relocaliser vis-à-vis d'un objet perçu. Dans le cas de ressources, il s'agit d'un besoin d'entrer en contact physique pour s'approvisionner. La notion de contact a cependant une définition particulière quand la localisation de l'organisme (comme de la ressource) est assimilée à une cellule spatiale de 60 m<sup>2</sup>. Dans cette abstraction discrète de l'espace, le mouvement dirigé ne peut émerger que de la non-localité, échelle spatiale minimale pouvant supporter l'hétérogénéité de l'espace. Tout cela n'implique pas que le mouvement individuel n'existe pas à l'échelle locale, ni que l'approvisionnement en ressource ne se produit qu'à de grandes échelles spatiales. Cela signifie simplement que les caractéristiques de la discrétisation locale ne sont pas, localement, des critères de biais directionnel dans la redistribution de la population.

## 6.2 Amélioration du lien paysage-population

Le modèle III poursuit le développement, initié dans le modèle II, d'une dépendance au paysage multi-échelle et mécaniste. Les avancées que nous retrouvons ici concernent trois aspects du modèle : la non-localité, son lien avec l'état interne des individus, et l'optimisation des comportements d'approvisionnement.

Dans le modèle précédent, la non-localité est prise en compte par un processus de perception. Ce processus permet d'interférer dans la redistribution locale de la population, *i.e.* dans la diffusion. L'information non-locale déclenche une réponse locale. Le modèle III a ceci de nouveau qu'il permet de définir une réponse non-locale à la perception d'informations non-locales : il s'agit de mouvements dirigés vers les ressources perçues. La perception est ici modélisée par un noyau monotone décroissant, qui pondère l'effet de la ressource sur l'individu focal comme une fonction inverse et linéaire de la distance qui les sépare. Au delà de la distance limite de perception, la pondération est nulle, la ressource n'est plus perçue. Comme expliqué en §4.3, la convolution du noyau de perception sur la distributions de chacune des deux ressources permet une extension spatiale de l'information de présence de ressources. Les gradients spatiaux de cette information étendue définissent alors des coefficients d'advection vers la ressource concernée. Ainsi, la continuité créée par l'extension spatiale de l'information locale autorise la progression de l'individu vers la ressource, et ce dans un espace pourtant dépourvu de gradient de qualité environnementale. On peut qualifier ce procédé d'abstraction des capacités navigationnelles de l'individu.



Le modèle II permet l'individualisation de la population selon un statut énergétique, un aspect de l'état interne des individus. Ce statut module deux processus démographiques : natalité et mortalité qui sont liées par une *monnaie* métabolique (*metabolic currency*; voir *e.g.* Houston et McNamara 2014). La natalité a un coût énergétique qui en limite l'intensité, et qui peut entraîner une mortalité additionnelle. Dans le modèle III ceci reste inchangé. Cependant l'état interne entre désormais en interaction avec l'information non-locale perçue pour proposer une réponse non-locale adaptée aux besoins énergétiques des individus. Le statut énergétique permet ainsi d'orienter les individus vers une ressource plutôt que l'autre. Motivation et navigation définissent alors une redistribution populationnelle en accord avec les déterminants théoriques du mouvement individuel.

La question qui survient alors est : vers quelle ressource se diriger ? La réponse dépend évidemment des réserves énergétiques. De faibles réserves entraîneront un mouvement vers les sites de nourriture, tandis que des réserves plus abondantes pousseront les individus vers les sites de ponte. Entre ces deux cas simples qui concernent les discrétisations terminales de la dimension énergétique, nous proposons de considérer une transition continue. À l'échelle individuelle, chaque ressource perd de l'importance quand les réserves énergétiques s'éloignent de la discrétisation terminale associée à l'urgente nécessité de cette ressource. Ainsi, quand les réserves énergétiques augmentent (*i.e.* lorsque l'individu se nourrit) la perception de sites de nourriture est de moins en moins déterminante dans la constitution du mouvement dirigé, tandis que la perception de sites de ponte le devient de plus en plus. L'inverse se produit quand les réserves décroissent. La perte d'importance, le *désintérêt*, est modélisée par une courbe exponentielle décroissante. Un paramètre permet de moduler une perte d'intérêt plus ou moins abrupte en fonction des réserves. Ainsi, deux paramètres d'approvisionnement, un par ressource, définissent la transition d'une ressource vers l'autre en fonction des réserves énergétiques.

Une procédure d'optimisation permet finalement de chercher les paramètres d'approvisionnement optimaux dans un environnement donné, *i.e.* ceux dont il est le plus probable qu'ils caractérisent les comportements d'individus adaptés à leur environnement. Le lien entre une population et le paysage dans lequel elle évolue est alors extrêmement robuste. Il repose sur des aspects individuels d'ordres physiologique, cognitif et adaptatif, qui impliquent fortement la complexité du paysage dans la dynamique de population.

## 6.3 Généralisation

Si le modèle III dérive du modèle II, il s'affranchit de sa spécificité très empirique, centrée sur *Delia radicum*. Le modèle III est beaucoup plus généraliste et se veut traiter d'insectes ravageurs volants concernés par la même dichotomie de ressource que *D. radicum*. Le modèle ne comprend plus que 2 stades de développement. Un stade juvénile, qui cause les dégâts sur les cultures, et un stade adulte, qui exploite les deux ressources compétitives et dispose d'un statut énergétique. Ce troisième modèle pourrait convenir à de nombreux ravageurs, essentiellement des ordres des Lépidoptères et des Diptères.

Ce modèle implique moins de paramètres que le précédent. Sa paramétrisation ne repose pas sur des données et n'est pas étudiée par analyse de sensibilité. Les paramètres sont identifiés en accord avec des hypothèses parcimonieuses concernant la viabilité des individus, et la stabilité de la population d'une saison à l'autre. Cette paramétrisation que l'on retrouve en §7.6.2 est réalisée en champ moyen, c'est-à-dire sans considération de structuration spatiale du paysage (seulement de composition). Elle permet de se focaliser sur l'optimisation des stratégies d'approvisionnement qui, elle, est réalisée avec le modèle spatialisé, car fortement dépendante de la structure spatiale du paysage.

## 6.4 Application

Le développement de ce modèle multi-échelle est un travail conséquent mené par étapes. Fort de l'intégration de déterminants individuels pertinents et suffisants à l'émergence mécaniste de l'approvisionnement optimal, ainsi qu'ayant suffisamment généralisé son cadre biologique, nous avons mis le modèle en application sur un problème théorique d'aménagement du paysage. Les deux précédents modèles de dynamiques de population ont été instanciés sur des paysages issus d'informations géographiques. Ici nous avons poursuivi l'effort de généralisation et développé un modèle de paysage (présenté en §7.6.3). Il permet de disposer sur une tessellation de Voronoï des parcelles de cultures, dans lesquelles pondent les ravageurs, et des linéaires semi-naturels, dans lesquels ils trouvent des fleurs pour se nourrir (*cf.* Figure 6.1 pour une illustration des paysages produits).

Le modèle de dynamique de population a été développé pour être réactif aux variations d'un pattern spatial particulier : la co-agrégation spatiale des deux ressources

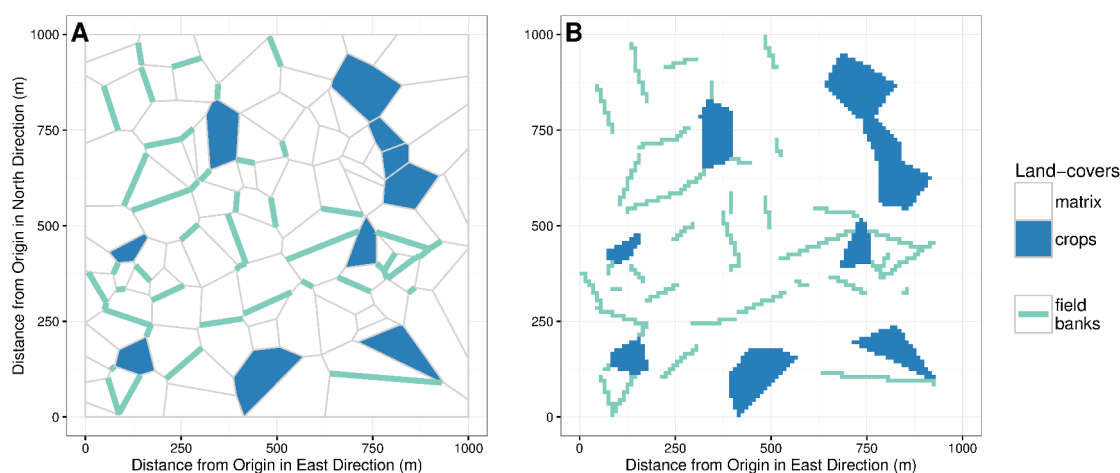


Figure 6.1 – Exemple d’un paysage produit par le modèle de paysage. A – Représentation vectorielle de la tessellation de Voronoi. B – Représentation discrétisée avec une résolution de 10 m par 10 m.

compétitives. Ce critère nous semble déterminant dans la sensibilité d’un paysage agricole aux ravageurs de type *D. radicum*, car il est directement lié aux coûts énergétique et temporel entraînés par l’effort de dispersion nécessaire à l’exploitation des deux ressources. Le modèle de paysage a donc été développé pour pouvoir produire une large gamme de variations dans la co-agrégation des deux ressources, et ce étant données des compositions constantes. La co-agrégation est ici décrite par la conjonction d’une métrique d’isolation et d’une métrique de contiguïté, permettant de quantifier deux aspects de la co-agrégation, ayant possiblement des effets différents sur la population. Comme pour la partie I, le modèle de paysage repose sur un algorithme d’optimisation global de type algorithme génétique. Il permet l’allocation de ressources sur les polygones et les arêtes des tessellations. L’allocation est initialement aléatoire puis l’algorithme, par réallocations ponctuelles et successives, converge vers des valeurs précises des deux métriques de co-agrégation.

La finalité de l’application est de fournir des pistes pour la manipulation efficace de paysage. L’objectif théorique consiste ici à améliorer (*i.e.* rendre suppressifs) des paysages agricoles contrastés par leurs co-agrégations des ressources compétitives. Ces paysages sont générés de manière stochastique puis servent de support (indépendamment les uns des autres) à l’optimisation des comportements d’approvisionnement du ravageur. La variation de ces comportements optimaux ainsi que la variation de leur efficacité, en fonction des deux métriques d’agrégation permet de proposer des améliorations parcimonieuses pour chacun des paysages. Ces améliorations ne sont rien d’autre que de simples rotations de cultures. Cependant après avoir été évaluées par le modèle mécaniste, elles s’avèrent statistiquement suppressives (*cf.* Figure 7.3).

L'intérêt principal de cette application est de montrer que la complexité du paysage peut être prise en compte dans des modèles de population par l'intermédiaire de processus individuels. L'amélioration des paysages ne repose ici que sur l'approvisionnement optimal dans les deux ressources, un processus qui lie fortement la population à la structure du paysage. Ainsi, en plus de permettre une adhérence supplémentaire au paysage (*via* l'interaction entre non-localité et individualisation), ces processus individuels sont aussi de potentiels leviers d'action pour développer des paysages agricoles plus résistants aux ravageurs.

Article paru dans *Ecological Modelling*,  
2017

Foraging as the landscape grip for population dynamics—a  
mechanistic model applied to crop protection

*L’approvisionnement individuel comme source d’adhérence au paysage pour les  
modèles de dynamiques de populations - un modèle mécaniste appliqué à la  
protection des cultures*

Y. Bourhis<sup>a</sup>, S. Poggi<sup>a</sup>, Y. Mammeri<sup>b</sup>, A.-M. Cortesero<sup>a,c</sup>, R. Le Cointe<sup>a</sup>, N.  
Parisey<sup>a</sup>.

<sup>a</sup>INRA, UMR 1349 IGEPP, Le Rheu, France

<sup>b</sup>Université de Picardie Jules Verne, CNRS, UMR 7352 LAMFA, Amiens, France

<sup>c</sup>Université de Rennes 1, UMR 1349 IGEPP, Rennes, France

## Abstract

Individual ability to survive and reproduce is driven by the foraging for various kinds of resources. In agricultural landscapes, accounting for the distributions of the resources foraged by a pest can help in assessing whether or not its population may damage crops. Such outcome results from landscape-dependent processes occurring at several biological scales. We present a reaction-advection-diffusion population dynamics model accounting for the foraging process as a driver of an insect pest redistribution in space. It is based on three individual-scale components : resource perception, energy supply management, as well as their optimal interaction determining the optimal foraging strategies. These elements depend on the distribution of two competing resources (namely, feeding and laying sites) affecting (resp.

positively or negatively) the energy supply of an insect pest. Here, resource distribution affects the population dynamics through (1) directed motions towards needed resources in response to their perception, and (2) a metabolic currency materialised by a limited laying ability and an additional death by starvation. Building on its multiscale and mechanistically enhanced sensitivity to landscape modifications, we applied this calibrated tool to a theoretical landscape planning problem. Eventually, the model appears as an efficient tool to achieve pest control, used to propose landscape arrangements more resilient to pest outbreaks.

Key words :

Multiscale modelling, Crop protection, Metabolic currency, Perception, Partial differential equations.

MSC : 35Q92, 92D25, 92D40

## 7.1 Introduction

The recent incentives for modern crop protection slowly direct pest management towards less chemically driven practices (European Commission 2013). Diverting our focus from symptomatic relief towards more integrated protection strategies requires a deep understanding of the field colonisation processes governing pest dynamics.

Pest abundance in fields is an intricate output of the agro-ecosystem. It results from different spatial structures (Jonsen et Fahrig 1997 ; Ostman *et al.* 2001 ; Josso *et al.* 2013), whose effects apply on multiple scales (Thies, Steffan-Dewenter *et al.* 2003 ; Gonthier *et al.* 2014), and which generally cause our insights to be too contextual (Veres *et al.* 2013). Depending on the pest species, some landscape features can be fairly identified as refuges, overwintering sites, laying sites, feeding sites, *etc.* Their relative affluences have obvious effects on pest distribution as they determine the available habitat quantity (Maisonhaute *et al.* 2010 ; Jonsson, Ekroos *et al.* 2015). More interestingly, the actual benefit induced by habitat units is modulated by their spatial arrangements, as they offer differential reachabilities for dispersing species (Haenke *et al.* 2014 ; Olsson, Bolin *et al.* 2015). In this perspective, the spatial rearrangement of land-covers is often seen as a lever for action to control species abundances with regard to landscape compositional constraints (see *e.g.* With et King 2001 ; Roques et Hamel 2007 ; Polasky *et al.* 2008). The landscape features composing the pest habitat are not likely to be encountered at small spatial scales (such as the field) in sufficient and meaningful spatial distributions. The landscape,

precisely the agricultural mosaic, is therefore the relevant working scale to design pest resilient agro-ecosystems that can minimise the use of pesticides (Tschamtket et Brandl 2004). Unfortunately, experimenting crop protection strategies across the landscape can only be done at great expense, with scarce replicates (see *e.g.* Marrec et al. 2015). In such context, *in silico* approaches can help in getting insightful responses from the agro-ecosystem (*e.g.* Retho et al. 2008; O'Rourke et Jones 2011; Papaix et al. 2014).

Our understanding of the pest impacts on crops, a first step towards their biocontrol, can benefit from population-scale models (Fagan, Lewis, Neubert et al. 2002). Regarding insect pests, our focus in this study, the damage caused by one individual are negligible. The population distribution in space is therefore a key determinant of the subsequent yield losses, and hence, the most intuitive proxy for them. Moreover, the damage on crops (often caused by the development of larval stages of the pest) and the pest population density follow entangled dynamics, sustaining each other along the pest activity season. In a nutshell, predicting the pest impact on crops is clearly a matter of population dynamics.

Spatially explicit population dynamics models have been useful for decades now, accounting for the effects of spatial substrates on dispersing species (Okubo 1980; Shigesada et Kawasaki 1997; Turchin 1998; Cho et Kim 2013). They generally consist of partial differential equations (for continuous time simulations) and some studies have focused on the landscape scale (*e.g.* Richter 2008; Tyutyunov et al. 2008; Potgieter et al. 2015; Bourhis et al. 2015; Parisey et al. 2016). Such mathematical tools instantiate population densities across space and time, which is very convenient dealing with insect pests and their inherently dynamic and spatially structured field colonisation processes (Bianchi et Van der Werf 2003; Vinatier, Lescourret et al. 2011; Sivakoff et al. 2012; Ferreira et al. 2014; Evans et al. 2015).

The spatial structure of the simulated populations mostly results from the landscape dependence (or more broadly speaking, the spatial substrate dependence) of the hosted process, *i.e.* the population dynamics. This is generally ensured by land-cover dependent demographic rates (*e.g.* Skellam 1951; Soubeyrand et Roques 2014; Potgieter et al. 2015; Parisey et al. 2016), or dispersing rates (*e.g.* Cho et Kim 2013; Bourhis et al. 2015; Bengfort et al. 2016). These spatial dependencies result from meaningful land-cover classifications (often very simple like *habitat* vs. *non-habitat*) that influence the local behaviours of the population model. However, sometimes they might be too tangential (*i.e.* not so closely connected to the population biology, or not significantly driving it) and unable to properly account for the spatial determinants of the redistribution processes (*sensu* Turchin 1998). This is

especially so when the local behaviours of the population model should be driven by distant elements of the landscape. Theoretically, it is relevant to consider some of the redistribution processes from an individual angle. For instance, foragers redistribute themselves depending on the resources they need and the resources they perceive (Nathan *et al.* 2008). Their movements are consequently driven by the resource distributions in space and time (see *e.g.* Moorter *et al.* 2013). Perception and internal state are substantially individual information that can hardly be scaled up and accounted for in population dynamics, even though they determine survival and reproductive efficiencies. Although they are rare, a few studies attempted to provide more individual-scale insights for population models, by including *e.g.* age-dependent diffusion (Okubo 1980), starvation driven diffusion (Cho et Kim 2013) or perception driven diffusion (Bourhis *et al.* 2015).

We propose here a reaction-advection-diffusion model of a theoretical pest population; a multiscale approach in which we developed an acute landscape dependence based on few parsimonious and mechanistic assumptions on individual redistribution determinants. We considered the foraging for two competing resources : feeding and laying sites, which have opposite effects on the survival and reproductive success of the pest. Building on the idea of age-dependent dispersal of the McKendrick-von Foerster equation (Okubo 1980 ; Hastings 1991 ; Murray 2002), we included an additional dimension to our 2D-space model to account for the energy supply of the pest, one aspect of its internal state. Using a kernel convolution, we modelled the perception of resources, which here results in advective flows (*i.e.* directed motions) towards both kinds of resource depending on the energy supply of the pest (non-local spatial dependence). Two coupled equations define a two-stage population dynamics with mobile and foraging adults, and sessile young causing damage on crops. We simulated seasonal dynamics starting from a stock of overwintering young individuals (standing for eggs, larvae and pupae, grouped indiscriminately), developing into foraging adults which go extinct by the end of the season. We believe this theoretical pest with coarse traits to fit a lot of the most common flying insect pests of the Northern hemisphere from the Diptera (*e.g.* *Delia radicum*, *Psila rosae*) or the Lepidoptera orders (*e.g.* *Pieridae* or *Noctuidae* families), all of which feed on nectariferous field banks and lay on crops (Finch 1989 ; Harvey et Wagenaar 2006). Eventually, resource perception and energy budget allow the model to encompass the pest foraging strategies, a critical individual-scale aspect of the redistribution process. The strategies emerge from an optimisation procedure, which brings our population model in the scope of optimal foraging theory.

We applied the model to a theoretical landscape planning problem where it is used to assess and limit the landscape exposure to pest outbreak. The focus is set



on the spatial co-occurrence of the competing resources, which determines the actual benefit the dispersing species can get from its habitat. We developed a simple landscape model to instantiate resources aggregation gradients for given compositions (standing here for the agronomic productive constraints). Taking advantage of the mechanistically enhanced landscape dependence of the model, we tested our ability to propound parsimonious landscape modifications improving crops protection across the landscapes.

## 7.2 Multiscale and mechanistic model

### 7.2.1 Theoretical assumptions

A mechanistic model describes the behaviours of a system focusing on the mechanisms its underlying basic elements interact through. Mechanistic descriptions of the population spatial redistribution processes include numerous environmental determinants like *e.g.* terrain steepness and prey density (Moorcroft et Lewis 2006 ; McKenzie *et al.* 2012), conspecific avoidance (Moorcroft et Lewis 2006 ; Giuggioli *et al.* 2013), conspecific perception (Shcherbacheva et Kauranne 2013) or pursuit of vegetation cover (Potts, Bastille-Rousseau *et al.* 2014). Such approaches allow sound understanding of the ecological processes involved in animal movement. As those determinants apply mostly on the individual scale, their implementations in population dynamics model are not straightforward. Still, studies advocate for such multiscale endeavours (Turchin 1991 ; Mueller et Fagan 2008 ; Petrovskii *et al.* 2014).

We defined a population dynamics model which fits the coarse traits characterising a theoretical pest. We have in mind flying insect pests with a quite high dispersion power and directed flight, mostly from the Diptera and Lepidoptera orders (see *e.g.* Josso *et al.* 2013, for the characteristics of *Delia radicum* L.). It encompasses two stages (see eq. 7.1) :

the *young* stage includes indiscriminately the sessile stages of the pest, and is responsible for the damage on crops,

the *adult* stage, foraging for resources, is here characterised by the mechanistic redistribution processes.

To simulate a seasonal dynamics, we specified a mortality increasing during the activity season, thus mimicking phenomenologically the increasing affluence of natural pest regulators and the deterioration of the climatic conditions (biotic and abiotic

determinants reviewed by Landis *et al.* 2000).

We assumed that the redistribution in space is driven by the foraging for two competing resources :

the laying sites, here fields hosting vegetable crops,

the feeding sites, usually nectariferous areas like field banks.

These resources differently affect the fitness of the pest. The former enables immediate reproductive success, while the latter improves survival and hence future but speculative reproductive success.

Building on this two-stage population dynamics model, we accounted for two individual-scale determinants of the redistribution processes :

resource perception as a determinant of mobility,

energy supply management as a determinant of survival.

Both describe internal information that are critical determinants of the individual movement endeavours (Nathan *et al.* 2008). The perception is modelled with a linear inverse distance weighting filter (*i.e.* a tent filter) of the landscape features around the focal point (*i.e.* around the foraging individuals). Long distance features have less impact on the directed motion (defined locally by direction and speed) than the nearer ones; the features that are beyond the perception range have no impact at all. On the other hand, the energy supply is materialised by locating the population densities along an additional dimension where they evolve depending on the resource currently being foraged and the movements undertaken. Feeding replenishes the energy supply; while laying, moving, or just maintaining deplete it (see eq. 7.4). This acts as a simplified, though spatialised, Dynamic Energy Budget model (about DEB models see *e.g.* Kooijman 2010).

We consider that individual movements result from those two determinants. Directed motions (advection, in a more mathematical vocabulary) follow the perception of a resource site considered as needed (regarding energy supply). Low energy supply favours directed motions towards feeding sites (as long as they are perceived), while high energy supply directs individuals towards laying sites. By triggering a non-local response, namely the directed motions, the perception of distant features enables a non-local landscape dependence of the population dynamics model.

### 7.2.2 Reaction-advection-diffusion model

The population dynamics is derived along two spatial dimensions  $\mathbf{x} = (x; y)$  explored by the adults *via* partial derivatives. This exploration is done *via* directed and random motions which are respectively simulated by an advection term towards perceived resources and a homogeneous diffusion term. As mentioned above, we also included an additional dimension (named  $E$ ) on which the adults are located, and along which they evolve depending on their spatial location (see eq. 7.4). This energy dimension extends on  $E \in [0; 1]$  where  $E = 0$  causes death by starvation (*i.e.* Dirichlet boundary condition at  $E = 0$ , accumulating boundary at  $E = 1$ ; while Neumann boundaries apply at the edges of the spatial domains). The coupled equations can be written as :

$$\begin{aligned} \frac{\partial Y(\mathbf{x}; t)}{\partial t} &= r_L(\mathbf{x}) \left[ 1 - \frac{Y(\mathbf{x}; t)}{K} \right] - \frac{\partial}{\partial E} A(\mathbf{x}; t; E) Y(\mathbf{x}; t) - (\mu) Y(\mathbf{x}; t) \\ \frac{\partial A(\mathbf{x}; t; E)}{\partial t} &= D \nabla_{\mathbf{x}}^2 A(\mathbf{x}; t; E) + \frac{\partial}{\partial E} (Y(\mathbf{x}; t) A(\mathbf{x}; t; E)) - r_E A(\mathbf{x}; t; E) \\ &\quad - C^x(\mathbf{x}; E) r_x A(\mathbf{x}; t; E) - C^E(\mathbf{x}; t; E) \end{aligned} \quad (7.1)$$

with  $\nabla_{\mathbf{x}}^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$  the Laplace operator (diffusion over  $\mathbf{x}$ ).  $r_x = \frac{\partial}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial y}$  and  $r_E = \frac{\partial}{\partial E}$  are the advection operators over respectively  $\mathbf{x}$  and  $E$ . The parameters  $r$  and  $K$  are respectively the growth rate and carrying capacity of the *young* stage in crop locations;  $D$  is the homogeneous diffusion coefficient of the *adults*;  $\mu$  is the development rate from the *young* ( $Y$ ) to the *adult* ( $A$ ) stages;  $(\mu) = \mu$  is the mortality rate of both stages, which linearly increases during the activity season of the pest. The question of the well-posedness of the system is addressed in 7.6.1. For the sake of simplicity we make a simplifying assumption regarding demography. Indeed, no time-delay is applied to the development rate  $\mu$ , allowing a proportion of the newly generated *young* individuals to become *adults* during the immediately following time-step. In such condition no explicit description of the voltinism can be done (as the infinitesimal *adults* can reproduce or die every single time-step, generations can overlap). In a more applicative context, species-dependent adjustments are therefore advised, specially if the chronology of events (such as demographic peaks, crop successions or phenological events) is under investigation.

The adults move across the landscape depending on the resources they perceive in their neighbourhood and the resources they need given their energy supply. The perception of the landscape features is defined by two potential functions,  $h_F(\mathbf{x})$  and  $h_L(\mathbf{x})$ , resulting from the discrete convolution of the tent filter (acting as a

perception kernel) on the presence mappings (*i.e.* binary matrices, noted  $1_F(\mathbf{x})$  and  $1_L(\mathbf{x})$ ) of both kinds of resource (feeding and laying sites, respectively noted  $F$  and  $L$ ). The perception of feeding sites can be written as

$$h_F(\mathbf{x}) = \max_{\mathbf{x}_i} \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{\|\mathbf{x} - \mathbf{x}_i\|}{r_F}\right)} 1_F(\mathbf{x}_i); \quad (7.2)$$

with  $r_F$ , the whole spatial domain. The parameter  $r_F$  defines the distance beyond which the resources are no longer perceived. The function  $h_L(\mathbf{x})$  is similar to  $h_F(\mathbf{x})$ , with the exception of using  $1_L(\mathbf{x})$ , the presence matrix of laying sites. The advection coefficients derive from an energy dependent weighting of the gradients (in  $x$  and  $y$ ) of the potential functions. This can be written as

$$C^x(\mathbf{x}; E) = \frac{h_F(\mathbf{x})}{e^{-E}} r_x h_F(\mathbf{x}) + \frac{h_L(\mathbf{x})}{e^{-L(1-E)}} r_x h_L(\mathbf{x}); \quad (7.3)$$

The spatial gradients (noted here  $r_x h_F(\mathbf{x})$  and  $r_x h_L(\mathbf{x})$ ) are scaled between 0 and 1 by the constants  $r_F = \frac{1}{\max_{\mathbf{x}} \sqrt{(r_x h_F(\mathbf{x}))^2 + (r_y h_F(\mathbf{x}))^2}}$  and  $r_L = \frac{1}{\max_{\mathbf{x}} \sqrt{(r_x h_L(\mathbf{x}))^2 + (r_y h_L(\mathbf{x}))^2}}$ . Advection coefficients are therefore defined on 3 dimensions  $(\mathbf{x}; \mathbf{y}; E)$  and normalised by the constant  $v = \max_{\mathbf{x}} \sqrt{C^x(\mathbf{x}; E)^2 + C^y(\mathbf{x}; E)^2}$ , with  $v$  the highest flying speed the pest can reach. The relative importance of each resource depends on the energy supply of the pest,  $E$ . Two foraging parameters  $r_L$  and  $r_F$  govern the evolution of the foraging priorities along the  $E$  dimension. In absence of perception, *i.e.* when the distance between the pest and any resource site is beyond  $r_F$ , the pest movements are purely random, which means that the advection coefficient is null and only diffusion applies. The figure 7.1 displays the heterogeneity of the directed motions along the spatial and energy dimensions with vectorial fields.

The evolution of the energy supply of the *adults* depends on their location, and hence on the resources they are foraging. It also depends on the movement they undertake, which is contingent upon their location and energy supply. The energy advection function can be written as

$$C^E(\mathbf{x}; \mathbf{t}; C(\mathbf{x}; E)) = G_B + G_F 1_F(\mathbf{x}) + G_L 1_L(\mathbf{x}) - \frac{Y(\mathbf{x}; \mathbf{t})}{K} + G_M C^x(\mathbf{x}; E); \quad (7.4)$$

where  $G_F > 0$  is the feeding gain,  $G_L < 0$  is the laying cost,  $G_B < 0$  is the maintaining cost, and  $G_M < 0$  is the movement cost. Notice that the laying cost is modulated by the laying intensity, which depends on the *young* individual density in crop locations (*i.e.* logistic saturation). Finally, for the sake of parsimony we set the *young* stage growth rate  $r = -G_L$ . It means that the energy allocated to laying

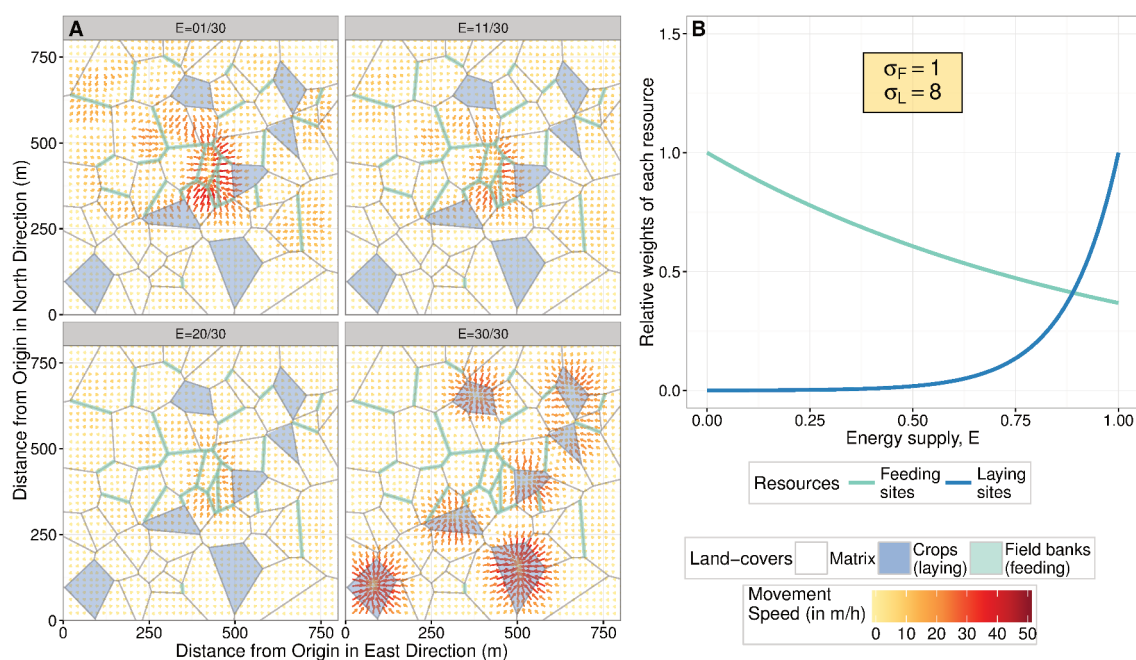


Figure 7.1 – Definition of the directed motions responsible for the foraging process; this is an example with one landscape and one set of foraging parameters. Panel A represents the movement speeds and directions across the landscape. Crops and field banks are foraged by the pest according to its needs. Each panel represents a level of energy supply which is characterised by its own priority-dependent weighting (asymmetric here) of the movements towards resources with two values of foraging parameters ( $\sigma_L = 8$ ). This defines the foraging priorities along the energy dimension.

is fully converted into new individuals.

The model was solved using an upwind scheme for the advection terms, an ADI method for the diffusion, as well as a Runge-Kutta scheme for the reaction terms (Hundsdoerfer et Verwer 2003). All the development was done using GNU R (R Core Team 2016). The respective code sets are available as [online supplementary material](#).

## 7.3 Parametrisation

### 7.3.1 Demography and energy budget

The parametrisation of this model can be done sequentially. First, the demographic ( $\lambda$  and  $\mu$ ) and energy dynamics ( $G_L$ ,  $G_F$ ,  $G_B$  and  $G_M$ ) parameters can be identified relying on few parsimonious assumptions ensuring :

the viability of the individuals,

the long-term (*i.e.* multiseasonal) population sustainability.

Both assumptions are contingent upon the landscape composition only (*i.e.* without any spatial concern). Appendix 7.6.2 details the assumptions and methods allowing this parametrisation.

The values of  $r$  (the zeroing distance for the perception weights, *i.e.* the perception range) can be set depending on the structure of the landscape. Here, we propose that it equals the largest diagonal of the largest field of the studied landscape; this ensures for the perception of all boundaries of the field within which the focal individual is located (see appendix 7.6.3). Such a bold assumption was made for the smooth operation of the foraging process under study.

Working on actual species, the aforementioned parameters may be identified from data. The mechanistic aspect of the model is based on reasonably concrete parameters that can be linked to biological measurements. The energy parameters could be set, at least partially, from biochemical dosages, while the demographic and dispersion ones could be identified from field data with optimisation algorithms (see *e.g.* Soubeyrand et Roques 2014; Roques, Walker *et al.* 2015; Parisey *et al.* 2016). The perception range is much more tedious to grasp and can depend on different sensory cues applying on different spatial scales. For instance, the perception of resources can rely on visual or airborne olfactory cues depending on its nature, which would imply dissimilar ranges. Its calibration would hence require dissimilar experiments, designed for dedicated spatial scales.

The remaining parameters  $\alpha_L$  and  $\alpha_F$  describe something approaching the well-known patch leaving decision (MacArthur et Pianka 1966; Charnov 1976). Their values can be assessed, as explained in §7.3.2, according to the optimal foraging paradigm, *i.e.* here maximising the mean fitness of the population.

### 7.3.2 Optimal foraging

The metabolic currency we specified describes one aspect of the internal state of the individuals: their energy supply. It is derived in opposite directions depending on land-covers, feeding sites causing the supply to accumulate while it is depleted when laying eggs. Moving or just maintaining also cause depletion but these apply on the whole space regardless of land-covers. This currency links reproductive efficiency and survival (see Houston et McNamara 2014, for currencies in optimal foraging). Its optimal use, while maximising the mean population fitness, depends on the resource distributions that define the habitat heterogeneity (Wajnberg *et al.* 2013; Calcagno *et al.* 2014).

Practically, we are considering the context that would cause one individual to trade a current reproduction opportunity for a higher but speculative future reproductive success. The most efficient behaviour in this context would depend on how often laying sites can be encountered, and how often the energy supply can be regenerated by feeding. Here, resource perception and energy supply management result in directed motions that can be tuned by two parameters :  $\alpha_L$  and  $\alpha_F$ . These foraging parameters rule the rate at which one resource loses interest while it is foraged by an *adult* (causing its energy supply to evolve accordingly). They are defined at the landscape scale and we hypothesised that, for given values of proportions and co-aggregation in space of the competing resources, it exists an optimal set  $(\alpha_L, \alpha_F)$  defining foraging strategies maximising the mean fitness of the population.

Leaving a feeding site with too partially refilled energy supply can induce a prompt death by starvation (caused by laying, moving or maintaining). Less intuitively, leaving it with completely refilled supply can also be suboptimal, *e.g.* if the cost in time of the foraging for laying sites (accounting for the movement externalities) outreaches its cost in energy. The same kind of hypothesis can be deemed regarding the leaving decision of laying sites. From this perspective, resources aggregation appears as the key determinant of the patch leaving decision.

The optimal foraging parameters can be identified maximising a proxy for the mean fitness of the population. We chose the summed densities of young individuals ( $Y$ ) over time and space. Then, the optimisation problem can be written as

$$\begin{aligned}
 & \underset{\alpha_F, \alpha_L}{\text{maximise}} && \int_0^T \int_{\mathcal{X}} Y(x; t; \alpha_F; t; E; \alpha_L; t; E; \alpha_F; \alpha_L) dx dt \\
 & \text{subject to} && 0 \leq \alpha_F \leq 75 ; \quad 0 \leq \alpha_L \leq 75:
 \end{aligned} \tag{7.5}$$

When  $\alpha_L = 0$ , the "satiety" is null, meaning that whatever the level of energy supply, the resource never loses its interest for the foraging pest. On the other hand, the arbitrary high value of  $\alpha_L = 75$  ensures that this resource only gains interest at the extreme discretisations of the energy dimension (its value depends on the resolution of this dimension, made here of 30 discretisations). The values between 0 and 75 allow different levels of anticipation on the patch leaving decision. We used a global, yet very parsimonious, optimisation algorithm called *direct* (for *dividing rectangles*, Jones *et al.* 1993) from the *NLopt* library (Steven G. Johnson 2010).



## 7.4 A theoretical application

### 7.4.1 Methods

This model has been developed focusing on building a strong and mechanistic link between the landscape structure and the population dynamics. As a showcase, we propose to use it to solve a theoretical landscape planning problem. Considering constant proportions of competing resources in a landscape, can we reorganise the corresponding landscape features to limit the pest success?

Building on Voronoï tessellations, we allocated some polygons as sensible crops (*i.e.* laying sites) and some edges as field banks (*i.e.* feeding sites). This a common method for designing neutral landscape model (see *e.g.* [Gaucherel 2008](#) ; [Le Ber \*et al.\* 2009](#)). The composition at the landscape scale was kept constant while we focused on two descriptors of the competing resources spatial co-occurrence :

- the interface length (IL) metric which is the proportion of the cumulated crop perimeter that are allocated as feeding sites ; this is a contiguity metric,
- the euclidean nearest neighbour (ENN) metric which measures the mean distance between each crop and its nearest feeding site ; this is an isolation metric.

These two descriptors define a metric space (IL, ENN) in which nearby locations are expected to represent similar ways of organising the landscape features. Convergence towards numerous sets of metrics (after random allocation of features on different tessellations) was done using a genetic algorithm. See appendix [7.6.3](#) for a detailed description of the landscape model, and the [online supplementary material](#) for the code.

As an experimental design, a wide variety of landscapes were produced with diversified values of IL and ENN. A sub-sampling of those landscapes allowed a regularised (and parsimonious) exploration of the metric space. For each of the sub-sampled landscapes, we identified the optimal foraging parameters  $\alpha_F$  and  $\alpha_L$  by solving the optimisation problem defined in Eq. [7.5](#). The maximised fitness (noted MF) gives a measure of the favourability of each landscape. These three optimised values (MF,  $\alpha_F$  and  $\alpha_L$ ) were interpolated (with Gaussian kernel smoothing, see [Nadaraya 1964](#)) across the metric space. The three interpolated surfaces allowed an informed navigation in the metric space, in which the landscapes can be relocated to limit the pest success. Basically, if the landscape is modified, so would its metrics (and hence its location in the metric space). Each of the three interpolated surfaces was used to select a new location in the metric space for every landscape. This new location



is expected to describe a more suppressive (*i.e.* limiting pest success) landscape. We relocated each landscape (*i.e.* modified it towards a new metric set) within its neighbourhood (defined here as 5% of the maximum value of each metric) with crop rotations only (*i.e.* short-term and parsimonious modifications), as did [Parisey et al. 2016](#). The selection of the relocation targets was done using three criteria, each one based on one interpolated surface :

$$\begin{aligned} & \min \widehat{MF}_{\text{target}} \\ & \max \widehat{F}_{\text{target}} \quad \widehat{F}_{\text{origin}} \\ & \max \widehat{L}_{\text{target}} \quad \widehat{L}_{\text{origin}} \end{aligned}$$

The first one is a direct criterion as it selects the minimised expected fitness in the neighbourhood of the original landscape. The two other criteria are indirect as they intent to maximise the shift in optimal foraging strategies to limit the pest success. Therefore, each original landscape was assigned three new sets of metrics as targets for landscape modifications. The convergences were done independently with a genetic algorithm using crop rotation only and ensuring a constant landscape composition.

Each modified landscape was then evaluated by the mechanistic model with the optimal foraging parameters identified on the corresponding original landscape. By testing the effects of year-to-year crop rotations on an adapted pest, we speculate on its hypothetical maladaptiveness to its newly modified landscape.

#### 7.4.2 Results

The regularised sub-sampling kept 94 landscapes. Figure 7.2 displays these 94 original landscapes (the circles) with their optimised values of MF,  $F$  and  $L$  (the color scales inside the circles) and their interpolated surfaces (background color scales). In the neighbourhood of each original landscape appears its target (the rectangles) for landscape modification, selected on the basis of the background interpolation (see the three criteria in §7.4.1).

For each of the criteria, about a third of the landscape modifications failed and hence were not evaluated. Failure occurred when the genetic algorithm did not converge inside the 1% interval around the targeted metrics, or that the compositional change exceeded 1%. These strict restrictions were made to ensure that the observed effects on the populations are not alien to the studied variables (*i.e.* the

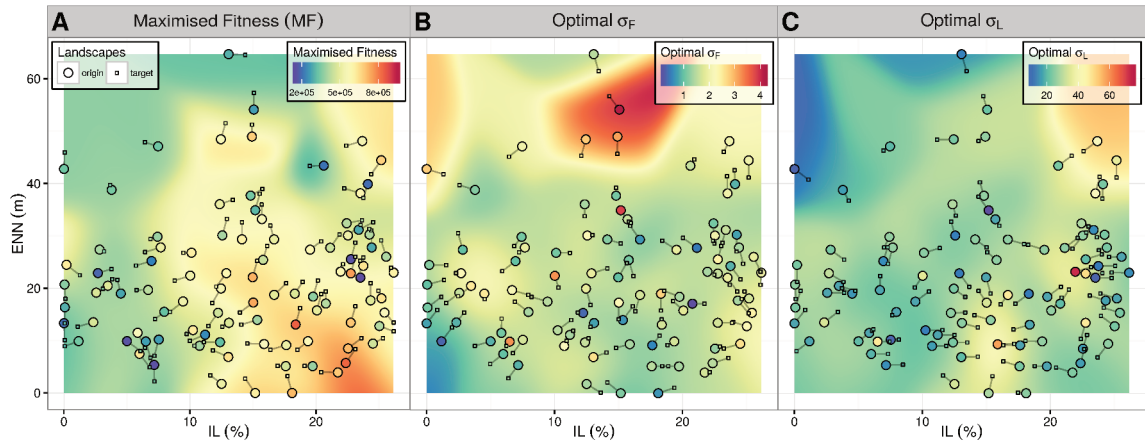


Figure 7.2 – Target selection for landscape modifications. The 94 original landscapes (circles) are linked to their selected targets for modifications (small rectangles). The selection procedure is based on the three criteria, represented on panels A, B and C, based on the interpolation of respectively  $\sigma_F$  and  $\sigma_L$ .

aggregation metrics IL and ENN). Eventually, 95% of the landscapes had at least 1 modified version to be evaluated. Figure 7.3 displays the mechanistically assessed effects of the modification (in terms of  $MF_{\text{origin}} - MF_{\text{target}}$  assessed by the population dynamics model). The red dots have a positive difference which means that the corresponding landscape acquired suppressiveness from the modifications. The boxplot on the right combines the three others : for each landscape we kept the most efficient modifications among the 3 tested (3 at the most, one by criterion). Finally, the median improvement is about 30%, which is significantly different from zero (95% confidence figured by the notches on the boxplot), with 83% of the modified landscapes being improved.

## 7.5 Discussion

Landscape dependence grounds simulated populations in explicit environments, opening the way for concrete insights. It acts as a grip, allowing the population models to be sensitive to landscape modifications. Individual-scale processes are valuable assets in building up this grip, enabling or strengthening the effects of landscape features on the population dynamics. Still, enhancing landscape dependence with multiscale assumptions could result in adverse effects, *i.e.* if founded on undue biological processes (overestimated or ill-depicted ones). The nature of the links tied between the mathematical descriptions of the landscape and the population depends on the ecological processes under study, which is obviously a subjective matter. Here we developed a non-local dependence arising from the description of the foraging

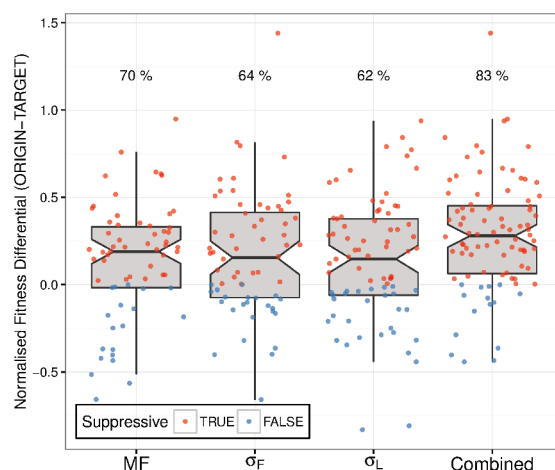


Figure 7.3 – Effects of the landscape modifications. The boxplots represent the distribution of the modification effects (individually represented by the scatter points). The positive values represent the improved landscapes (acquired suppressiveness), which are pointed by the red scatter points. The notches of the boxplots do not comprise the zero value which means that their median estimates are significantly positive (95% confidence level, see M8.11). The combined boxplot on the right presents the effect of the best modification for each landscape (three criteria combined). The percentages above the boxplot report the number of modified landscapes pointing in red).

process, seen as the key driver of the individual redistribution in space. In order to limit its subjective content, the dependence was shaped with a special emphasis on the parsimony of hypothesis and the mechanistic description of the linking process. It should be noticed that the model encompasses one element of classical population-scale landscape dependence : a land-cover dependent growth rate. The additional dependence is exclusively based on the description of an individual-scale process, namely optimal foraging for two competing resources. The result is a parsimonious and multiscale heuristic which allows the emergence of habitat units from the resource distribution. This emerging spatial information is not an input of the model (as would classically be a habitat matrix), but a by-product of the mechanistic foraging process. Resource distribution is therefore the bedrock of this emerging and individual-based dichotomy of space (*i.e.* habitat *vs.* non-habitat), and a promising lever to achieve conservation (by securing this emerging habitat) or pest control (by *e.g.* dislocating it).

The model was applied to a theoretical landscape planning problem in which suppressive (*sensu* resilient to pest outbreaks) agricultural landscape arrangements were looked for. The theoretical pest was sequentially adapted to its landscape ; first in terms of energy budget and demography based on the landscape composition only, secondly in terms of foraging strategy with regard to the landscape spatial organisation. This was done independently on several landscapes representing a diversity of spatial co-occurrences of the competing resources. The landscape was then modified

using two strategies in target selection : (1) minimise the expected fitness of the target landscape (one direct criterion), (2) maximise the shift between the optimal foraging parameters on the original landscape and the expected optimal ones on the target landscape (two indirect criteria, one for each foraging parameter). The suppressive effects were expected to arise from the putative maladaptiveness of the pest to its modified landscape after crop rotations (*i.e.* to its new resource distribution, though only altered by less than 5% of its descriptors). As a result, this approach allowed the improvement of most of the landscapes (83%) as well as a significant general improvement (+30% of acquired suppressiveness). A simple visualisation of the landscapes before and after improvement (Figure not shown<sup>1</sup>) gave no clue on the origin of the acquired suppressiveness. One plausible explanation might be that, in this model, the population dynamics is remotely driven by the resource distribution, the intermediary being the optimal foraging process which defines areas of varying favourability from the surrounding resources. Therefore the "habitat *vs.* non-habitat" dichotomy of space remains hidden. Getting some insights on the causes of landscape improvement would require to explicitly elucidate such hidden layer, hence clarifying the causal link between resource distribution and pest abundance. Following the example of [Olsson, Bolin \*et al.\* 2015](#), this clarification could be initiated studying much more simplified landscapes (*e.g.* encompassing only one element of each resource).

To assess the suppressiveness of the modified landscapes, we kept the optimal foraging parameters identified on their respective original landscape. Our incentives behind this choice are twofold. First, we consider that selection did shape the foraging behaviours of the pest to fit its distribution of resources. Secondly, we consider that the year-to-year landscape modifications are sudden enough to cause drastic negative effects on the pest population before adaptation occurs. One can argue that crop rotations always occurred in the studied landscape, so why would the new rotations eventually counter the pest? It is true that, after-all, little adaptation to a specific resource distribution is expected from animals living in ever-changing landscapes. Hence, little counter effect should be expected from new crop rotations. This might require some clarification. We describe the resource spatial co-occurrence using two metrics. For every set of these two metrics, lots of configurations are possible on a given tessellation. Thus, a metric set characterises a way of arranging landscape features rather than a single arrangement. Accordingly, the landscape improvements we provide can be seen, not as propositions of new crop rotations, but as propositions of new crop rotation strategies.

---

1. Cette figure que nous avons décidé de ne pas inclure dans le papier est tout de même présente dans la *Discussion générale* de ce document [cf. Figure 8.1](#).

This theoretical application highlights the interests of multiscale mechanistic models like ours. Such models offer a good responsiveness to landscape modifications, even to the most tenuous ones (*i.e.* not compositional ones). Not incidentally, they enable a new range of levers for action that can be used to design landscape planning strategies. For example, by maximising the shift in optimal foraging strategies to counter the pest population, we efficiently used an individual-scale lever. Moreover, taking advantage of a mechanistic perception, the model should be sensitive to crop protection strategies relying on luring landscape structures (see *e.g.* push-pull strategies in [Cook \*et al.\* 2007](#)). Following these ideas, long-term landscape planning (building on spatio-temporal rotation models, see *e.g.* [Sorel \*et al.\* 2010](#); [Castellazzi \*et al.\* 2010](#)) would also benefit of such multiscale improvements, seeking and exploring them to design landscape dynamics able to keep the pest in a low level of adaptation to its resources distribution.

## Acknowledgements

This work was funded by the Plant Health and Environment division of the French National Institute for Agricultural Research (INRA). Y.B. was supported by a Ph.D. grant from the Région Bretagne and the Plant Health and Environment division of the INRA.

## 7.6 Appendices

### 7.6.1 Appendix A : Well-posedness of the system Eq. 7.2.2

Assume for all  $t \in [0, T]$ ,  $\beta$ ;  $\gamma$ ;  $D$ ;  $\alpha$ ;  $G_F$ ;  $G_L$ ;  $G_M$ ;  $G_B$  are bounded, then we can prove that there exists a unique non-negative solution

$$(A; Y) \in L^1_t([0, T] \times \mathbb{R}^2) \times L^1_t([0, T] \times \mathbb{R}^2) \quad (7.6)$$

Indeed, the change of variables

$$\tau = t - C^E E; \quad \mathbf{x} = \mathbf{x}; \quad \mathcal{A}(\tau, \mathbf{x}) = A(t - C^E E; \mathbf{x}; 0); \quad (7.7)$$

provides the non-linear parabolic equation

$$\frac{\partial \mathbb{A}}{\partial t} - D \nabla_x^2 \mathbb{A} - C^E - r_x \mathbb{A} - \mathbb{A} = Y + (r_E C^E) \mathbb{A}; \quad (7.8)$$

$C^E$  depending on  $Y$ . We deduce the local in time existence and uniqueness of non-negative solution

$$\mathbb{A} \in L^1_{\mathbb{E}}([0, T]; L^1_x(\cdot)) \quad (7.9)$$

from the maximum principle (Henry 1981).

On the other hand, since  $\mathbb{A}$  is non-negative, the Gronwall lemma implies

$$Y(t) - z(t) < +1; \quad \forall t \in [0, T] \quad (7.10)$$

where  $z$  is the solution of

$$z'(t) = \mathbb{R} - 1 - \frac{z(t)}{K} - (\dots)z(t) \quad (7.11)$$

with

$$\mathbb{R} = r - \sup_{t \in [0, T]; x \in \mathbb{Z}} \text{AdE} : \quad (7.12)$$

The right hand side of Eq. 7.8 being bounded at time  $t = T$ , we obtain similarly the local well-posedness between  $T; 2T$ . By induction, we obtain the well-posedness for all time  $T < +1$ .

### 7.6.2 Appendix B : Demographic and energy dynamics calibration

In order to focus on the spatial determinants of foraging efficiency, we needed to set values of 6 non-spatial parameters :

the energy parameters :  $G_B < 0; G_F > 0; G_L < 0; G_M < 0$

the demographic parameters : ;

We attempted to estimate their values based on few parsimonious assumptions accounting for the composition of the landscapes (*i.e.* land-cover proportions).

Let  $p_F = 0.04$  and  $p_L = 0.1$  be the proportions of feeding and laying sites in the landscape. Their value were selected to coarsely match those extracted from GIS data

of an agricultural area of Western France (located 48°29'N 18°34'W). We defined the viability of our theoretical individual with two assumptions (and associated equations) :

While accounting for distant foraging, the energy budget is equilibrated ( $dE = 0$ ) :

$$G_B + G_M + p_F G_F + p_L G_L = 0; \quad (7.13)$$

where  $\alpha$  is a factor representing the amount of space explored in one time step; it depends on the value of the diffusion and advection parameters (see below for details).

Exclusively local foraging results in a negative balance of the energy supply ( $dE < 0$ ) :

$$G_B + G_M \frac{1}{\alpha} + p_F G_F + p_L G_L < 0; \quad (7.14)$$

What we call distant or local here depends on the discretisation of space in the model. As our resolution is here 10 meters, the local surface is 100m<sup>2</sup>. This resolution is greatly smaller than the smallest field which, consequently, limits the loss of landscape information.

The parameter  $\alpha$  is the area investigated during one unit of time while foraging for resources. Following Shigesada et Kawasaki (1997, chap. 3), 63% of the diffusing individuals (freed in a single point) are to be found within a circle of surface  $s_t = \frac{p}{4Dt}^2$  after time  $t$ , with  $D$  the diffusivity. Considering the role of directed motion, the explored circle can be seen as expanding in one direction with time, as well as isotropically spreading. Along this direction, the surface explored through diffusion reduces with time until being a single point at the end of the directed trajectory (where no diffusion has occurred yet, at  $t$ ). We propose to approximate this expansion of the diffusive circle with an isosceles triangle having for basis the diameter of the circle of surfaces  $s_t$  and for altitude the length of the directed trajectory at time  $t$ , which is  $ct$  with  $c$  the speed of directed motion. By setting  $c = 1 \text{ m.h}^{-1}$  we identify a basal movement cost that is then multiplied by the speed in each location of  $(x, y, E)$  to get an actual heterogeneous movement costs. The explored area at  $t$  is defined by

$$\alpha_t = \frac{\frac{p}{4Dt}^2 + \frac{p}{4Dt}ct}{\text{res}\sigma_1} \min\left(\frac{p}{4Dt}^2; \frac{p}{4Dt}ct\right); \quad (7.15)$$

where  $\text{res}\sigma_1$  is the surface of the local space, which scales  $\alpha_t$  as a unit of local space explored. Note that  $D$  need to be scaled from  $\text{m}^2:\text{h}^{-1}$  to  $\text{m}^2:\text{dt}^{-1}$  where  $\text{dt}$



is the time step duration (in hour). Here,  $\tau$  represents the number of time steps needed to have  $\tau > 1$ , meaning the time needed for the pest, characterised by its movement parameters, to explore more than the local space. When the parameters are identified, they must be divided by  $\tau$  the number of time step in order for them to fit the time discretisation of the model. As  $G_M$  applies only to directed motion, a part of  $\tau$  results from the diffusion. We split  $G_M$  into  $G_M^a$  which is the real cost of directed motion, and  $G_M^d$  which is the cost of random motion. The latter is added to  $G_B$  because diffusion applies everywhere (like the maintaining cost) and  $G_M^a$  becomes the new  $G_M$ . The split is done according to an approximation of the respective impact of advection and diffusion on the explored surface  $s_\tau$  :

$$G_M^a = \frac{ct=resol}{ct=resol + \frac{p}{4Dt} \frac{resol^2}{resol}} G_M ; \quad (7.16)$$

$$G_M^d = \frac{\frac{p}{4Dt} \frac{resol^2}{resol}}{ct=resol + \frac{p}{4Dt} \frac{resol^2}{resol}} G_M ; \quad (7.17)$$

The linear equation system described by Eq. 7.13 and 7.14 is highly underdetermined, *i.e.* lots of sets of parameters fit the 3 equations. We choose to identify the parameters being given an initial value of maintaining cost :  $G_B = 8.33 \cdot 10^{-3} g \cdot h^{-1}$  (see Table 7.1 for the meanings of the units) ; this  $G_B$  is the initial one which means that it do not account for the cost of diffusive motion yet. This value ensures the death of the newly spawned adults after a 5-day starvation period (compatible with the physiology of common Diptera pests in temperate climates, see *e.g.* [Kostal 1993](#)). This underdetermined problem with linear equality and inequality constraints define a space of possible solutions, which was sampled with the R package *limSolve* ([Meersche et al. 2009](#)).

The demographic parameters were identified otherwise. Being given the population dynamics system :

$$\begin{cases} \frac{dY(t)}{dt} = r_Y A(t) - Y(t) \\ \frac{dA(t)}{dt} = Y(t) - \tau A(t) \end{cases} ; \quad (7.18)$$

with  $Y(0) = 1$  and  $A(0) = 0$  The unknowns were  $r$  ;  $\tau$ . As stated in §7.2.2,  $r = G_L$  so this parameters ( $r$ ) was already bounded by the possible solutions identified



Table 7.1 – Parameters identified for crop proportion  $p_L = 0.1$  and field banks proportion  $p_F = 0.04$ . The circumstantial unit  $g$  stands *gauge* which here is the whole extent of the energy dimension. The time unit  $h$  stands for *hour*. The  $G_B$  value displayed here encompasses the cost of diffusive motion.

Symbol	Description	Value	units
$G_B$	Maintaining cost	$8.541 \cdot 10^{-3}$	$g \cdot h^{-1}$
$G_F$	Feeding gain	$3.997 \cdot 10^{-1}$	$g \cdot h^{-1}$
$G_L$	Laying cost	$1.598 \cdot 10^{-1}$	$g \cdot h^{-1}$
$G_M$	Movement cost	$2.102 \cdot 10^{-5}$	$g \cdot m^{-1}$
	Development rate from Y to A	$2.956 \cdot 10^{-3}$	$h^{-1}$
	Mortality rate for Y and A	$9.330 \cdot 10^{-3}$	$h^{-1}$

above for  $G_L$ . The identification proceeded solving this optimisation problem :

$$\begin{aligned}
 & \underset{r; j}{\text{minimise}} && \min (Y_p; 2) + Y_{t=0} - Y_{t=1} + A_{t=1} && (7.19) \\
 & \text{subject to} && \min (G_L) \leq r \leq \max (G_L) ; 0 \leq j \leq 100
 \end{aligned}$$

The upper bound for  $r$  and  $j$  is an arbitrarily high value. Minimising this function means :

maximising the population peak of the young stage  $Y_p$ , (seasonal outbreak hypothesis); *NB* : maximise only until it doubles ( $\min (Y_p; 2)$ ), otherwise Eq. 7.19 goes infinite,

minimising the difference in the stock of young individuals between the start ( $t = 0$ ) and the end of the season ( $t = 1$ ) (year-to-year sustainability of the population hypothesis),

minimising the stock of adults at the end of the season (extinction of adults hypothesis).

It was solved with a multilocal algorithm called MLSL (Kan et Timmer 1987) coupled with a local Nelder-Mead algorithm (Nelder et Mead 1965), both from the NLOpt library (Steven G. Johnson 2010). Table 7.1 summarises the identified values for the proportions  $p_F$  and  $p_L$ .

Finally, notice that the newly emerging adults are located at  $E = 1=3$ . This parameter has already been studied by Bourhis *et al.* 2015 in a very similar form with a sensitivity analysis, were it was found to have only minimal impact on the performance of the pest population.

### 7.6.3 Appendix C : Landscape Model in details

Voronoi tessellations (also known as Dirichlet tessellations) offer one of the simplest way to simulate agricultural landscapes (Gaucherel 2008; Le Ber *et al.* 2009). This tessellation creates tiles (polygons) from a set of seeds (a point pattern) by combining each location of space to the nearest seed. Higher regularity in the seeds distribution, leads to more regular shapes in tiles and more homogeneous tile areas. Back in the scope of agro-ecosystems, the tiles represent the fields of the agricultural mosaic, while their edges can be allocated as field banks.

The regularisation of the seeds was done with a Gibbs algorithm (see Gaucherel 2008, for an example). The regularity is a function of the number of iterations in the Gibbs algorithm (which is a Metropolis-Hasting algorithm). This number was tuned for the variance of the field areas to coarsely match those extracted from GIS data of an agricultural area of Western France (located 48°29'N18°34'W). The same was done to set the polygon density. The landscapes are squares of 800m side length.

We described the spatial co-occurrence of the competing resources with two metrics :

the Euclidean Nearest Neighbour distance, weighted by areas (noted ENN, expressed in meter, see Leitao *et al.* 2006) between the polygons allocated in crops and their nearest edge allocated in field banks (P for polygons and E for edges). It can be written as

$$ENN = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n h_i \frac{a_i}{\sum_{j=1}^n a_j} ; \quad (7.20)$$

with  $n$  the number of crop fields and  $h_i$  the distance between the field  $i$  and the nearest field bank.  $a_i$  is the area of the field  $i$ .

the Interface Length, also area weighted (noted IL, no unit) is the proportion of crop field perimeters that are allocated in field banks. This is a contiguity metrics which can be written as

$$IL = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{p_i^e}{P_i} \frac{a_i}{\sum_{j=1}^n a_j} ; \quad (7.21)$$

where  $p_i^e$  is the length of the perimeter of the crop field  $i$  allocated in field banks, and  $P_i$  its total perimeter length.

Genetic algorithms are fairly efficient in solving this kind of discrete allocation problems (see Mitchell 1998, for an introduction). We developed one to reach numerous

different values of these two metrics, while keeping constant two other metrics as productive constraints :

the land-cover proportion of crop polygons ( $LCP_P$ ),

the land-cover proportions of edges ( $LCP_E$ , after discretisation of space as, before that, edges being just linear have no surface)

These two metrics correspond to the proportions respectively noted  $p_L$  and  $p_F$  in 7.6.2. Figure 7.4 illustrates the landscapes structures, the metrics effects and the efficient convergence of the genetic algorithm.

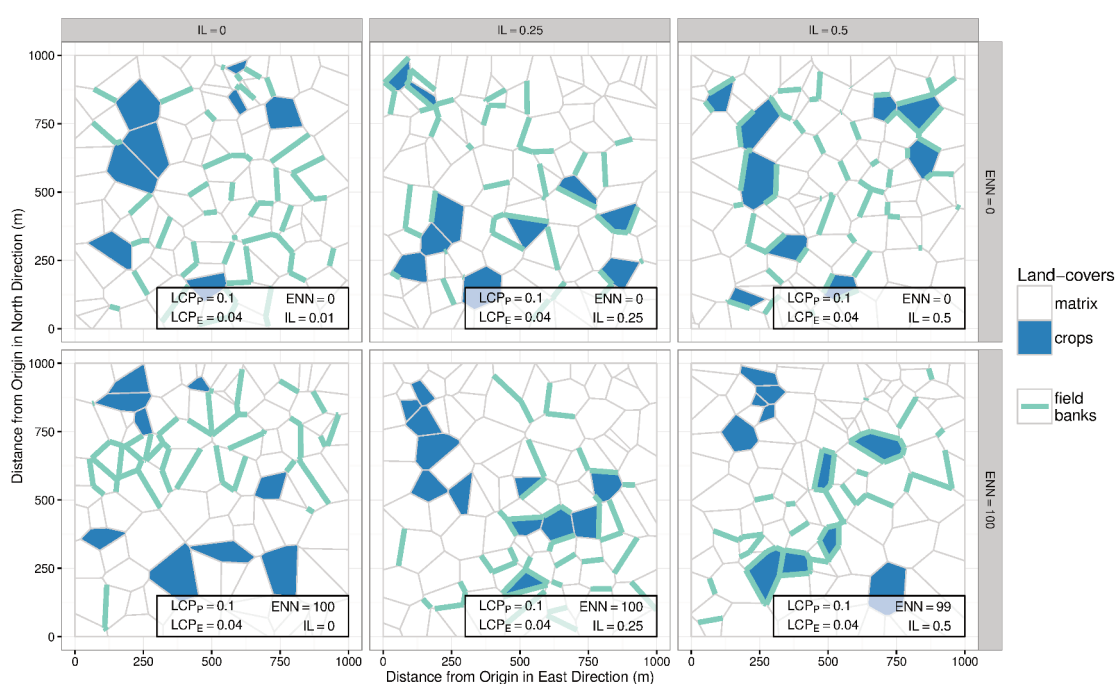


Figure 7.4 – Illustration of six landscapes for 3 targeted values of IL and 2 targeted values of ENN. The reached metric values figures on bottom right corner of each landscape, the targeted values are displayed in the grey headers. Proportions were:  $LCP_P = 0.1$  and  $LCP_E = 0.04$ .

## Références de la partie III

- Bengfort, Michael, Horst Malchow et Frank M. Hilker (2016). "The Fokker-Planck law of diffusion and pattern formation in heterogeneous environments". *Journal of Mathematical Biology*, p. 1-22. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-016-066-8> (cf. pp. 43, 116).
- Bianchi, Felix J. J. A. et Wopke Van der Werf (2003). "The Effect of the Area and Configuration of Hibernation Sites on the Control of Aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in Agricultural Landscapes : A Simulation Study". *Environmental Entomology* 32.6, p. 1290-1304. url : <http://ee.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1603/0046-225X-32.6.1290> (cf. pp. 38, 39, 116).
- Bourhis, Yoann, Sylvain Poggi, Youcef Mammeri, Anne-Marie Cortesero, Anne Le Ralec et Nicolas Parisey (2015). "Perception-based foraging for competing resources : Assessing pest population dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution". *Ecological Modelling* 312, p. 211-221. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304388015002355> (cf. pp. 42, 44, 116, 117, 134).
- Calcagno, Vincent, Ludovic Mailleret, Eric Wajnberg et Frédéric Grognaud (2014). "How optimal foragers should respond to habitat changes : a reanalysis of the Marginal Value Theorem". *Journal of Mathematical Biology* 69.5, p. 1237-1265. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-013-0733-0> (cf. p. 123).
- Castellazzi, M.S., J. Matthews, F. Angevin, C. Sausse, G.A. Wood, P.J. Burgess, I. Brown, Conrad et J.N. Perry (2010). "Simulation scenarios of spatio-temporal arrangement of patches at the landscape scale". *Environmental Modelling & Software* 25.12, p. 1881-1889. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815210116091> (cf. p. 130).
- Charnov, Eric L. (1976). "Optimal foraging, the marginal value theorem". *Theoretical Population Biology* 9.2, p. 129-136. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/00405809769004> (cf. pp. 123, 144).
- Cho, Eunjoo et Yong-Jung Kim (2013). "Starvation Driven Diffusion as a Survival Strategy of Biological Organisms". *Bulletin of Mathematical Biology* 75.5, p. 845-870. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s11538-013-0611-1> (cf. pp. 81, 82, 116, 117).
- Cook, Samantha M., Zeyaur R. Khan et John A. Pickett (2007). "The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest Management". *Annual Review of Entomology* 52.1, p. 375-400. url : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405> (cf. pp. 130, 150).
- European Commission (2013). *The Common Agricultural Policy after 2013 - Agriculture and rural development*. url : [http://ec.europa.eu/agriculture/cap-post-2013/index\\_cfa.htm](http://ec.europa.eu/agriculture/cap-post-2013/index_cfa.htm) (cf. p. 115).
- Evans, E. W., V. L. J. Bolshakova et N. R. Carlile (2015). "Parasitoid dispersal and colonization lag in disturbed habitats : biological control of cereal leaf beetle metapopulation". *Journal of Applied Entomology* 139.7, p. 529-538. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jen.12191/abstract> (cf. p. 116).
- Fagan, William F., Mark A. Lewis, Michael G. Neubert et P. Van Den Driessche (2002). "Invasion theory and biological control". *Ecology Letters* 5.1, p. 148-157. url : <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1046/j.1461-0248.2002.00221.x> (cf. p. 116).

- [//onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0\\_285.x](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0_285.x) (cf. pp. 75, 116).
- Ferreira, Claudia P., Lourdes Esteva, Wesley A. C. Godoy et Fernando L. C nsoli (2014). "Landscape Diversity Influences Dispersal and Establishment of Pest with Complex Nutritional Ecology". en. *Bulletin of Mathematical Biology* 76.7, p. 1747-1761 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s11538-014-9611-1> (cf. p. 116).
- Finch, S (1989). "Ecological considerations in the management of species in vegetable crops". In *Annual Review of Entomology* 34.1, p. 117-137 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001117> (cf. pp. 76, 117).
- Gaucherel, C. (2008). "Neutral models for polygonal landscapes with linear networks". In : *Ecological Modelling* 219.1-2, p. 39-48 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380008003848> (cf. pp. 8, 125, 135).
- Giuggioli, Luca, Jonathan R. Potts, Daniel I. Rubenstein et Simon A. Levin (2013). "Stigmery collective actions, and animal social space". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.42, p. 16904-16909 : <http://www.pnas.org/content/110/42/16904> (cf. p. 118).
- Gonthier, David J., Katherine K. Ennis, Serge Farinas, Hsun-Yi Hsieh, Aaron L. Iverson, P ter Bat ry, J rgen Rudolphi, Teja Tschardt, Bradley J. Cardinale et Ivette Perfecto (2014). "Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach". en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1791, p. 20141358 : <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/281/1791/20141358> (cf. p. 115).
- Haenke, Sebastian, Anik  Kov cs-Hosty nszki, Jochen Fr nd, P ter Bat ry, Birgit Jauker, Teja Tschardt et Andrea Holzschuh (2014). "Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance". *Journal of Applied Ecology* 51.2, p. 505-513 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12221> (cf. pp. 112, 115).
- Harvey, J. A. et R. Wagenaar (2006). "Development of the herbivore *Pieris rapae* and its endoparasitoid *Cotesia rubecula* on crucifers of field edges". *Journal of Applied Entomology* 130.9-10, p. 465-470 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0418.2006.01093.x> (cf. p. 117).
- Hastings, Alan (1991). "McKendrick Von Foerster Models for Patch Dynamics". In : *Differential Equations Models in Biology, Epidemiology and Ecology*. Sous la dir. de Stavros Busenberg et Mario Martelli. Lecture Notes in Biomathematics 92. DOI : 10.1007/978-3-642-45692-3\_13. Springer Berlin Heidelberg, p. 181-199 : [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-45692-3\\_13](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-45692-3_13) (cf. pp. 19, 117).
- Henry, Daniel (1981). *Geometric theory of semilinear parabolic equations*. en. Springer-Verlag (p. 131).
- Houston, Alasdair I. et John M. McNamara (2014). "Foraging currencies, metabolism and behavioural routines". en. *Journal of Animal Ecology* 83.1, p. 30-40 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12096> (cf. pp. 76, 110, 123).
- Hundsdoerfer, Willem et Jan Verwer (2008). *Numerical Solution of Time-Dependent Advection-Diffusion-Reaction Equations*. T. 33. Springer Series in Computational Mathematics. Berlin,

- Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg <http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-09017-1> (cf. pp. 16, 122, 180).
- Jones, D. R., C. D. Perttunen et B. E. Stuckman (1993). "Lipschitzian optimization without Lipschitz constant". *Journal of Optimization Theory and Applications* 79.1, p. 157-181. [url :http://link.springer.com/article/10.1007/BF0092124](http://link.springer.com/article/10.1007/BF0092124) (cf. p. 2124).
- Jonsen, Ian D. et Lenore Fahrig (1997). "Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure" *Landscape Ecology* 12.3, p. 185-197. <http://link.springer.com/article/10.1023/A%3A1007961166662> (cf. pp. 74, 115).
- Jonsson, Annelie M., Johan Ekroos, Juliana Dänhardt, Georg K. S. Andersson, Ola Olsson et Henrik G. Smith (2015). "Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape" *Biological Conservation* 184, p. 51-58. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320715000115> (cf. p. 115).
- Josso, Celine, Anne Le Ralec, Lucie Raymond, Julia Saulais, Jacques Baudry, Denis Poinsot et Anne Marie Cortesero (2013). "Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly" *Landscape Ecology* 28.9, p. 1697-1715. [url :http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9928-3](http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9928-3) (cf. pp. 76, 115, 118).
- Kan, A. H. G. Rinnooy et G. T. Timmer (1987). "Stochastic global optimization methods part II : Multi level methods". *Mathematical Programming* 39.1, p. 57-78. [url :http://link.springer.com/article/10.1007/BF02557113](http://link.springer.com/article/10.1007/BF02557113) (cf. p. 1134).
- Kooijman, S. A. L. M. (2000). *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. en. Cambridge University Press (119).
- Kostal, V. (1993). "Oogenesis and oviposition in the cabbage root fly, *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae), influenced by food quality, mating and host plant availability". In : *Entomol. exp. appl.* p. 137-147. [url :http://www.eje.cz/artkey/eje-199302-0004](http://www.eje.cz/artkey/eje-199302-0004) (cf. p. 133).
- Landis, Douglas A., Stephen D. Wratten et Geo M. Gurr (2000). "Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture" *Annual Review of Entomology* 45.1, p. 175-201. [url :http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175](http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175) (cf. pp. 39, 53, 119).
- Le Ber, F., C. Lavigne, K. Adamczyk, F. Angevin, N. Colbach, J.-F. Mari et H. Monod (2009). "Neutral modelling of agricultural landscapes by tessellation methods—Application to flow simulation". *Ecological Modelling*. Selected Papers on Spatially Explicit Landscape Modelling : Current practices and challenges 220.24, p. 1353-1355. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009000115> (cf. pp. 8, 13, 74, 125, 135).
- Leitao, Andre Botequilha, Joseph Miller, Jack Ahern et Kevin McGarvey (2006). *Measuring Landscapes : A Planner's Handbook*. en. Washington, D.C : Island Press (119). (cf. pp. 5, 135, 147).
- MacArthur, Robert H. et Eric R. Pianka (1966). "On optimal use of a patchy environment". *American Naturalist* 100, p. 603-609. [url :http://www.jstor.org/stable/2459388](http://www.jstor.org/stable/2459388) (cf. pp. 123, 144).

- Maisonhaute, Julie-Eleonore, Pedro Peres-Neto et Eric Lucas (2010). "Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage". In : *Agri-culture, Ecosystems & Environment* 139.4, p. 500-507. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880910000000> (cf. p. 115).
- Marrec, Ronan, Isabelle Badenhausser, Vincent Bretagnolle, Luca Börger, Marilyn Roncoroni, Nadine Guillon et Bertrand Gau re (2015). "Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape". In : *Agri-culture, Ecosystems & Environment* 199, p. 282-289. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914000000> (cf. pp. 12, 42, 116).
- McGill, Robert, John W. Tukey et Wayne A. Larsen (1978). "Variations of Block Plots". In : *American Statistician* 32.1, p. 12-16. <http://www.jstor.org/stable/2683058> (cf. p. 128).
- McKenzie, H. W., E. H. Merrill, R. J. Spiteri et M. A. Lewis (2012). "How linear features alter predator movement and the functional response". *Interface Focus* 2.2, p. 205-216. <http://rsfs.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsfs.2012.0086> (cf. pp. 75, 118).
- Meersche, Karel Van den, Karline Soetaert et Dick Van Oevelen (2009). *Resampling : An Introduction to Sampling Linear Inverse Problems*. *Journal of Statistical Software* 30. Code Snippet 1. [url :http://www.jstatsoft.org/v30/c01](http://www.jstatsoft.org/v30/c01) (cf. p. 133).
- Mitchell, Melanie (1998). *An Introduction to Genetic Algorithms*. English. Reprint edition. Cambridge, Mass. : MIT Press (cf. pp. 48, 135).
- Moorcroft, Paul et Mark A. Lewis (2006). *Stochastic Home Range Analysis*. en. Princeton University Press (cf. pp. 16, 75, 92, 118, 145).
- Moorter, Bram van, Nils Bunnefeld, Manuela Panzacchi, Christer M. Rolandsen, Erling J. Solberg et Bernt-Erik Saether (2013). "Understanding scales of movement : animals ride waves and ripples of environmental change". *Journal of Animal Ecology* 82.4. Sous la dir. de John Fryxell, p. 770-780. <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12105> (cf. p. 117).
- Mueller, Thomas et William F. Fagan (2008). "Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distribution". *Oikos* 117.5, p. 654-664. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x/abstract> (cf. pp. 75, 118).
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical biology : I. An introduction, 3rd ed.* en. Springer [url :http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB\\_5201](http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB_5201) (cf. pp. 19, 43, 117).
- Nadaraya, E. (1964). "On Estimating Regression". *Theory of Probability & Its Applications* 9.1, p. 141-142. <http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/111964> (cf. p. 125).
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz et Peter E. Smouse (2008). "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19052-19059. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2617116/> (cf. pp. 17, 76, 81, 117, 119).



- Nelder, J. A. et R. Mead (1965). "A Simplex Method for Function Minimization". en. In : *Computer Journal* 7.4, p. 308-313. [url :http://comjnl.oxfordjournals.org/content/7/4/308](http://comjnl.oxfordjournals.org/content/7/4/308) (cf. p. 134).
- Okubo, Akira (1980). *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Biomathematics ; v. 10. Berlin ; New York : Springer-Verlag, 1980, 16, 19, 54, 75, 80, 92, 116, 117).
- Olsson, Ola, Arvid Bolin, Henrik G. Smith et Eric V. Lonsdorf (2015). "Modeling pollinator visitation rates in heterogeneous landscapes from foraging behavior". In : *Ecological Modelling* 316, p. 133-141. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380015003722](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380015003722) (cf. pp. 115, 129).
- O'Rourke, Megan E. et Laura E. Jones (2011). "Analysis of landscape-scale insect pest dynamics and pesticide use : an empirical and modeling study". *Ecological Applications* 21.8, p. 3199-3210. [url :http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/10-1180.1/abstract](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/10-1180.1/abstract) (cf. p. 116).
- Ostman, Orjan, Barbara Ekbom et Janne Bengtsson (2001). "Landscape heterogeneity and farm practice influence biological control". *Basic and Applied Ecology* 2.4, p. 365-371. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179100005115](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179100005115) (cf. p. 115).
- Papaix, Julien, Suzanne Touzeau, Herve Monod et Christian Lannou (2014). "Can epidemic control be achieved by altering landscape connectivity in agricultural systems?". In : *Ecological Modelling* 284, p. 35-47. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014001950](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014001950) (cf. pp. 8, 11, 13, 74, 93, 116, 146, 150).
- Parisey, Nicolas, Yoann Bourhis, Lionel Roques, Samuel Soubeyrand, Benoît Ricci et Sylvain Brédas (2016). "Rearranging agricultural landscapes towards habitat quality optimisation : application to pest regulation". *Ecological Complexity*. [url :http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.07.003](http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.07.003) (cf. pp. 116, 123, 126).
- Petrovskii, Sergei, Natalia Petrovskaya et Daniel Bearup (2014). "Multiscale approach to pest monitoring : Random walks, pattern formation, synchronization, and networks". In : *Journal of Life Reviews* 11.3, p. 467-525. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1571064514000246](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1571064514000246) (cf. pp. 56, 118).
- Polasky, Stephen (2008). "Where to put things ? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns". *Biological Conservation* 141.6, p. 1505-1524. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320708001339](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320708001339) (cf. pp. 139, 146, 150).
- Potgieter, L., J. H. van Vuuren et D. E. Conlong (2015). "The role of heterogeneous agricultural landscapes in the suppression of pest species following random walk dispersal patterns". In : *Ecological Modelling*. Special Issue : Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability : Selected papers presented at the 19th ISEM Conference, 28-31 October 2013, Toulouse, France 306, p. 240-246. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014006022](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014006022) (cf. p. 116).
- Potts, Jonathan R., Guillaume Bastille-Rousseau, Dennis L. Murray, James A. Schaefer et A. Lewis (2014). "Predicting local and non-local effects of resources on animal space use : a mechanistic step selection model". *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 253-262.



- url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12150> (cf. pp. 75, 118).
- R Core Team (2016) *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.  
url : <http://www.R-project.org> (cf. pp. 87, 122).
- Retho, Benjamin, Cedric Gaucherel et Pablo Inchausti (2008). "Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera : Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes and Urban Planning 84.3-4, p. 191-199. : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204607001811> (cf. pp. 13, 75, 93, 116, 146).
- Richter, Otto (2008). "Modelling dispersal of populations and genetic information by finite element methods". In *Environmental Modelling & Software* 23.2, p. 206-214 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815207011416> (cf. p. 4416).
- Roques, L., E. Walker, P. Franck, S. Soubeyrand et E. K. Klein (2015). "Using genetic data to estimate diffusion rates in heterogeneous landscapes". *Journal of Mathematical Biology* 73.2, p. 397-422 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-015-0954-4> (cf. pp. 43, 44, 123).
- Roques, Lionel et François Hamel (2007). "Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence". *Mathematical Biosciences* 210.1, p. 34-50 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025556407000655> (cf. pp. 45, 42, 55, 115).
- Shcherbacheva, Anna et Tuomo Kauranne (2013). "Population dynamics with limited perception establish global swarm topology". In : MIT Press, url <http://www.mitpress.mit.edu/sites/default/files/titles/content/ecall13/ch09> (cf. pp. 181, 118).
- Shigesada, Nanako et Kohkichi Kawasaki *Biological Invasions : Theory and Practice*. en. Oxford University Press (cf. pp. 6, 43, 54, 75, 116, 132).
- Sivako , Frances S., Jay A. Rosenheim et James R. Hagler (2012). "Relative dispersal ability of a key agricultural pest and its predators in an annual agroecosystem". In : *Biological Control* 63.3, p. 296-303 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964412001822> (cf. p. 116).
- Skellam, J. G. (1951). "Random dispersal in theoretical populations". *Biometrika* 38.1-2, p. 196-218 (cf. pp. 5, 9, 10, 33, 75, 116).
- Sorel, Luc, Valérie Viaud, Patrick Durand et Christian Walter (2010). "Modeling spatio-temporal crop allocation patterns by a stochastic decision tree method, considering agronomic driving factors". *Agricultural Systems* 103.9, p. 647-655 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X10001395> (cf. p. 130).
- Soubeyrand, Samuel et Lionel Roques (2014). "Parameter estimation for reaction-diffusion models of biological invasions". *Population Ecology* 56.2, p. 427-434 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10144-013-0411-2> (cf. pp. 42, 44, 54, 116, 123).
- Steven G. Johnson (2010) *The NLOpt nonlinear-optimization package*. url : <http://ab-initio.mit.edu/nlopt> (cf. pp. 124, 134).

- Thies, Carsten, Ingolf Steiner-Dewenter et Teja Tscharntke (2003). "Effects of landscape composition on herbivory and parasitism at different spatial scales". *Oikos* 101.1, p. 18-25. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x/abstract> (cf. p. 115).
- Tscharntke, Teja et Roland Brandl (2004). "Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes". In : *Annual Review of Entomology* 49.1, p. 405-430. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123143> (cf. pp. 12, 93, 116, 146).
- Turchin, Peter (1991). "Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments to the Spatial Distribution of Foragers". *Ecology* 72.4, p. 1253-1261. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/194194> (cf. pp. 75, 118).
- (1998) *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. en. Sinauer, p. 15, 17, 43, 72, 92, 116).
- Tyutyunov, Yuri, Ekaterina Zhadanovskaya, Denis Bourguet et Roger Arditi (2008). "Landscape refuges delay resistance of the European corn borer to Bt-maize : A demographic model". In : *Theoretical Population Biology* 74.1, p. 138-146. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040580908000116> (cf. p. 116).
- Veres, Andrea, Sandrine Petit, Cyrille Conord et Claire Lavigne (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes 166, p. 110-117. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091100182> (cf. pp. 12, 39, 115).
- Vinatier, Fabrice, Françoise Lescouret, Pierre-François Duyck, Olivier Martin, Rachid S. Philippe Tixier (2011). "Should I Stay or Should I Go? A Habitat-Dependent Dispersal Kernel Improves Prediction of Movement". *PLoS ONE* 6.7, e21115. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021115> (cf. p. 116).
- Wajnberg, E., T. S. Homeister et P. Coquillard (2013). "Optimal within-patch movement strategies for optimising patch residence time : an agent-based modelling approach". In : *Ecology and Sociobiology* 67.12, p. 2053-2063. <http://link.springer.com/10.1007/s00265-013-1615-1> (cf. p. 123).
- With, Kimberly A. et Anthony W. King (2001). "Analysis of landscape sources and sinks : the effect of spatial pattern on avian demography". *Biological Conservation* 100.1, p. 75-88. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000632070002093> (cf. p. 115).

# 8

## Discussion générale

### 8.1 Avancées méthodologiques

#### 8.1.1 Modèles multi-échelle

Ce document est composé de trois parties proposant une progression en trois étapes dans le développement d'un lien paysage-population qui soit mécaniste et multi-échelle. Le paysage agricole, dans sa structure et son hétérogénéité particulières, est ainsi étudié à travers ses effets sur des dynamiques de populations d'insectes. Il est progressivement simplifié, quand la dynamique de population est enrichie de déterminants individuels relatifs à l'utilisation des ressources. Ainsi, le signal topologique porté par le paysage, est réceptionné par les processus individuels, et se manifeste à l'échelle de la population. L'intensification de ce lien autorise alors la recherche, par la simulation numérique, de configurations paysagères résistantes aux insectes ravageurs.

Les processus individuels choisis ici sont liés à l'approvisionnement en ressources. Pour rappel, nous avons le budget énergétique, la perception des ressources, et leur interaction optimale résultant dans des mouvements dirigés. Ce choix peut sembler subjectif et, dans tous les cas, il soulève des questions. Quels processus sont pertinents ? Lesquels sont indispensables ? Ou même, lesquels paraissent raisonnablement implémentables ? Pour y répondre, on peut revenir à la définition de [Starfield \*et al.\* \(1990\)](#) : un modèle est une représentation dotée d'un objectif. Nous avons intensifié la dépendance par une description mécaniste de l'approvisionnement optimal car notre attention était portée sur la distribution de ressources compétitives, et la protection de l'une d'entre elle en tant que culture. La distance entre les agrégats de ressource est un facteur déterminant des comportements d'approvisionnement ([Charnov 1976](#)), de la survie de l'individu, et donc de l'optimisation de ces comportements par la sélection naturelle ([MacArthur et Pianka 1966](#)). L'approvisionnement optimal nous a ainsi semblé être le développement le plus évident pour traiter d'amé-

nagement du paysage car il lie directement les distributions de ressources aux dégâts sur les cultures.

De la distribution des ressources émerge ici un habitat réalisé, non encodé dans une matrice d'habitat, mais bien issu du processus individuel d'approvisionnement qui définit des zones de viabilités variables. Des puits et des sources de densité de population, qui découpent le paysage selon une dichotomie classique : "habitat *vs.* non-habitat". Cette dichotomie est dynamique et cadencée par le processus individuel d'approvisionnement. Nous avons ainsi un habitat dynamique indépendamment d'une dynamique paysagère, nos paysages étant statiques ici. Cette idée originale appelle des travaux supplémentaires évaluant le comportement de cet habitat émergent vis-à-vis de l'agrégation des ressources, ainsi que notre capacité à le maintenir ou le disloquer en fonction d'objectifs de conservation ou de contrôle.

En se focalisant sur l'approvisionnement en ressources, nous laissons de côté des facteurs biologiques qui sont autant d'autres potentiels leviers d'action. L'insecte ravageur a des prédateurs, un rythme circadien, une température optimale de développement, une vitesse maximale de vent navigable, des résistances et sensibilités chimiques, *etc.* Dans l'idéal, la protection des cultures pourrait tirer profit d'une grande partie de ces facteurs. Dans les faits, très peu d'entre eux sont manipulables, la sensibilité chimique du ravageur s'avérant la seule évidence réellement exploitable en conditions réelles. Néanmoins, comme évoqué en introduction, la recherche de moyens de lutte permettant la réduction de l'usage de pesticides constitue une demande sociétale pressante. La disposition des ressources utilisées par le ravageur est un levier d'action réaliste, quoique loin d'être aussi évident à appréhender que l'utilisation de pesticide. Sa prise en main peut s'appuyer sur plusieurs cadres théoriques comme les dynamiques proie-prédateur (lutte biologique par conservation) ou les dynamiques adaptatives. Dans notre cas précis il s'agit du cadre de l'approvisionnement optimal dans lequel interviennent de nombreux processus biologiques. Nombreux d'entre eux ne sont pas pris en compte ici (*e.g.* la mémoire de l'individu ou la déplétion de ses ressources) mais ceux qui sont retenus nous semblent les plus déterminants. Ils sont suffisants à l'existence d'un *trade-off* entre survie et reproduction, et ainsi permettent l'émergence d'une optimalité dans l'approvisionnement. Ces processus sont à même d'approcher la réorganisation du paysage car ils tissent un lien biologiquement pertinent entre la disposition des éléments du paysage et les dégâts sur les cultures. Dans un tout autre contexte biologique, on peut par exemple imaginer qu'un processus d'évitement des prédateurs bénéficierait du même traitement mécaniste et multi-échelle, et pourrait avoir un impact populationnel conséquent (un sujet déjà traité hors considération démographique, voir *e.g.* Moorcroft et Lewis 2006). Dans nos travaux, le choix des processus a reposé sur deux critères qui me

semblent essentiels dans une approche de ce type : (1) la parcimonie, chaque complexification étant une source potentielle de bruit supplémentaire dans la réception et la manifestation du signal topologique ; (2) la cohérence de processus suffisants à l'émergence mécaniste d'un processus supérieur (comme l'approvisionnement optimal).

### 8.1.2 Approches par couplage de modèles

Tirant partie d'un lien paysage-population renforcé, les approches couplées présentées ici visent à rechercher, par optimisation, des modifications du paysage dont les manifestations populationnelles sont désirables (*e.g.* faible abondance de ravageurs dans les cultures à protéger). La composition d'un paysage est en général sa caractéristique la plus déterminante pour les processus biologiques qu'il héberge (Jackson et Fahrig 2015 ; Su *et al.* 2015). Néanmoins, comme le montre la Figure 7.3, les modifications structurelles peuvent avoir un impact très significatif, d'un ordre de grandeur tout à fait comparable à l'impact des modifications compositionnelles (*cf.* Figure 3.5). Tous les processus biologiques ne sont pas déterminés par des structures d'échelle paysagère, mais ceux qui nous intéressent ici le sont (Tscharrntke et Brandl 2004). En effet, les dynamiques de populations d'insectes ravageurs ou auxiliaires sont particulièrement impactées par la connectivité de leur habitat (Perović *et al.* 2010) et la forme des agrégats d'habitat (Su *et al.* 2015). Ces deux caractéristiques structurelles du paysage sont les principaux leviers d'action pour un aménagement du paysage sous contraintes compositionnelles.

Certaines approches tirent avantage de ces leviers structurels pour proposer des améliorations du paysage, le couplage de modèles de paysages et de modèles de processus biologiques permettant alors la recherche de modifications paysagères efficaces ou optimales (Venema *et al.* 2005 ; Polasky *et al.* 2008 ; Retho *et al.* 2008 ; Papaix *et al.* 2014). L'optimalité dans ces études repose sur des *trade-offs* entre un descripteur économique du paysage (*e.g.* la valeur marchande de ses cultures) et une performance biologique (*e.g.* biodiversité, services écosystémiques, résistance aux pathogènes). La dimension économique n'est pas toujours explicitement présente mais peut se manifester simplement par des contraintes compositionnelles, matérialisant un conservatisme économique. C'est le cas dans les couplages mis en œuvre dans ce travail (*cf.* parties I et III) où l'amélioration économique du paysage est au-delà de l'ambition de nos travaux.

Nos deux couplages reposent sur l'utilisation de métaheuristiques évolutionnaires de type algorithme génétique qui sont très adaptées à l'optimisation du paysage

(Venema *et al.* 2005 ; Memmah *et al.* 2015). Ces algorithmes permettent une exploration globale des arrangements possibles des occupations du sol sur une tessellation. Un atout majeur de ce type d’approche est de produire un ensemble de solutions répondant au problème sous contraintes, offrant ainsi un degré de liberté pour la sélection d’une solution répondant à des critères ultérieurs relatifs à des exigences socio-économiques par exemple.

La principale difficulté de ces approches réside dans la sélection de descripteurs synthétiques de chacune des deux abstractions couplées. Les descripteurs du paysage sont regroupés sous le terme de métriques paysagères ou sous l’acronyme LPI (pour *landscape pattern indices*, *i.e.* indices de pattern paysager, voir Riitters *et al.* 1995 ; Leitao *et al.* 2006 ; Turner *et al.* 2007). Ils permettent de décrire succinctement, à travers un scalaire, divers aspects du paysage (*e.g.* composition, formes, diversité, agrégation). Les parties I et III de ce document mettent en œuvre des modèles de paysages et dépendent donc de ces descripteurs. Dans la partie I les paysages sont modifiés pour converger vers des valeurs cibles de métriques de compositions, dans la partie III ils convergent vers des valeurs cibles de métriques d’agrégation et de composition. Les LPIs ne peuvent évidemment pas capter toute la complexité spatiale d’un paysage et la résumer en une grandeur scalaire. Pour pallier partiellement cela, plusieurs LPIs peuvent être utilisés en conjonction pour décrire un même aspect du paysage. Ainsi, en partie III nous avons utilisé deux descripteurs pour quantifier l’agrégation des deux ressources : une métrique d’isolation et une métrique de contiguïté.

En ce qui concerne la population modélisée, nous sommes face à la même difficulté. En partie I, nous avons retenu un descripteur biologique très simple de la performance des arrangements paysagers : la somme des densités de population à travers le paysage et sur la saison d’activité de l’auxiliaire. Dans les parties II et III, nous avons utilisé un critère plus fonctionnel car lié aux dégâts sur les cultures : la somme des densités d’œufs ou de jeunes générés sur les parcelles d’intérêt. Le choix de ces critères doit tenir compte du fait que la distribution spatiale d’une population à l’échelle du paysage est caractérisée par une hétérogénéité qui porte un sens biologique. Par exemple, pour une même abondance de ravageurs à l’échelle du paysage, leur présence plus ou moins forte dans les cultures cibles doit être un critère de discrimination entre deux arrangements paysagers. De la même manière, la distribution temporelle porte également un sens et on peut par exemple tenter de synchroniser le pic d’abondance d’un auxiliaire de cultures avec celui du ravageur qu’il peut contrôler (ou avec une phase plus opportune de la dynamique du ravageur). Ainsi, si les descripteurs que nous avons utilisés ont l’avantage de la simplicité, nous avons conscience qu’il convient d’utiliser des descripteurs plus fonc-

tionnels, comme *e.g.* des métriques de covariances spatiales ravageurs-cultures (ou auxiliaires-cultures), des métriques de covariances temporelles ravageurs-auxiliaires, ou encore des combinaisons de ces deux exemples.

## 8.2 Extensions multi-échelles

Les développements multi-échelles réalisés durant ces études peuvent être étendus à d'autre sujet que l'exploitation de ressources compétitives. L'équation de McKendrick-von Foerster, quelque peu modifiée, permet de décrire finement toutes sortes de variables physiologiques que l'on jugera capables d'interventions pertinentes dans les termes de réaction, diffusion ou advection. La variable indépendante (*i.e.* une variable matérialisée par une dimension) d'origine de cette équation, l'âge, est déterminante dans beaucoup de processus écologiques, et a l'avantage d'une évolution temporelle unidirectionnelle et homogène. Si cet avantage de simplicité a pu être déterminant dans les premières applications de cette équation, nous avons vu qu'il n'est pas si compliqué d'étendre l'équation à des variables dont l'évolution temporelle est moins homogène. En effet, un simple terme d'advection sur la dimension additionnelle permet à la fois une évolution bidirectionnelle (*e.g.* perte ou gain d'énergie), et une évolution variant spatialement (*i.e.* dont la valeur locale est dépendante de caractéristiques locales ou non-locales de l'environnement).

Sur le principe d'une évolution temporelle unidirectionnelle de type *âge*, la mémoire pourrait être adéquatement représentée par une modulation âge-dépendante du processus de perception, les individus les plus vieux disposant d'une représentation plus aboutie de leur environnement. En augmentant la distance de perception avec l'âge on permettrait le développement d'une mémoire spatiale (*i.e.* carte cognitive *lato sensu*<sup>1</sup>) chez l'animal, qui autoriserait une continuité temporelle des perceptions immédiates. En pratique, il suffirait d'augmenter avec l'âge la distance de perception (qui ne définirait alors plus seulement l'espace perçu mais aussi l'espace retenu). Cependant, une surface perçue qui augmente de manière isotrope le long d'une dimension d'âge peut sembler très éloignée d'une représentation Lagrangienne et plus intuitive de la mémoire (dans laquelle l'espace exploré par un individu est une

---

1. Au sens strict *cognitive map* désigne les représentations cognitives de l'espace et de l'orientation de l'individu sur un mode cartographique. Longtemps modèle de référence, elle n'existe au final même pas chez l'homme qui, comme la plupart des autres animaux, s'orienterait dans un espace connu par la mémorisation de clichés dépendant d'un *environnement spécifique snapshots*, Whishaw 1991 ; Collett et Rees 1997 ; Simons et Wang 1998). *Cognitive map* est néanmoins utilisé dans un sens beaucoup plus large en écologie pour définir des mécanismes psychologiques ou neurologiques permettant le stockage d'informations spatiales dans la mémoire de l'animal (Fagan, Lewis, Augereau et al. 2013 ; Oliveira-Santos 2015).



surface enveloppant la trajectoire réalisée depuis sa naissance et dont une fraction représente l'espace mémorisé). Dans une approche Eulérienne, centrée sur l'espace, l'isotropie n'est pas dérangeante puisqu'elle s'applique à une localisation et non à des individus. Ainsi l'isotropie implique que les individus, en moyenne, n'ont pas de direction préférentielle de perception, et n'ont donc pas de direction préférentielle d'origine spatiale.

Sur le principe d'une évolution bidirectionnelle comme c'est le cas de l'énergie dans notre travail, les applications potentielles sont liées à ce qu'on qualifie de monnaies métaboliques (*metabolic currencies*). Dans un contexte tout à fait différent de l'approvisionnement optimal, les problématiques d'écotoxicité pourraient bénéficier de l'approche développée dans ce document (voir [Forbes et Galic 2016](#)). Ces problématiques sont elles aussi intrinsèquement multi-échelles, l'exposition des individus à divers polluants ou toxines pouvant avoir des répercussions déterminantes à l'échelle populationnelle.

Beaucoup de caractéristiques individuelles transitoires peuvent être décrites par une dimension additionnelle. Cependant toutes ne bénéficient pas autant que l'âge, ou le statut énergétique, d'une description continue. Cette description a un coût computationnel qu'il n'est pas nécessaire d'assumer pour modéliser *e.g.* des stades de développement, des statuts de fécondité ou des classes sociales. Malgré la continuité parfois sous-jacente à ce type d'informations biologiques, elles sont en général, et à juste titre, abstraites par des classes discrètes de variables d'état. C'est ce que nous avons fait par exemple dans les modèles [II](#) et [III](#) avec des stades de développement discrets occupant chacun une variable d'état<sup>2</sup>.

Une dimension additionnelle est un moyen de supporter des processus *exotiques* en modélisation Eulérienne. Ainsi, de la même manière que les invasions biologiques peuvent être supportées par des dimensions d'espace, une abstraction du budget énergétique est permise par l'ajout d'une dimension d'énergie. Ce processus *primaire*, peut alors être lui même un des supports d'un processus plus composite comme l'approvisionnement optimal. Comme évoqué précédemment, les limites de notre approche sont en premier lieu computationnelles (et donc probablement provisoires). Ainsi, même si le processus d'approvisionnement optimal pourrait peut-être bénéficier d'une description de la mémoire individuelle sur une dimension d'âge (comme décrit plus haut), la multiplication des temps de calcul causée par l'ajout

---

2. Les organismes modélisés ici étant des insectes holométaboles, leur développement logiquement discret et défini en stade (œufs, larves, nymphes, adultes). Chez beaucoup d'animaux, à l'inverse, le jeune est un modèle réduit de l'adulte. Dans les deux cas, il peut de même pertinent de discrétiser leur développement sur des variables d'état (comme plutôt que des variables indépendantes; voir [A.1.1](#)).



d'une dimension s'oppose factuellement à ce genre de projet. Par ailleurs, les principes de parcimonie et d'émergence évoqués en fin de §8.1.1 n'appuient pas cette initiative.

### 8.3 Perspectives applicatives

Les modèles spatialement explicites peuvent permettre d'évaluer des stratégies de conservation de la biodiversité (*e.g.* Pereira, Daily et Roughgarden 2004), d'optimisation de services écosystémiques (*e.g.* partie I), de perturbation de *dys-services* écosystémiques que représentent ravageurs et pathogènes (*e.g.* Papaix *et al.* 2014, et partie III), ou même d'éradication locale d'espèces invasives (*e.g.* Beeton *et al.* 2015). Les approches couplées comme celles développées en parties I et III trouvent des applications potentielles dans l'aménagement du territoire, qu'il s'agisse de paysages agricoles, de tissus urbains (*e.g.* Teng *et al.* 2011), d'espaces naturels (*e.g.* Venema *et al.* 2005), ou d'environnements plus composites à plus grande échelle (*e.g.* Polasky *et al.* 2008). La pertinence de ces approches spatiales repose sur une compréhension avancée des processus de dispersion (Fischer et Lindenmayer 2007), justifiant nos développements multi-échelles.

Une caractéristique du modèle III est de proposer une description mécaniste du processus de perception. Cet avantage offre une perspective d'étude par modélisation des stratégies de lutte par leurres olfactifs (dites *push-pull*; voir Cook *et al.* 2007). Ces stratégies reposent sur l'implantation en champ de deux éléments cultivés : (1) une plante émettrice de substances sémiocchimiques répulsives (pour le ravageur), plantée au sein de la culture à protéger (une plante basse qui pousse entre les rangs sans nuire au rendement); et (2) une plante attractive plantée en bordure de la culture à protéger, qui sera infestée prioritairement par le ravageur, mais où un fort contrôle biologique (dû à la proximité de bordures semi-naturelles, réservoirs d'organismes auxiliaires) s'effectuera précocement dans la saison, limitant ainsi les risques d'explosion démographique du ravageur. Ces stratégies reposent sur des connaissances empiriques en écologie chimique, et sont coûteuses à expérimenter en champ : les approches de modélisation constituent ainsi d'excellentes candidates pour étudier ces stratégies (*e.g.* optimisation de la structure du dispositif à l'échelle de la parcelle, ou de l'adéquation des différentes phénologies et dynamiques de populations concernées).

La partie III ouvre le sujet de l'adaptation des ravageurs aux paysages agricoles à travers une procédure d'optimisation de leurs comportements. Elle s'appuie sur

ces comportements optimaux pour proposer des modifications paysagères, plaçant le ravageur dans une situation de *maladaptation* à sa nouvelle distribution de ressources. L'implication, même implicite, de dynamiques adaptatives de bioagresseurs dans les questions de régulation biologique via l'aménagement du paysage est un avantage certain, mis à disposition par l'abstraction de déterminants individuels (surtout comportementaux). Nous n'avons fait qu'effleurer ce levier ici mais il nous semble prometteur (il est discuté plus longuement en §7.5). En se plaçant dans un cadre de dynamiques adaptatives plus formel, nous pourrions envisager d'identifier des successions culturales sur plusieurs années permettant de maintenir les ravageurs dans de faibles niveaux d'adaptation aux paysages.

Pour appuyer ces applications par la modélisation, le besoin de données expérimentales est prépondérant. L'intensité des dynamiques adaptatives dans les paysages agricoles est difficile à attester, mais leur réalité n'est pas contestable : les ravageurs s'adaptent à nos pratiques, notamment en développant des résistances aux pesticides (Gould 1991) ou encore à des cultures génétiquement modifiées (Gassmann 2012). Cependant, il semble difficile de savoir si le paysage agricole, avec ses successions culturales, représente une échelle spatio-temporelle suffisamment étendue pour impacter significativement l'évolution des organismes considérés (sur ce sujet voir *e.g.* Loeuille *et al.* 2013). Dès lors, la mise en évidence, puis en application, de ce levier adaptatif nécessite d'appuyer les approches simulationnelles par des données de long terme de successions culturales et de génétique de population (dont l'acquisition est rendue possible par l'existence de zones de recherche écologique de long terme, *cf.* le réseau ILTER dont la Zone Atelier Armorique est un exemple local). De la même manière, l'avancement des stratégies de lutte par leurs olfactifs pourrait bénéficier de données expérimentales concernant par exemple les capacités de perception olfactive du ravageur, ses affinités avec les substances sémiochimiques des potentielles plantes leviers, ou encore sur les dynamiques proie-prédateur pouvant permettre le contrôle du ravageur en bordure de champ.

Pour terminer, il nous faut évoquer la principale limite soulevée par nos approches couplées : la complexité de l'analyse des résultats. La Figure 8.1 illustre bien la nature de cette complexité. Elle présente trois paysages, issus de l'étude III, avant et après amélioration en termes de suppressivité. Les réallocations de cultures proposées pour ces trois paysages ont permis une réduction d'environ 80% de l'infestation simulée dans les cultures cibles, ce sont les modifications les plus efficaces de l'étude. La Figure 3.6 de l'étude I illustre également ce problème : les déterminants de l'amélioration structurelle du paysage échappent complètement à l'analyse visuelle. Ceci pourrait en limiter quelque peu la portée car il semble difficile d'en tirer des enseignements simples et communicables. Cependant, ces deux figures mettent en évidence

un résultat majeur : la progression extrêmement significative de la sensibilité à la structure du paysage entre les modèles I et III. En effet, pour une même composition du paysage, la variation maximale du critère biologique est d'environ 40% pour la première étude, contre 90% dans la troisième (dont les modifications étaient pourtant contraintes par des critères d'agrégation en plus des critères de composition). Cette sensibilité significativement accrue atteste de la pertinence de nos développements multi-échelles dans la détermination des distributions de populations d'insectes à l'échelle du paysage agricole.

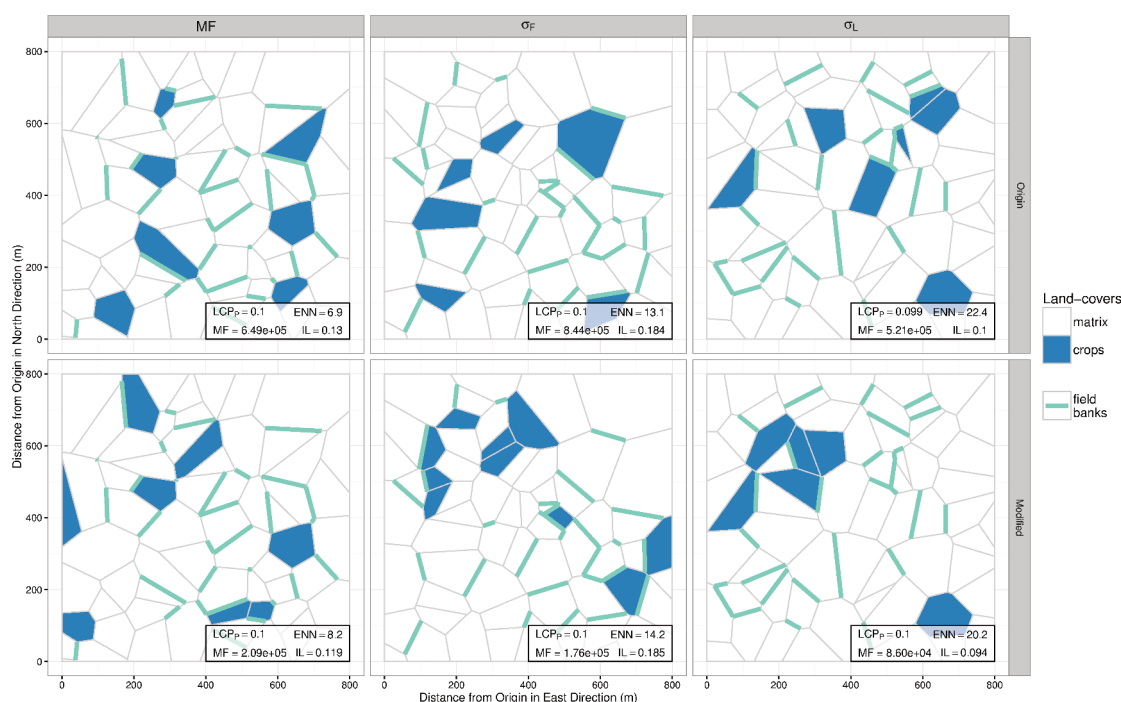


Figure 8.1 – Paysages avant (ligne du haut) et après (ligne du bas) modifications. Les trois paysages (un par colonne) sont ceux ayant l'augmentation de suppressivité la plus significative pour chaque critère d'amélioration  $\sigma_L$  ; respectivement la fitness moyenne de la population de ravageur et ses deux paramètres d'approvisionnement, tous trois obtenus après optimisation sur le paysage).

## 8.4 Conclusion

Revenons à la problématique méthodologique évoquée en introduction : *sur quelles bases biologiques et mathématiques intensifier la dépendance au paysage d'un modèle de dynamique de population ?* — Dans les travaux présentés ici, nous avons suivi la piste d'une modélisation multi-échelle et mécaniste. La base de l'intensification du lien paysage-population est donc ici l'individu, sensible, exigeant et optimal. L'individu, par ses perceptions, introduit la non-localité dans une population, alors moins

hermétique à son environnement. Par ses besoins continuellement changeants, l'individu définit de nouveaux équilibres dynamiques dans des modèles de dynamiques de populations dont les comportements sont classiquement plus physiques (*sensu* fluide, homogénéisant) que biologiques (*sensu* animé, intentionné, organisé). Enfin, l'individu par ses stratégies d'approvisionnement place la population dans un contexte d'optimalité au fondement biologique solide. Ces développements permettent un lien robuste, étayé et significatif entre la distribution spatiale des ressources et la dynamique de population, dans sa démographie et sa redistribution. Ainsi, l'individu est l'échelle réceptive et réactive à l'hétérogénéité de l'espace. Cette réactivité individuelle offre ici une manifestation populationnelle qui devient alors appréciable en matière de protection des cultures.

La problématique écologique a été présentée comme plus distale : *comment la modification du paysage agricole peut-elle servir de levier d'action dans la lutte contre les ravageurs de cultures ?* Nous l'avons approchée par le biais de couplages entre des modèles de paysages et de populations. Les méthodes heuristiques utilisées s'avèrent tout à fait capables de proposer des réarrangements du paysage agricole qui lui confèrent une certaine résistance aux ravageurs, tout en préservant ses caractéristiques productives. Selon l'étude, les réarrangements ont deux objectifs différents : dans l'étude I, la maximisation de la qualité de l'habitat d'un auxiliaire de cultures capable d'apporter un service écosystémique de régulation de ravageurs et d'adventices ; dans l'étude III, la perturbation de la distribution des ressources d'un ravageur capable de perceptions distantes et caractérisé par des besoins transitoires en deux ressources distinctes. Les résultats de ces approches simulationnelles sont réellement encourageants, et tirent un avantage substantiel des développements multi-échelles concernant les modèles de dynamiques populations. La résistance au ravageur des paysages étudiés ici semble pouvoir être très significativement accrue, bien que son origine soit complexe à appréhender.

Enfin, je souhaiterais que les travaux présentés ici soient aussi vus comme une démonstration de la faisabilité, voire de la simplicité, d'une convergence individu-population dans le formalisme, pourtant assez rigide, de la réaction-diffusion. Cette convergence peut avoir de nombreux débouchés en écologie où les problématiques multi-échelles ne manquent pas. Les modèles de réaction-diffusion ont été longtemps vus comme des modèles gourmands, ceci entraînant deux types de limitations : (1) une résolution numérique qui doit se limiter à de faibles échelles spatio-temporelles ou à des résolutions grossières ; et (2) une résolution analytique qui limite les équations et leurs support spatiaux à des formes très simplifiées. Dans les deux cas, l'intérêt de tels modèles peut paraître assez sommaire. Ces limites sont réelles, ainsi l'ajout de dimensions d'individualisation ne peut se faire qu'avec parcimonie, mais

elles sont désormais largement surestimées. La disponibilité croissante de ressources informatiques ne devrait ainsi plus pouvoir expliquer la faible utilisation des modèles de réaction-diffusion. Ne restera plus qu'un obstacle, leur faible appropriation, qui semble maintenir ces équations sous leurs formes canoniques durant des décennies, les éloignant constamment de problématiques écologiques de plus en plus spécifiques.

# Références citées dans la thèse

- Akplogan, Mahuna, Simon de Givry, Jean-Philippe Métivier, Gauthier Quesnel, Alexandre J. Non et Frédérick Garcia (2013). "Solving the Crop Allocation Problem using Hard and Soft Constraints". *RAIRO - Operations Research* 47.2, p. 151-172L :<http://www.rairo-ro.org/10.1051/ro/20130472>(cf. p. 47) .
- Al Hassan, Diab, Ewen Georgelin, Thomas Delattre, Françoise Burel, Manuel Plantegenest, Ralf Kindlmann et Alain Butet (2013). "Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators?". *Agricultural and Forest Entomology* 15.1, p. 24-33L :<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x/abstract>(cf. p. 41) .
- Allema, A. B., W. a. H. Rossing, W. van der Werf, B. G. Heusinkveld, T. Bukovinszky, E. Steiner et J. C. van Lenteren (2012). "Effect of light quality on movement of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera : Carabidae)". *Journal of Applied Entomology* 136.10, p. 793-800L :<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0418.2012.01728.x/abstract> (cf. p. 50) .
- Aviron, Stéphanie, Sylvain Poggi, Yann-David Varennes et Amélie Lefèvre (2016). "Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 227, p. 1-10L :<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880915016162> (cf. p. 42) .
- Bates, Douglas M. et Donald G. Watts (*Nonlinear Regression Analysis and Its Applications*. en. Wiley)(cf. p. 96) .
- Battin, Tom J., William T. Sloan, Ståan Kjelleberg, Holger Daims, Ian M. Head, Tom P. Curran et Leo Eberl (2007). "Microbial landscapes : new paths to biofilm research". en. In : *Reviews Microbiology* 5.1, p. 76-81L :<http://www.nature.com/nrmicro/journal/v5/n1/full/nrmicro1556.html>(cf. p. 8) .
- Baudry, Jacques, Françoise Burel, Claudine Thenail et Didier Le Cœur (2000). "A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological processes in Brittany, France". *Landscape and Urban Planning* 50.1-3, p. 119-128L :<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016920460000040> (cf. p. 40) .
- Beeton, Nicholas J., Clive R. McMahon, Grant J. Williamson, Joanne Potts, Jonathan Bloomfield, Marthán N. Bester, Larry K. Forbes et Chris N. Johnson (2015). "Using the Spatial Population Abundance Dynamics Engine for conservation management". *Methods in Ecology and Evolution* 6.12, p. 1407-1416L :<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12434/abstract>(cf. pp. 44, 150) .
- Bengfort, Michael, Horst Malchow et Frank M. Hilker (2016). "The Fokker-Planck law of diffusion and pattern formation in heterogeneous environments". *Journal of Mathematical Biology*, p. 1-22L :<http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-016-0866-8> (cf. pp. 43, 116) .

- Benhamou, Simon et Louise Riotte-Lambert (2012). "Beyond the Utilization Distribution : Identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited". In : *Ecological Modelling* 227, p. 112-116. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380011006033> (cf. p. 81) .
- Bennett, Elena M., Garry D. Peterson et Line J. Gordon (2009). "Understanding relationships among multiple ecosystem services : Relationships among multiple ecosystem services". en In : *Ecology Letters* 12.12, p. 1394-1404. url : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2009.01387> (cf. p. 54) .
- Berestycki, Henri, François Hamel et Lionel Roques (2005). "Analysis of the periodically fragmented environment model : II-biological invasions and pulsating travelling fronts". In : *Mathématiques Pures et Appliquées* 84.8, p. 1101-1146. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021782404000000> (cf. pp. 42, 55) .
- Bertrand, Colette, Françoise Burel et Jacques Baudry (2015). "Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes". en In : *Ecology*, p. 1-16. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0259-4> (cf. p. 12) .
- Bianchi, F. J. J. A., C. J. H. Booij et T. Tscharntke (2006). "Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control". en In *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 273.1595, p. 1715-1727. url : <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/273/1595> (cf. 1715 p. 33) .
- Bianchi, Felix J. J. A. et Wopke Van der Werf (2003). "The Effect of the Area and Configuration of Hibernation Sites on the Control of Aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in Agricultural Landscapes : A Simulation Study". en In : *Environmental Entomology* 32.6, p. 1290-1304. url : <http://ee.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1603/0046-225X-32.6.1290> (cf. pp. 38, 39, 116) .
- Bocquet-Appel, Jean-Pierre (2011a). "The Agricultural Demographic Transition During and After the Agriculture Invention". *Current Anthropology* 52.S4, S497-S511. url : <http://www.jstor.org/stable/10.1086/659> (cf. p. 11) .
- (2011b). "When the World's Population Took Off : The Springboard of the Neolithic Demographic Transition". en *Science* 333.6042, p. 560-561. url : <http://science.sciencemag.org/content/333/6042/560> (cf. p. 11) .
- Bohan, David A., Aline Boursault, David R. Brooks et Sandrine Petit (2011). "National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators : Carabid seed predation". en In *Journal of Applied Ecology* 48.4, p. 888-898. url : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2011.02008> (cf. pp. 40, 41, 53) .
- Borra, Simone et Agostino Di Ciaccio (2010). "Measuring the prediction error. A comparison on cross-validation, bootstrap and covariance penalty methods". *Computational Statistics & Data Analysis* 54.12, p. 2976-2989. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167947310001000> (cf. p. 44) .
- Bourhis, Yoann, Sylvain Poggi, Youcef Mammeri, Anne-Marie Cortesero, Anne Le Ralec et Nicolas Parisey (2015). "Perception-based foraging for competing resources : Assessing pest popula-



- dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution". en. In : *Ecological Modelling* 312, p. 211-221. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380015002354> (cf. pp. 42, 44, 116, 117, 134).
- Briscoe, Brian K., Mark A. Lewis et Stephen E. Parrish (2002). "Home range formation in woodpeckers due to scent marking". en *Bulletin of Mathematical Biology* 64.2, p. 261-284 (cf. p. 92).
- Brooks, Stephen P. et Andrew Gelman (1998). "General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations". en *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7.4, p. 434-455. url : <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10618600.1998.10747877> (cf. p. 50).
- Brownlee, John (1912). "The Mathematical Theory of Random Migration and Epidemic Distribution." In *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 31, p. 262-289. url : [http://journals.cambridge.org/article\\_S0370164600000000](http://journals.cambridge.org/article_S0370164600000000) (cf. p. 65).
- Bruinsma, Jelle (2009). "The resources outlook : by how much do land, water and crop yields need to increase by 2050 ?". In *Global Economic Symposium*. url : <http://www.global-economic-symposium.org/knowledgebase/food-security-through-more-intense-crop-production/virtual-library/the-resources-outlook-by-how-much-do-land-water-and-crop-yields-need-to-increase-by-20> (cf. p. 12).
- Calcagno, Vincent, Ludovic Mailleret, Eric Wajnberg et Frédéric Grognard (2014). "How optimal foragers should respond to habitat changes : a reanalysis of the Marginal Value Theorem". In *Journal of Mathematical Biology* 69.5, p. 1237-1261. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-013-0733-1> (cf. p. 123).
- Campolongo, Francesca, Jessica Cariboni et Andrea Saltelli (2007). "An effective screening design for sensitivity analysis of large model portfolios". en *Environmental Modelling and Software*. Modelling, computer-assisted simulations, and mapping of dangerous phenomena for hazard assessment 22.10, p. 1509-1518. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815206002800> (cf. p. 86).
- Cantrell, Robert Stephen et Chris Cosner (2003). *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*. en. John Wiley & Sons (cf. pp. 2, 13, 42).
- Cariboni, J., D. Gatelli, R. Liska et A. Saltelli (2007). "The role of sensitivity analysis in ecological modelling". en *Ecological Modelling*. Special Issue on Ecological Informatics : Biologically Inspired Machine Learning 4th Conference of the International Society for Ecological Informatics 203.1-2, p. 167-182. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380006005730> (cf. p. 85).
- Castellazzi, M.S., J. Matthews, F. Angevin, C. Sausse, G.A. Wood, P.J. Burgess, I. Brown, Conrad et J.N. Perry (2010). "Simulation scenarios of spatio-temporal arrangement of woodpeckers at the landscape scale". en *Environmental Modelling & Software* 25.12, p. 1881-1889. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815210001930> (cf. p. 130).
- Caswell, Hal (1978). "Predator-Mediated Coexistence : A Nonequilibrium Model". In *American Naturalist* 112.983, p. 127-154. url : <http://www.jstor.org/stable/2460042> (cf. p. 7).
- Chaplin-Kramer, Rebecca, Megan E. O'Rourke, Eleanor J. Blitzer et Claire Kremen (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity". en



- Ecology Letters* 14.9, p. 922-932 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x/abstract> (cf. p. 38).
- Charnov, Eric L. (1976). "Optimal foraging, the marginal value *Theoretical Population Biology* 9.2, p. 129-136 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/004058097690040> (cf. pp. 123, 144).
- Chen, Xinfu, Richard Hambrook et Yuan Lou (2008). "Evolution of conditional dispersal : a reaction-diffusion-advection model". *Journal of Mathematical Biology* 57.3, p. 361-386. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-008-006-69> (cf. p. 69).
- Chewning, William C. (1975). "Migratory effects in predator-prey *Mathematical Biosciences* 23.3, p. 253-262 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/002555647590039> (cf. p. 10).
- Cho, Eunjoo et Yong-Jung Kim (2013). "Starvation Driven Diffusion as a Survival Strategy of Biological Organisms". *Bulletin of Mathematical Biology* 75.5, p. 845-870 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s11538-013-0636-1> (cf. pp. 81, 82, 116, 117).
- Ciss, Mamadou, Nicolas Parisey, Fabrice Moreau, Charles-Antoine Dedryver et Jean-Sébastien Pierre (2013). "A spatiotemporal model for predicting grain aphid population dynamics and optimizing insecticide sprays at the scale of continental *Environmental Science and Pollution Research*. url : <http://link.springer.com/10.1007/s11356-013-2245-1> (cf. p. 42).
- Clark, James S. (2004). "Why environmental scientists are becoming Bayesians : Modelling with Bayes". en. *Ecology Letters* 8.1, p. 2-14 : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2004.00702> (cf. p. 44).
- Clay, Jason (2011). *World Agriculture and the Environment : A Commodity-By-Commodity Guide To Impacts And Practices*. en. Google-Books-ID : zFpfGMeTax4C. Island Press (8).
- Coaker, T. H. et S. Finch (1970). "The cabbage root fly, *Erioschia brassicae* (Bouche)." *Annual Report of the National Vegetable Research Station* 21, p. 23-42 (p. 76).
- Codling, E. A, M. J Plank et S. Benhamou (2008). "Random walk models in *Journal of The Royal Society Interface* 5.25, p. 813-834 : <http://rsif.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsif.2008.0061> (cf. p. 17).
- Collett, T. S. et J. A. Rees (1997). "View-based navigation in Hymenoptera : multiple strategies of landmark guidance in the approach to a feeder". *Journal of Comparative Physiology A : Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 181.1, p. 47-58 : <http://link.springer.com/10.1007/s003590050006> (cf. p. 148).
- Cook, Samantha M., Zeyaur R. Khan et John A. Pickett (2007). "The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest Management". *Annual Review of Entomology* 52.1, p. 375-400 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405> (cf. pp. 130, 150).
- Cushman, Samuel A. et Falk Huettmann (2006). *Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation*. en. Google-Books-ID : utUlVsiMvYEC. Springer Science & Business Media (p. 7).

- Daniel Kissling, W., David E. Pattemore et Melanie Hagen (2013). "Challenges and prospects of the telemetry of insects : Insect telemetry". *Biological Reviews*, n/a-n/a url : <http://doi.wiley.com/10.1111/brv.12045> (cf. p. 92).
- Dockery, Jack, Vivian Hutson, Konstantin Mischaikow et Mark Pernarowski (1998). "The evolution of slow dispersal rates : a reaction diffusion model". *Journal of Mathematical Biology* 37.1, p. 61-81 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285000120> (cf. p. 82).
- Douglas, Jim Jr. et James E. Gunn (1964). "A general formulation of alternating direction methods". en. *Numerische Mathematik* 6.1, p. 428-451 : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF01386003> (cf. pp. 96, 180).
- Drake, James A., Gary R. Huxel et Chad L. Hewitt (1996). "Microcosms as Models for Generation and Testing Community Theory". *Ecology* 77.3, p. 670-677 : <http://www.jstor.org/stable/226548> (cf. p. 4).
- Eckenrode, C. J. et R. Keith Chapman (1971). "Effect of Various Temperatures upon Rate of Development of the Cabbage Maggot Under Artificial Conditions". *Annals of the Entomological Society of America* 64.5, p. 1079-1083 (cf. p. 96).
- Ehrlich, Paul R. et Edward O Wilson (1991). "Biodiversity Studies : Science and Policy". *Science* 253.5021, p. 758-762 : <http://science.sciencemag.org/content/253/5021/758> (cf. p. 13).
- European Commission (2013). *The Common Agricultural Policy after 2013 - Agriculture and rural development*. url : [http://ec.europa.eu/agriculture/cap-post-2013/index\\_cfa.htm](http://ec.europa.eu/agriculture/cap-post-2013/index_cfa.htm) (cf. p. 115).
- Evans, E. W., V. L. J. Bolshakova et N. R. Carlile (2015). "Parasitoid dispersal and colonization lag in disturbed habitats : biological control of cereal leaf beetle metapopulation". *Journal of Applied Entomology* 139.7, p. 529-538 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jen.12191/abstract> (cf. p. 116).
- Fagan, William F., Robert Stephen Cantrell et Chris Cosner (1999). "How Habitat Edges Change Species Interactions". *The American Naturalist* 153.2, p. 165-182 : <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/30303> (cf. p. 32).
- Fagan, William F., Mark A. Lewis, Marie Auger et Mélanie (2013). "Spatial memory and animal movement". en. *Ecology Letters* 16.10, p. 1316-1322 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12165/abstract> (cf. p. 148).
- Fagan, William F., Mark A. Lewis, Michael G. Neubert et P. Van Den Driessche (2002). "Invasion theory and biological control". *Ecology Letters* 5.1, p. 148-157 : [http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0\\_285.x](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2002.0_285.x) (cf. pp. 75, 116).
- Ferreira, Claudia P., Lourdes Esteva, Wesley A. C. Godoy et Fernando L. Cônsoli (2014). "Landscape Diversity Influences Dispersal and Establishment of Pest with Complex Nutritional Ecology". en. *Bulletin of Mathematical Biology* 76.7, p. 1747-1761 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s11538-014-9111-1> (cf. p. 116).

- Finch, S. (1971). "The Fecundity of the Cabbage Root Fly (*Erioschia brassicae*) Under Field Conditions". en. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 14.2, p. 147-160 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1971.tb00152.x> (cf. p. 90).
- Finch, S (1989). "Ecological considerations in the management of pest species in vegetable crops". In *Annual Review of Entomology* 34.1, p. 117-137 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001> (cf. pp. 76, 117).
- Finch, S. et Christine M. Ackley (1977). "Cultivated and wild host plants supporting population of the cabbage root fly". en *Annals of Applied Biology* 85.1, p. 13-22 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7348.1977.tb00626.x> (cf. p. 76).
- Finch, S. et Rosemary H. Collier (1985). "Laboratory studies on aestivation in the cabbage root fly (*Delia radicum*)". en. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38.2, p. 137-143 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03510.x> / abstract (cf. p. 96).
- Fischer, Joern et David B. Lindenmayer (2007). "Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis". en *Global Ecology and Biogeography* 16.3, p. 265-280 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x> (cf. p. 150).
- Fisher, R. A. (1937). "The Wave of Advance of Advantageous Genes". en *Journal of Eugenics* 7.4, p. 355-369 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-1809.1937.tb02153.x> / abstract (cf. pp. 5, 42).
- Flather, Curtis H., Michael Bevers et Associate Editor : Lenore Fahrig (2002). "Patchy Reaction-Diffusion and Population Abundance : The Relative Importance of Habitat Amount and Arrangement". In *The American Naturalist* 159.1, p. 40-56 : <http://www.jstor.org/stable/10.1086/3241> (cf. pp. 5, 10).
- Forbes, Valery E. et Nika Galic (2016). "Next-generation ecological risk assessment : Predicting risk from molecular initiation to ecosystem service". en *Environmental International* 91, p. 215-219 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016041201630082> (cf. p. 149).
- Forman, Richard T. T. (1995). *Land Mosaics : The Ecology of Landscapes and Regions*. en. Google-Books-ID : sSRNU\_5P5nwC. Cambridge University Press (70).
- Fretwell, Stephen Dewitt et Henry L. Lucas (1969). "On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds : I. Theoretical development". en *Biological Journal of the Linnean Society* 19.1, p. 16-36 : <http://link.springer.com/10.1007/BF016> (cf. p. 81).
- Gámez-Virués, Sagrario, Mattias Jonsson et Barbara Eklöv (2010). "The Ecology and Utility of Local and Landscape Scale Effects in Pest Management". John Wiley & Sons, Ltd, p. 106-120. url : <http://dx.doi.org/10.1002/9781118231838> (cf. pp. 39, 53).
- Gardiner, M.M., D.A. Landis, C. Gratton, N. Schmidt, M. O'Neal, E. Mueller, J. Chacon et G.E. Heimpel (2010). "Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean fields". en *Biological Control* 55.1, p. 11-19 : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1049964410> (cf. p. 54).

- Gardner, Robert H. (1999). "RULE : Map Generation and a Spatial Analysis Program". en. In *Landscape Ecological Analysis*. Sous la dir. de Jeffrey M. Klopatek et Robert H. Gardner. Springer New York, p. 280-303 : [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6\\_1](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6_1) (cf. p. 9) .
- Gardner, Milne, Turner et O'Neil (1987). "Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern". *Landscape Ecology*, p. 19-28 (cf. p. 9) .
- Gassmann, Aaron J. (2012). "Field-evolved resistance to Bt maize by western corn rootworm populations: implications from the laboratory and effects in the field". *Journal of Invertebrate Pathology*. SIP Symposium on Resistance to Bt Crops 110.3, p. 227-293 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022201112000007> (cf. p. 151) .
- Gaucherel, C. (2008). "Neutral models for polygonal landscapes with linked networks". *Ecological Modelling* 219.1-2, p. 39-48 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304388008000388> (cf. pp. 8, 125, 135) .
- Gause, G. F. (1934) *The struggle for existence, by G. F. Gause*. Baltimore, The Williams & Wilkins company : <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/4489> (cf. pp. 4, 6) .
- Gillman, Michael (2009) *An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution : Time and Space*. en. John Wiley & Sons : p. 6) .
- Giuggioli, Luca, Jonathan R. Potts, Daniel I. Rubenstein et Simon A. Levin (2013). "Stochastic collective actions, and animal social space". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.42, p. 16904-16909 : <http://www.pnas.org/content/110/42/16904> (cf. p. 118) .
- Gonthier, David J., Katherine K. Ennis, Serge Farinas, Hsun-Yi Hsieh, Aaron L. Iverson, Batáry, Jörgen Rudolphi, Teja Tschardt, Bradley J. Cardinale et Ivette Perfecto (2014). "Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach". en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1791, p. 20141358 : <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/281/1791/20141358> (cf. p. 115) .
- Gould, Fred (1991). "The Evolutionary Potential of Crop Pests". *American Scientist* 79.6, p. 496-507 : <http://www.jstor.org/stable/2977461> (cf. p. 151) .
- Grindrod, Peter (1997) *The Theory and Applications of Reaction-diffusion Equations : Patterns and Waves*. en. Google-Books-ID : B9F8QgAACAAJ. Clarendon Press : p. 4) .
- Haenke, Sebastian, Anikó Kovács-Hostyánszki, Jochen Fründ, Péter Batáry, Birgit Jauker, Tschardt et Andrea Holzschuh (2014). "Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance". *Journal of Applied Ecology* 51.2, p. 505-513 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12221> (cf. pp. 112, 115) .
- Hanski, Ilkka (1981). "Coexistence of Competitors in Patchy Environment with and without Disturbance". *Oikos* 37.3, p. 306-312 : <http://www.jstor.org/stable/3544461> (cf. p. 7) .

- Hanski, Ilkka (1994). "Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes". *Evolution* 48.4, p. 131-135. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016953479490177> (cf. p. 10).
- Hanski, Ilkka et Mats Gyllenberg (1993). "Two General Metapopulation Models and the Core-Satellite Species Hypothesis". *The American Naturalist* 142.1, p. 17-41. <http://www.jstor.org/stable/2462462> (cf. p. 9).
- Harvey, J. A. et R. Wagenaar (2006). "Development of the herbivore *Pieris rapae* and its endoparasitoid *Cotesia rubecula* on crucifers of field edges". *Journal of Applied Entomology* 130.9-10, p. 465-470. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0418.2006.01093.x/abstract> (cf. p. 117).
- Hastings, Alan (1991). "McKendrick Von Foerster Models for Patch Dynamics". In : *Differential Equations Models in Biology, Epidemiology and Ecology*. Sous la dir. de Stavros Busenberg et Mario Martelli. Lecture Notes in Biomathematics 92. DOI : 10.1007/978-3-642-45692-3\_13. Springer Berlin Heidelberg, p. 181-199. <http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-45692-3> (cf. pp. 19, 117).
- Hawkes, C. et T. H. Coaker (1979). "Factors Affecting the Behavioural Responses of the Adult Cabbage Root Fly, *Delia brassicae*, to Host Plant Odors". *Entomologia Experimentalis et Applicata* 25.1, p. 45-58. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1570-7458.1979.tb02847.x/abstract> (cf. p. 68).
- Haydon, Daniel T. et Eric R. Pianka (1999). "Metapopulation theory, landscape models, and species diversity". *Écoscience* 6.3, p. 316-328. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/11956860.1999.11682433> (cf. pp. 10, 13).
- Henry, Daniel (1981). *Geometric theory of semilinear parabolic equations*. en. Springer-Verlag (p. 131).
- Holling, C. S. (1959). "The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly". *The Canadian Entomologist* 91.05, p. 293-320. [http://journals.cambridge.org/article\\_S0008347X00054](http://journals.cambridge.org/article_S0008347X00054) (cf. p. 54).
- Hostetler, Jeffrey A. et Richard B. Chandler (2015). "Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data". *Ecology* 96.14. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016578361500144> (cf. p. 144).
- Houston, Alasdair I. et John M. McNamara (2014). "Foraging currencies, metabolism and behavioural routines". *Journal of Animal Ecology* 83.1, p. 30-40. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12096/abstract> (cf. pp. 76, 110, 123).
- Huaker, C. B. (1958). "Experimental studies on predation : Dispersion factors and predator-prey oscillations". *Hilgardia* 27.14, p. 343-383. <http://hilgardia.ucanr.edu/Abstract/?a=hilg.v27n14p343> (cf. p. 4).
- Hundsdoerfer, Willem et Jan Verwer (2003). *Numerical Solution of Time-Dependent Advection-Diffusion-Reaction Equations*. T. 33. Springer Series in Computational Mathematics. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. <http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-09017-1> (cf. pp. 16, 122, 180).

- Hutchinson, G. Evelyn (1957). "Concluding Remarks". *Caldes Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, p. 415-421. url : <http://symposium.cshlp.org/content/22/415> (cf. pp. 6, 7).
- Jackson, Nathan D. et Lenore Fahrig (2015). "Habitat amount, not habitat configuration, predicts population genetic structure in fragmented landscapes". *Landscape Ecology* : 31.5, p. 951-968. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0313-2> (cf. p. 146).
- Johnson, A. R., J. A. Wiens, B. T. Milne et T. O. Crist (1992). "Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes". *Landscape Ecology* 7.1, p. 63-75. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF02511010> (cf. p. 810).
- Jones, D. R., C. D. Perttunen et B. E. Stuckman (1993). "Lipschitzian optimization without Lipschitz constant". *Journal of Optimization Theory and Applications* 79.1, p. 157-181. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF0092124> (cf. p. 2124).
- Jonsen, Ian D. et Lenore Fahrig (1997). "Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure". *Landscape Ecology* 12.3, p. 185-197. url : <http://link.springer.com/article/10.1023/A%3A1007961165274> (cf. pp. 74, 115).
- Jonsen, I.D., M. Basson, S. Bestley, M.V. Bravington, T.A. Patterson, M.W. Pedersen, R. Thompson, U.H. Thygesen et S.J. Wotherspoon (2013). "State-space models for bio-loggers : An ecological road map". *Deep : Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 88-89, p. 34-46. url : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S096706451100094X> (cf. p. 92).
- Jonsson, Annelie M., Johan Ekroos, Juliana Dänhardt, Georg K. S. Andersson, Ola Olsson et Henrik G. Smith (2015). "Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape". *Biological Conservation* 184, p. 51-58. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000632071500115> (cf. p. 115).
- Jonsson, Mattias, Riccardo Bommarco, Barbara Ekbom, Henrik G. Smith, Jan Bengtsson, Bert Caballero-Lopez, Camilla Winqvist et Ola Olsson (2014). "Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes". *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 243-252. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12149/abstract> (cf. p. 39).
- Jonsson, Mattias, Steve D. Wratten, Doug A. Landis, Jean-Marie L. Tompkins et Ross Cullum (2010). "Habitat manipulation to mitigate the impacts of invasive arthropod pests". *Biological Invasions* 12.9, p. 2933-2945. url : <http://link.springer.com/10.1007/s10530-010-9737-4> (cf. p. 39).
- Josso, Celine (2012). "Ecologie des interactions entre la *Delia radicum* et ses ennemis naturels : de la parcelle au paysage". Thèse de doct. Université de Rennes 1. url : <http://www.theses.fr/2012REN1S001> (cf. pp. 76, 83, 95).
- Josso, Celine, Anne Le Ralec, Lucie Raymond, Julia Saulais, Jacques Baudry, Denis Poinsot et Anne Marie Cortesero (2013). "Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly (*Delia radicum*)". en. *Landscape Ecology* 28.9, p. 1697-1715. url : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-013-9928-3> (cf. pp. 76, 115, 118).



- Kan, A. H. G. Rinnooy et G. T. Timmer (1987). "Stochastic global optimization methods part II : Multi level methods". *Mathematical Programming* 39.1, p. 57-81 : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF02561134> (cf. p. 134).
- Kaplan, Ian et Danny Lewis (2015). "What happens when crops are turned on? Simulating constitutive volatiles for tritrophic pest suppression across an agricultural landscape". *Management Science* 71.1, p. 139-151 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ps.3779/abstract> (cf. p. 36).
- Kareiva, Peter, A. Mullen et R. Southwood (1990). "Population Dynamics in Spatially Complex Environments : Theory and Data [and Discussion]". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 330.1257, p. 175-190 : <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/330/1257> (cf. p. 1510).
- Kieu, Kien, Katarzyna Adamczyk-Chauvat, Herve Monod et Radu S. Stoica (2013). "A completely random T-tessellation model and Gibbsian extensions". *Spatial Statistics* 6, p. 118-138. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2211675313000572> (cf. p. 93).
- Kinezaki, Noriko, Kohkichi Kawasaki et Nanako Shigesada (2010). "The effect of the spatial configuration of habitat fragmentation on invasive species". *Theoretical Population Biology* 78.4, p. 298-308 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040580910000909> (cf. p. 54).
- King, Anthony W. (2005). "Hierarchy theory and the landscape? level? or, Words do matter". In : *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge Studies in Landscape Ecology. Cambridge University Press : <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511614415.005> (cf. pp. 7, 8).
- Klingenberg, C. P. et G. S. McIntyre (1998). "Geometric morphometrics of developmental instability : Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods". *Evolution* 52.5, p. 1363-1375 (cf. p. 78).
- Kooijman, S. A. L. M. (2000). *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. en. Cambridge University Press (119).
- Kostal, V. (1993). "Oogenesis and oviposition in the cabbage root fly, *Delia radicum* (Diptera Anthomyiidae), influenced by food quality, mating and host plant availability". In : *Entomol. exp. appl.* p. 137-147 url : <http://www.eje.cz/artkey/eje-199302-0004> (cf. pp. 133).
- Labruyere, Sarah, David A. Bohan, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci et Sandrine Petit (2016). "Local neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields : A nationwide analysis". *Basic and Applied Ecology* 17.3, p. 230-239 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179115000134> (cf. pp. 13, 40).
- Landis, Douglas A., Stephen D. Wratten et Geo M. Gurr (2000). "Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture". *Annual Review of Entomology* 45.1, p. 175-201 : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1> (cf. pp. 39, 53, 119).
- Le Ber, F., C. Lavigne, K. Adamczyk, F. Angevin, N. Colbach, J.-F. Mari et H. Monod (2009). "Neutral modelling of agricultural landscapes by tessellation methods—Application for geospatial flow simulation". *Ecological Modelling*. Selected Papers on Spatially Explicit Landscape

- Modelling : Current practices and challenges 220.24, [prl3536+3545/www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009](https://doi.org/10.1016/j.scs.2017.04.009) (cf. pp. 8, 13, 74, 125, 135).
- Leitao, Andre Botequilha, Joseph Miller, Jack Ahern et Kevin McGahey (2014). *Measuring World Scapes : A Planner's Handbook*. en. Washington, D.C : Island Press (cf. pp. 15, 135, 147).
- Lepage, M. P., G. Boivin, J. Brodeur et G. Bourgeois (2014). "Oviposition Pattern of Ear Late-Emerging Genotype *Delia radicum* (Diptera : Anthomyiidae) at Different Temperatures". en. *Environmental Entomology* 43.1, p. 178-186. <http://ee.oxfordjournals.org/content/43/1/178> (cf. p. 76).
- Lepage, Marie-Pier (2006). *Etude de l'impact de la température et de l'humidité sur la survie et la dynamique de la ponte de la mouche du chou (Delia radicum L.)* Rapp. tech. Université de Montréal (cf. p. 96).
- Levins, Richard (1969). "Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control". en. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15.3, p. 237-240. [url :http://besa.oxfordjournals.org/content/15/3/237](http://besa.oxfordjournals.org/content/15/3/237) (cf. p. 79).
- (1979). "Coexistence in a Variable Environment". en. *The American Naturalist* 114.6, p. 765-783. [url :http://www.jstor.org/stable/2461191](http://www.jstor.org/stable/2461191) (cf. p. 7).
- Loeuille, Nicolas, Sébastien Barot, Ewen Georgelin, Grigorios Kylafis et Claire Lavigne (2015). "Chapter Six - Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks : Implications for Sustainable Management". *Advances in Ecological Research*. Sous la dir. de Guy Woodward and David A. Bohan. T. 49. Ecological Networks in an Agricultural World. Academic Press, p. 435. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124200029000068](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124200029000068) (cf. p. 151).
- Lotka, Alfred James (1925). *Elements of Physical Biology*. en. Google-Books-ID : 1sPQAAAA-MAAJ. Williams & Wilkins Company (cf. p. 3).
- MacArthur, Robert H. (1958). "Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests". en. *Ecology* 39.4, p. 599-619. [url :http://www.jstor.org/stable/1931100](http://www.jstor.org/stable/1931100) (cf. p. 6).
- MacArthur, Robert H. et Eric R. Pianka (1966). "On optimal use of a patchy environment". en. *American Naturalist* 100, p. 603-609. [url :http://www.jstor.org/stable/2459188](http://www.jstor.org/stable/2459188) (cf. pp. 123, 144).
- Maechler, Martin et Bates Douglas (2016). *Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods*. [url :https://cran.r-project.org/web/packages/Matrix/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/Matrix/index.html) (cf. p. 179).
- Maisonhaute, Julie-Eleonore, Pedro Peres-Neto et Eric Lucas (2010). "Influence of agricultural practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage". en. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139.4, p. 500-507. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880910000664](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880910000664) (cf. p. 115).
- Malthus, T. R. (1798). *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson, London (cf. p. 3).
- Marrec, Ronan, Isabelle Badenhauer, Vincent Bretagnolle, Luca Börger, Marilyn Roncato, Nadine Guillon et Bertrand Gauvreau (2015). "Crop succession and habitat preferences affect the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 188, p. 1-11. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880915000000](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880915000000) (cf. p. 11).



- ture, *Ecosystems & Environment* 199, p. 282-289 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914004681> (cf. pp. 12, 42, 116) .
- Martin, Benjamin T., Tjalling Jager, Roger M. Nisbet, Thomas G. Preuss, Monika Hammers-Wirtz et Volker Grimm (2013). "Extrapolating ecotoxicological effects from individuals to populations : a generic approach based on Dynamic Energy Budget theory and individual-based modeling". *Ecotoxicology* 22.3, p. 574-583 : <http://link.springer.com/10.1007/s10646-013-1049-4> (cf. p. 80) .
- Martin, Benjamin T., Elke I. Zimmer, Volker Grimm et Tjalling Jager (2012). "Dynamic Energy Budget theory meets individual-based modelling : a generic and accessible implementation of DEB theory in an IBM context". *Methods in Ecology and Evolution* 3.2, p. 445-449 : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2011.01666.x> (cf. p. 80) .
- Mazoyer, Marcel et Laurence Roudart (2008) *World agriculture : from the neolithic age to the current crisis*. en. Google-Books-ID : 5GpFT9NQS1gC. Earthscan (320 p.) .
- McCallum, Hamish (2008) *Population Parameters : Estimation for Ecological Models*. en. John Wiley & Sons (cf. p. 2) .
- McClintock, Brett T., Deborah JF Russell, Jason Matthiopoulos et Ruth King (2013). "Combining individual animal movement and ancillary biotelemetry data to investigate population-level activity budgets" *Ecology* 94.4, p. 838-849 : <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/12-0954> (cf. p. 92) .
- McGill, Robert, John W. Tukey et Wayne A. Larsen (1978). "Variations of Box Plots". In : *American Statistician* 32.1, p. 12-16 : <http://www.jstor.org/stable/2683358> (cf. p. 128) .
- McKenzie, H. W., E. H. Merrill, R. J. Spiteri et M. A. Lewis (2012). "How linear features alter predator movement and the functional response" *Interface Focus* 2.2, p. 205-211 : <http://rsfs.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsfs.2011.0086> (cf. pp. 75, 118) .
- Meersche, Karel Van den, Karline Soetaert et Dick Van Oevelen (2009). "RExample() : An R Function for Sampling Linear Inverse Problems" *Journal of Statistical Software* 30.Code Snippet 1.url : <http://www.jstatsoft.org/v30/c1> (cf. p. 133) .
- Memmah, Mohamed-Mahmoud, Françoise Lescourret, Xin Yao et Claire Lavigne (2015). "Metaheuristics for agricultural land use optimization. A case study" *Agriculture for Sustainable Development* 35.3, p. 975-981 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s13593-015-0303-4> (cf. p. 147) .
- Metz, Johan A. J. et Odo Diekmann (1986) *Dynamics of Physiologically Structured Populations*. en. Springer-Verlag (20) .
- Meyer, Burghard Christian, Jean-Marie Lescot et Ramon Laplana (2008). "Comparison of Two Spatial Optimization Techniques : A Framework to Solve Multiobjective Land Use Distribution Problems". en. *Environmental Management* 43.2, p. 264-281 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s00267-008-9050-5> (cf. p. 54) .
- Mikaberidze, Alexey, Christopher C. Mundt et Sebastian Bonhoeffer (2016). "Invasiveness of plant pathogens depends on the spatial scale of host distribution" *Ecological Applications*

- 26.4, p. 1238-1248. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/15-0807/abstract> (cf. p. 11).
- Mitchell, Matthew G. E., Elena M. Bennett et Andrew Gonzalez (2014). "Agricultural landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 192, p. 144-151. [url :http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914001400](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914001400) (cf. p. 13).
- Mitchell, Melanie (1998). *Introduction to Genetic Algorithms*. English. Reprint edition. Cambridge, Mass. : MIT Press. (cf. pp. 48, 135).
- Moorcroft, Paul et Mark A. Lewis (2006). *Mechanistic Home Range Analysis*. en. Princeton University Press. (cf. pp. 16, 75, 92, 118, 145).
- Moorter, Bram van, Nils Bunnefeld, Manuela Panzacchi, Christer M. Rolandsen, Erling J. Solberg et Bernt-Erik Saether (2013). "Understanding scales of movement : animals ride waves and ripples of environmental change". *Journal of Animal Ecology* 82.4. Sous la dir. de John Fryxell, p. 770-780. [url :http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12117](http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12117) (cf. p. 117).
- Morozov, Andrew et Jean-Christophe Poggiale (2012). "From spatially explicit ecological models to mean-field dynamics : The state of the art and perspectives". *Ecological Complexity* 10, p. 1-11. [url :http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1476945X1200027X](http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1476945X1200027X) (cf. p. 46).
- Morris, Max D. (1991). "Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments". In : *Technometrics* 33.2, p. 161-171. [url :http://www.jstor.org/discover/10.2307/1269043?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=21104727](http://www.jstor.org/discover/10.2307/1269043?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=21104727) (cf. pp. 85, 86, 88).
- Mueller, Thomas et William F. Fagan (2008). "Search and navigation in dynamic environments : from individual behaviors to population distributions". *Oikos* 117.5, p. 654-664. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x/abstract> (cf. pp. 75, 118).
- Mueller, Thomas, William F. Fagan et Volker Grimm (2010). "Integrating individual search and navigation behaviors in mechanistic movement models". *Theoretical Ecology* 4.3, p. 341-355. [url :http://link.springer.com/10.1007/s12080-010-0019-2](http://link.springer.com/10.1007/s12080-010-0019-2) (cf. p. 192).
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical biology : I. An introduction, 3rd ed.* en. Springer. [url :http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB\\_520117](http://125.234.102.150:8080/dspace/handle/DNULIB_520117) (cf. pp. 19, 43, 117).
- Myers, Erin M., Fredric J. Janzen, Dean C. Adams et John K. Tucker (2006). "Quantitative Genetics of Plastron Shape in Slider Turtles". *Evolution* 60.3, p. 563-572. [url :http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01137.x/abstract](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01137.x/abstract) (cf. p. 86).
- Nadaraya, E. (1964). "On Estimating Regression Functions". *Theory of Probability & Its Applications* 9.1, p. 141-142. [url :http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/1109141](http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/1109141) (cf. p. 125).
- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz et Peter E. Smouse (2008). "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19052-19059. [url :http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2617681/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2617681/) (cf. pp. 17, 76, 81, 117, 119).

- Ndubisi, Forster O. (2014) *Ecological Design and Planning Reader*. en. Google-Books-ID : VXP1BQAAQBAJ. Island Press (p. 7) .
- Nelder, J. A. et R. Mead (1965). "A Simplex Method for Function Minimization". en. In : *Computer Journal* 7.4, p. 308-311 url : <http://comjnl.oxfordjournals.org/content/7/4/308> (cf. p. 134) .
- Nisbet, R. M., E. B. Muller, K. Lika et S. a. L. M. Kooijman (2000). "From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models". *Journal of Animal Ecology* 69.6, p. 913-926. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2656.2000.00448.x/abstract> (cf. p. 80) .
- Novan, Kevin (2015). "Valuing the Wind : Renewable Energy Policies and Air Pollution Avoided". In : *American Economic Journal : Economic Policy* 7.3, p. 291-301 url : <https://www.aeaweb.org/articles?id=10.1257/pol.2013.03.0056> (cf. p. 56) .
- Odum, Eugene P. (Eugene Pleasants) (*Ecology, the link between the natural and the social sciences / Eugene P. Odum*. Modern biology series. Includes bibliographical references and index. New York : Holt, Rinehart et Winston) .
- Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens et Helene Wagner (2013). *vegan : Community Ecology Package*. url : <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.htm> (cf. p. 87) .
- Okubo, Akira (1980) *Diffusion and ecological problems : mathematical models*. Biomathematics ; v. 10. Berlin ; New York : Springer-Verlag (0, 16, 19, 54, 75, 80, 92, 116, 117) .
- Oliveira-Santos, Luiz Gustavo R., James D. Forester, Ubiratan Piovezan, Walfrido M. Tomas et Fernando A.S. Fernandez (2015). "Incorporating animal spatial memory in step selection functions". en. *Journal of Animal Ecology*, n/a-n/a url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12485/abstract> (cf. p. 148) .
- Olsson, Ola et Arvid Bolin (2014). "A model for habitat selection and species distribution derived from central place foraging the *Oecologia* 175.2, p. 537-548 (p. 76) .
- Olsson, Ola, Arvid Bolin, Henrik G. Smith et Eric V. Lonsdorf (2015). "Modeling pollinator-bee visitation rates in heterogeneous landscapes from foraging behavior". en. *Ecology* 96.1, p. 133-141 url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380015003722> (cf. pp. 115, 129) .
- O'Neill, R. V., R. H. Gardner et M. G. Turner (1992). "A hierarchical neutral model for landscape analysis". en. *Landscape Ecology* 7.1, p. 55-61 url : <http://link.springer.com/article/10.1007/BF02573999> (cf. p. 9) .
- O'Rourke, Megan E. et Laura E. Jones (2011). "Analysis of landscape-scale insect pest dynamics and pesticide use : an empirical and modeling study". *Ecological Applications* 21.8, p. 3199-3210 url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/10-1180.1/abstract> (cf. p. 116) .
- Ostman, Orjan, Barbara Ekblom et Janne Bengtsson (2001). "Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control". *Basic and Applied Ecology* 2.4, p. 365-371 url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179100005115> (cf. p. 115) .

- Ovaskainen, Otso, Alan D. Smith, Juliet L. Osborne, Don R. Reynolds, Norman L. Carreck, Andrzej P. Martin, Kristjan Niitepold et Ilkka Hanski (2008). "Tracking butterfly movements with harmonic radar reveals an effect of population age on movement distribution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.49, p. 19090–19095. <http://www.pnas.org/content/105/49/19090> (cf. p. 92).
- Papaix, Julien, Suzanne Touzeau, Herve Monod et Christian Lannou (2014). "Can epidemic control be achieved by altering landscape connectivity in agricultural systems?" In : *Landscape Modelling* 284, p. 35–47. [url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304438014001954](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304438014001954) (cf. pp. 8, 11, 13, 74, 93, 116, 146, 150).
- Parisey, Nicolas, Yoann Bourhis, Lionel Roques, Samuel Soubeyrand, Benoît Ricci et Sylvain Pons (2016). "Rearranging agricultural landscapes towards habitat quality optimisation : application to pest regulation". *Ecological Complexity*. [url : http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.07.003](http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.07.003) (cf. pp. 116, 123, 126).
- Parish, Esther S., Michael R. Hilliard, Latha M. Baskaran, Virginia H. Dale, Natalie A. G. Leung, Patrick J. Mulholland, Alexandre Sorokine, Neil A. Thomas, Mark E. Downing et Richard J. Middleton (2012). "Multimetric spatial optimization of switchgrass plantings across a landscape". en : *Biofuels, Bioproducts and Biorefining* 6.1, p. 58–71. [url : http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/bbb.342/abstract](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/bbb.342/abstract) (cf. p. 54).
- Peaceman, D. W. et Jr. H. H. Rachford (1955). "The Numerical Solution of Parabolic and Elliptic Differential Equations". *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics* 3.1, p. 28–41. [url : http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/0128.028](http://epubs.siam.org/doi/abs/10.1137/0128.028) (cf. pp. 96, 180).
- Pearson, Scott M. et Robert H. Gardner (1997). "Neutral Models : Useful Tools for Understanding Landscape Patterns". en : *Wildlife and Landscape Ecology*. Sous la dir. de John A. Bissonette. Springer New York, p. 215–230. [url : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-1918-7\\_9](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-1918-7_9) (cf. p. 9).
- Pennisi, Elizabeth (2011). "Global Tracking of Small Animals Gains Momentum". en : *Science* 334.6059, p. 1042–1042. [url : http://www.sciencemag.org/content/334/6059](http://www.sciencemag.org/content/334/6059) (cf. p. 93).
- Pereira, Henrique M. et Gretchen C. Daily (2006). "Modeling biodiversity dynamics in complex landscapes". *Ecology* 87.8, p. 1877–1885. [url : http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9658%282006%2987%5B1877%3A1885%5D](http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9658%282006%2987%5B1877%3A1885%5D) (cf. p. 42).
- Pereira, Henrique M., Gretchen C. Daily et Joan Roughgarden (2004). "A framework for assessing the relative vulnerability of species to land-use change". *Ecological Applications* 14.3, p. 730–742. [url : http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9658%282004%2914%3A0730](http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9658%282004%2914%3A0730) (cf. p. 150).
- Peres-Neto, Pedro R. et Donald A. Jackson (2001). "How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the MDS test". In : *Ecology* 82.2, p. 169–178. [url : http://link.springer.com/article/10.1007/s004420100720](http://link.springer.com/article/10.1007/s004420100720) (cf. p. 87).
- Perović, David J., Geo M. Gurr, A. Raman et Helen I. Nicol (2010). "Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system : a cost–distance approach". *Biological Control*. Australia and New Zealand Biocontrol Conference.

- rence 52.3, p. 263–270 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964409002566> (cf. p. 146) .
- Petit, Sandrine, Aline Boursault et David. A. Bohan (2014). "Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) : Linking field measurements with laboratory diet assessments". In *European Journal of Entomology*. url : <http://www.eje.cz/doi/10.14411/eje.2014.086.html> (cf. pp. 33, 41) .
- Petrovskii, Sergei, Natalia Petrovskaya et Daniel Bearup (2014). "Multiscale approach to pest monitoring : Random walks, pattern formation, synchronization, and *Physioco* networks". In *Journal of Life Reviews* 11.3, p. 467–525 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1571064514000251> (cf. pp. 56, 118) .
- Plantegenest, M., J. S. Pierre, C. A. Dedryver et P. Kindlmann (2001). "Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field". en *Ecological Entomology* 26.4, p. 404–410 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x/abstract> (cf. p. 119) .
- Polasky, Stephen (2008). "Where to put things ? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns". *Biological Conservation* 141.6, p. 1505–1524 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320708001339> (cf. pp. 139, 146, 150) .
- Potgieter, L., J. H. van Vuuren et D. E. Conlong (2015). "The role of heterogeneous agricultural landscapes in the suppression of pest species following random walk dispersal patterns". In *Ecological Modelling*. Special Issue : Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability : Selected papers presented at the 19th ISEM Conference, 28–31 October 2013, Toulouse France 306, p. 240–246 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380014006026> (cf. p. 116) .
- Potts, Jonathan R., Marie Auger-Méthé, Karl Mokross et Mark A. Lewis (2014). "A generalized residual technique for analysing complex movement models using earth mover's distance". en *Methods in Ecology and Evolution* 5.10, p. 1012–1022 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12253/abstract> (cf. p. 55) .
- Potts, Jonathan R., Guillaume Bastille-Rousseau, Dennis L. Murray, James A. Schaefer et Mark A. Lewis (2014). "Predicting local and non-local effects of resources on animal space use using a mechanistic step selection model". *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 253–262. url : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12150/abstract> (cf. pp. 75, 118) .
- Press, William H., Saul A. Teukolsky, William T. Vetterling et Brian P. Flannery (2007). *Numerical Recipes 3rd Edition : The Art of Scientific Computing*. 3<sup>e</sup> éd. New York, NY, USA : Cambridge University Press (cf. pp. 44, 96, 180) .
- Puech, Camille, Sylvain Poggi, Jacques Baudry et Stéphanie Aviron (2015). "Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale". *Landscape Ecology* 30.1, p. 125–140. url : <http://link.springer.com/10.1007/s10980-014-0012-5> (cf. pp. 12, 56) .
- R Core Team (2016) *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. url : <http://www.R-project.org/> (cf. pp. 87, 122) .

- Rego, Carla, Margarida Matos et Mauro Santos (2006). "Symmetry Breaking *Drosophila* Hybrids Is Not Due to Developmental Noise". *Evolution* 60.4, p. 746-761. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01153.x> (cf. p. 86).
- Retho, Benjamin, Cedric Gaucherel et Pablo Inchausti (2008). "Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera : Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes". *Landscape and Urban Planning* 84.3-4, p. 191-199. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204607001818> (cf. pp. 13, 75, 93, 116, 146).
- Richter, Otto (2008). "Modelling dispersal of populations and genetic information by finite methods". In *Environmental Modelling & Software* 23.2, p. 206-211. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815207004416> (cf. p. 416).
- Riitters, K. H., R. V. O'Neill, C. T. Hunsaker, J. D. Wickham, D. H. Yankee, S. P. Timmins, K. Jones et B. L. Jackson (1995). "A factor analysis of landscape pattern and structure metrics". In *Landscape Ecology* 10.1, p. 23-39. <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00158555> (cf. pp. 13, 55, 147).
- Ripley, Brian D. (2007). *Pattern Recognition and Neural Networks*. en. Google-Books-ID : m12UR8QmLqoC. Cambridge University Press (3).
- Roques, L., E. Walker, P. Franck, S. Soubeyrand et E. K. Klein (2015). "Using genetic data to estimate diffusion rates in heterogeneous landscapes". *Journal of Mathematical Biology* 73.2, p. 397-422. <http://link.springer.com/article/10.1007/s00285-015-0954-4> (cf. pp. 43, 44, 123).
- Roques, Lionel (2007). *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale : Avec exercices dirigés*. fr. Google-Books-ID : YfdaAgAAQBAJ. Editions de la Sorbonne (1).
- Roques, Lionel et Mickaël D. Chekroun (2010). "On population resilience to external perturbations". In *arXiv :1006.2576 [math]*. arXiv : 1006.2576. <http://arxiv.org/abs/1006.2576> (cf. p. 55).
- Roques, Lionel et François Hamel (2007). "Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence". *Mathematical Biosciences* 210.1, p. 34-59. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025556407000665> (cf. pp. 45, 42, 55, 115).
- Roques, Lionel, Samuel Soubeyrand et Jérôme Rousselet (2011). "A statistical-reaction-diffusion approach for analyzing expansion processes". *Journal of Theoretical Biology* 274.1, p. 43-51. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S002251931000105> (cf. p. 45).
- Ruano, M. V., J. Ribes, J. Ferrer et G. Sin (2011). "Application of the Morris method for screening the influential parameters of fuzzy controllers applied to wastewater treatment plants". *Water Science and Technology* 63.10, p. 2199-2216 (91).
- Rubner, Yossi, Carlo Tomasi et Leonidas J. Guibas (2000). "The earth mover's distance metric for image retrieval". *International journal of computer vision* 40.2, p. 99-121. <http://link.springer.com/article/10.1023/A:1026543000055> (cf. p. 55).



- Rusch, Adrien, Riccardo Bommarco, Mattias Jonsson, Henrik G. Smith et Barbara Ekbom (2013). "Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale". *Journal of Applied Ecology* 50.2, p. 345-354. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12055> (cf. p. 32).
- Rusch, Adrien, Rebecca Chaplin-Kramer (2016). "Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, p. 198-204. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880916300511> (cf. p. 11).
- Russell, Stuart et Peter Norvig (2010). *Artificial Intelligence : A Modern Approach*. 3rd. Upper Saddle River, NJ, USA : Prentice Hall (cf. p. 57).
- Saltelli, Andrea, Stefano Tarantola, Francesca Campolongo et Marco Santilli (2004). *Analysis in Practice : A Guide to Assessing Scientific Models*. Hoboken, NJ : Wiley-Blackwell (cf. p. 78).
- Schweiger, Andreas H., Severin D. H. Irl, Manuel J. Steinbauer, Jürgen Dengler et Carl Beierkuhnlein (2016). "Optimizing sampling approaches along ecological gradients". *Methods in Ecology and Evolution* 7.4, p. 463-471. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12495> (cf. p. 56).
- SESAME (2015). *Spatial Ecosystem Services Analysis, Modeling, and Evaluation*. <http://www.pdx.edu/ecosystem-services> Accessed : 2015-11-03. (39).
- Sgroi, Filippo, Matteo Candela, Anna Maria Di Trapani, Mario Foderà, Riccardo Squatrito, Riccardo Testa et Salvatore Tudisca (2015). "Economic and Financial Comparison between Organic and Conventional Farming in Sicilian Lemon Orchards". *Sustainability* 7.1, p. 947-961. <http://www.mdpi.com/2071-1050/7/1> (cf. p. 12).
- Shackelford, Gorm, Peter R. Steward, Tim G. Benton, William E. Kunin, Simon G. Potts, Jacobus C. Biesmeijer et Steven M. Sait (2013). "Comparison of pollinators and natural enemies : a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops". *Biological Reviews* 88.4, p. 1002-1021. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12040> (cf. p. 13).
- Shcherbacheva, Anna et Tuomo Kauranne (2013). "Population dynamics with limited perception establish global swarm topology". In : MIT Press, pp. 657-662. <http://mitpress.mit.edu/sites/default/files/titles/content/ecall13/ch09> (cf. pp. 181, 118).
- Shigesada, N., K. Kawasaki et E. Teramoto (1979). "Spatial segregation of interacting species". *Journal of Theoretical Biology* 79.1, p. 83-91. (cf. p. 6, 16, 69).
- Shigesada, Nanako et Kohkichi Kawasaki (2002). *Biological Invasions : Theory and Practice*. en. Oxford University Press (cf. p. 6, 43, 54, 75, 116, 132).
- Simons, D. J. et R. F. Wang (1998). "Perceiving Real-World Viewpoint Changes". *Psychological Science* 9.4, p. 315-320. <http://pss.sagepub.com/lookup/doi/10.1111/1467-9280.00062> (cf. p. 148).
- Sivako, Frances S., Jay A. Rosenheim et James R. Hagler (2012). "Relative dispersal ability of a key agricultural pest and its predators in an annual agroecosystem". *Biological Invasions*. In :

- Control* 63.3, p. 296-303 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S104996441200182> (cf. p. 116).
- Skellam, J. G. (1951). "Random dispersal in theoretical populations". *Biometrika* 38, p. 196-218 (cf. pp. 5, 9, 10, 33, 75, 116).
- Smits, Nathalie, Jean-Francois Briere et Jacques Fargues (2003). "Comparison of non-linear dependent development rate models applied to in vitro growth of entomopathogenic fungi". In : *Mycological Research* 107.12, p. 1476-1484 : [http://journals.cambridge.org/article\\_S09537562030084](http://journals.cambridge.org/article_S09537562030084) (cf. p. 97).
- Sondgerath, Dagmar et Wolfgang Muller-Pietralla (1996). "A model for the development of cabbage root fly (*Delia radicum* L.) based on the extended Leslie model". *Ecological Modelling* 91.1-3, p. 67-76 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/030438009500167> (cf. pp. 76, 94).
- Sorel, Luc, Valérie Viaud, Patrick Durand et Christian Walter (2010). "Modeling spatio-temporal crop allocation patterns by a stochastic decision tree method, considering agronomic factors". *Agricultural Systems* 103.9, p. 647-655 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X1000> (cf. p. 130).
- Soubeyrand, Samuel et Lionel Roques (2014). "Parameter estimation for reaction-diffusion models of biological invasions". *Population Ecology* 56.2, p. 427-434 : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10144-013-0> (cf. pp. 42, 44, 54, 116, 123).
- Spencer, J. L et J. R Miller (2002). "Lifetime ovipositional patterns of mated and virgin females of *Delia antiqua* (Diptera : Anthomyiidae)". *Journal of Insect Physiology* 48.2, p. 171-180. url : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022191002> (cf. p. 96).
- Spiertz, Huub (2014). "Agricultural sciences in transition from 1800 to 2020 : Exploring knowledge and creating impact". *European Journal of Agronomy* 59, p. 96-106 : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1161030114> (cf. p. 74).
- Starfield, Anthony M., Karl A. Smith et Andrew L. Bleloch (2000). *How to Model It : Problem Solving for the Computer Age*. en. Google-Books-ID : 0QBMAAAAYAAJ. Burgess International Group (cf. pp. 2, 144).
- Steven G. Johnson (2010). *The NLopt nonlinear-optimization package*. url : <http://ab-initio.mit.edu/nlopt> (cf. pp. 124, 134).
- Su, Zhimin, Xiaoma Li, Weiqi Zhou et Zhiyun Ouyang (2015). "Effect of Landscape Pattern on Insect Species Density within Urban Green Spaces in Beijing". *PLOS ONE* 10.3, e0119276 url : <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0119276> (cf. pp. 13, 146).
- Swalles, G. E. (1963). "Effects of Temperature on Hatching and on Longevity of Starved Fifth-Instar Larvae of *Hydemya brassicae* (Bouche) (Diptera : Anthomyiidae)". *The Canadian Entomologist* 95.08, p. 878-881 : [http://journals.cambridge.org/article\\_S0008347X0007787](http://journals.cambridge.org/article_S0008347X0007787) (cf. p. 96).



- Taylor, Andrew D. (1990). "Metapopulations, Dispersal, and Predator-Prey Dynamics : An Overview". en. *Ecology* 71.2, p. 429-433. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/1940297/abstract> (cf. p. 6).
- Teng, Mingjun, Changguang Wu, Zhixiang Zhou, Elizabeth Lord et Zhongming Zheng (2011). "Multipurpose greenway planning for changing cities : A framework integrating priorities and a least-cost path model". *Landscape and Urban Planning* 103.1, p. 1-14. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204610000850> (cf. pp. 150).
- Thiele, Hans Ulrich (1974). *Carabid beetles in their environments : a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. English. Berlin ; New York : Springer-Verlag ( pp. 33, 50, 51).
- Thies, Carsten, Ingolf Ste an-Dewenter et Teja Tscharntke (2003). "Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales". *Oikos* 101.1, p. 18-25. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x/abstract> (cf. p. 115).
- Thies, Carsten et Teja Tscharntke (1999). "Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems". en. *Science* 285.5429, p. 893-895. <http://www.sciencemag.org/content/285/5429/893> (cf. pp. 32, 38).
- Tilman, David, Kenneth G. Cassman, Pamela A. Matson, Rosamond Naylor et Stephen Polasky (2002). "Agricultural sustainability and intensive production practices". en. In : *Nature* 418.6898, p. 671-677. <http://www.nature.com/nature/journal/v418/n6898/full/nature01014.htm> (cf. pp. 12, 32).
- Tittonell, Pablo et Ken E. Giller (2013). "When yield gaps are poverty traps : The paradigm of ecological intensification in African smallholder agriculture". *Field Crops Research: Crop Yield Gap Analysis - Rationale, Methods and Applications* 143, p. 76-90. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429013003463> (cf. p. 43).
- Trebilco, Rowan, Julia K. Baum, Anne K. Salomon et Nicholas K. Dulvy (2013). "Ecosystem ecology : size-based constraints on the pyramids of biomass". *Trends in Ecology & Evolution* 28.7, p. 423-431. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534713000888> (cf. p. 11).
- Trichard, Aude, Audrey Alignier, Luc Biju-Duval et Sandrine Petit (2013). "The relative effect of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups". en. *Basic and Applied Ecology* 14.3, p. 235-245. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179113000640> (cf. p. 40).
- Tscharntke, Teja, Riccardo Bommarco, Yann Clough, Thomas O. Crist, David Kleijn, Tatyana A. Rand, Jason M. Tylianakis, Saskya van Nouhuys et Stefan Vidal (2007). "Conservation biological control and enemy diversity on a landscape". *Biological Control* 43.3, p. 294-309. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1049964407001892> (cf. p. 38).
- Tscharntke, Teja et Roland Brandl (2004). "Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes". In : *Annual Review of Entomology* 49.1, p. 405-436. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123123> (cf. pp. 12, 93, 116, 146).

- Tscharntke, Teja, Alexandra M. Klein, Andreas Kruess, Ingolf Ste an-Dewenter et Carsten (2005). "Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - service management". en *Ecology Letters* 8.8, p. 857-871 : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x/abstract> (cf. pp. 11).
- Turchin, Peter (1991). "Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments to the Spatial Distribution of Foragers". en *Ecology* 72:4, p. 1253-1266. : <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/1941398> (cf. pp. 75, 118).
- (1998) *Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. en. Sinauer (cf. pp. 15, 17, 43, 72, 92, 116).
- Turing, Alan Mathison (1952). "The chemical basis of morphogenesis". en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 237.641, p. 37-72. : <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/237/641/37>. (cf. pp. 35, 42).
- Turner, M. G. (1989). "Landscape Ecology : The Effect of Pattern on Process". en *Annual Review of Ecology and Systematics* 20.1, p. 171-197. : <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.00111x> (cf. p. 7).
- Turner, Monica G., Robert H. Gardner et Robert V. O'Neill (2007) *Landscape Ecology in Theory and Practice : Pattern and Process*. en. Google-Books-ID : W1RDBAAAQBAJ. Springer Science & Business Media (cf. pp. 7, 147).
- Turner, Gardner et O'Neill (2007) *Landscape Ecology in Theory and Practice*. url : <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/book/978-0-387-90591-4> (cf. pp. 59, 14).
- Tyutyunov, Yuri, Ekaterina Zhadanovskaya, Denis Bourguet et Roger Arditi (2008). "Landscape refuges delay resistance of the European corn borer to Bt-maize : A demo-genetic dynamical model". en *Theoretical Population Biology* 74.1, p. 138-146. : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040580908000116> (cf. p. 116).
- Venema, Henry David, Paul H. Calamai et Paul Fieguth (2005). "Forest structure optimization using evolutionary programming and landscape ecology methods". en *European Journal of Operational Research* 164.2, p. 423-439. : <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037722170300888> (cf. pp. 146, 147, 150).
- Verburg, Peter H., Welmoed Soepboer, A. Veldkamp, Ramil Limpiada, Victoria Espaldon et S. Rifah S.A. Mastura (2002). "Modeling the Spatial Dynamics of Regional Land Use : The CLUS Model". en. *Environmental Management* 30.3, p. 391-405. : <http://link.springer.com/10.1007/s00267-002-2631-0> (cf. p. 39).
- Veres, Andrea, Sandrine Petit, Cyrille Conord et Claire Lavigne (2013). "Does landscape position affect pest abundance and their control by natural enemies? An overview". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes 166, p. 110-117. : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880911001822> (cf. pp. 12, 39, 115).
- Verhulst, Pierre-François (1838). "Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement". In : *Correspondance mathématique et physique* 10, p. 113-127. (cf. pp. 3, 66).

- Vinatier, Fabrice, Marie Gosme et Muriel Valantin-Morison (2012). "A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale" *Landscape Ecology* 27.10, p. 1421-1433. : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-012-0311-3> (cf. p. 36) .
- (2013). "Explaining host-parasitoid interactions at the landscape scale : a new approach for the calibration and sensitivity analysis of complex spatio-temporal models" *Landscape Ecology* In : *Ecological Modelling* 28.2, p. 217-231. : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-012-9822-4> (cf. p. 93) .
- Vinatier, Fabrice, Françoise Lescourret, Pierre-François Duyck, Olivier Martin, Rachid Senoussi et Philippe Tixier (2011). "Should I Stay or Should I Go ? A Habitat-Dependent Dispersal Kernel Improves Prediction of Movement" *PLoS ONE* 6.7, e21115. doi : <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0021115> (cf. p. 116) .
- Volterra, Vito (1926). "Variazioni E Fluttuazioni Del Numero D' individui In Specie Animali Conviventi". *ResearchGate* 2.5, p. 31-143. doi : [https://www.researchgate.net/publication/230694107\\_Variazioni\\_E\\_Fluttuazioni\\_Del\\_Numero\\_D'\\_individui\\_In\\_Specie\\_Animali\\_Conviventi](https://www.researchgate.net/publication/230694107_Variazioni_E_Fluttuazioni_Del_Numero_D'_individui_In_Specie_Animali_Conviventi) (cf. p. 3) .
- Vuilleumier, Severine et Nicolas Perrin (2006). "Effects of cognitive abilities on metapopulation connectivity". *Oikos* 113.1, p. 139-147. doi : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0030-1299.2006.14405.x/abstract> (cf. p. 76) .
- Wainwright, Haruko M., Stefan Finsterle, Yoojin Jung, Quanlin Zhou et Jens T. Birkholzer (2014). "Making sense of global sensitivity analysis" *Computers and Geosciences*. TOUGH Symposium 2012 65, p. 84-94. doi : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009830041300170> (cf. p. 88) .
- Wajnberg, E., T. S. Homeister et P. Coquillard (2013). "Optimal within-patch movement strategies for optimising patch residence time : an agent-based modelling approach". In : *Ecology and Sociobiology* 67.12, p. 2053-2063. doi : <http://link.springer.com/10.1007/s00265-013-1615-0> (cf. p. 123) .
- Weis, Tony (2010). "The Accelerating Biophysical Contradictions of Industrial Capitalist Agriculture". en. *Journal of Agrarian Change* 10.3, p. 315-341. doi : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1471-0366.2010.00273.x/abstract> (cf. p. 12) .
- Wezel, Alexander, Marion Casagrande, Florian Celette, Jean-François Vian, Aurélie Ferrer et Justine Peigné (2014). "Agroecological practices for sustainable agriculture. A review". en. *Agronomy for Sustainable Development* 34.1, p. 1-20. doi : <http://link.springer.com/article/10.1007/s13593-013-0180-0> (cf. pp. 12, 53, 74) .
- Whishaw, I. Q. (1991). "Latent learning in a swimming pool place task by rats : evidence for the use of associative and not cognitive mapping processes". *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology* 43.1, p. 83-103 (cf. p. 148) .
- Wiens, John A. (1999). "The Science and Practice of Landscape Ecology". In : *Landscape Ecological Analysis*. Sous la dir. de Jeffrey M. Klopatek et Robert H. Gardner. DOI : 10.1007/978-1-4612-0529-6\_16. Springer New York, p. 371-383. doi : [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6\\_16](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-0529-6_16) (cf. p. 7) .

- Wikelski, Martin, Jerry Moxley, Alexander Eaton-Mordas, Margarita M. Lopez-Uribe, Richard Holland, David Moskowitz, David W. Roubik et Roland Kays (2010). "Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry". *PLoS ONE* 5.5. Sous la dir. de Nigel E. Raine, arXiv:1007.3811. [http://pure.qub.ac.uk/portal/en/publications/largerange-movements-of-neotropical-orchid-bees-observed-via-radio-telemetry\(95753e79-9d48-4bdc-bdb9-93c2696da472/cf.p.92\)](http://pure.qub.ac.uk/portal/en/publications/largerange-movements-of-neotropical-orchid-bees-observed-via-radio-telemetry(95753e79-9d48-4bdc-bdb9-93c2696da472/cf.p.92)).
- Willer, Helga et Diana Schaack (2015). "Organic Farming and Market Development in Europe". en. In *The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2015*. Sous la dir. d'Helga Willer et Julia Lernoud. Frick et Bonn : Research Institute of Organic Agriculture (FiBL) et International Federation of Organic Agriculture Movements (IFOAM), p. 174-201. url : <http://orgprints.org/28700/cf.p.12>.
- With, K. A. (1997). "The application of neutral landscape models in conservation biology". *Conservation biology* 11.5, p. 1069-1081. <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=205283/cf.p.9>.
- With, Kimberly A. (2015). "Are landscapes more than the sum of their parts?". *Landscape Ecology* 31.5, p. 969-981. <http://link.springer.com/article/10.1007/s10980-015-0328-8/cf.p.8>.
- With, Kimberly A. et Anthony W. King (1997). "The Use and Misuse of Neutral Landscape Models in Ecology". *Oikos* 79.2, p. 211-219. <http://www.jstor.org/discover/10.2307/3546007?uid=3738016&uid=2129&uid=2&uid=70&uid=4&sid=211015033301/cf.p.9>.
- (2001). "Analysis of landscape sources and sinks : the effect of spatial pattern on avifauna demography". In *Biological Conservation* 100.1, p. 75-88. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320700000000/cf.p.115>.
- Woltz, J. Megan, Rufus Isaacs et Douglas A. Landis (2012). "Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape". *Agriculture, Ecosystems & Environment* 152. - "biological control of crop pests is an ecosystem service valued at US\$ 4.5 billion/year in the US alone (Losey and Vaughan 2006)"., p. 43-53. (cf. p. 53).
- Wood, Simon N (2004). "Stable and Efficient Multiple Smoothing Parameter Estimation for Generalized Additive Models". *Journal of the American Statistical Association* 99.467, p. 673-686. <http://amstat.tandfonline.com/doi/abs/10.1198/016214504000000980/cf.p.84>.
- Wu, Jianguo et Richard J. Hobbs (2007) *Key Topics in Landscape Ecology*. en. Cambridge University Press. p. 9.
- Zabirov, S. M. (1961). "Factors governing the seasonal development cycles of the spinule miner *Regomyia hyosциami* Panz.) and the cabbage maggot *Plutella brassicae* Bouche)". In : *Entomological Review* 40, p. 148-155. (cf. p. 96).
- Zeigler, Bernard P. (1977). "Persistence and patchiness of predator-prey systems induced by event population exchange mechanisms". *Journal of Theoretical Biology* 67.4, p. 687-713. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022519377002557/cf.p.10>.

# Appendices



# Numerical schemes for diffusion and advection in 2D space with finite volumes method

Here is tutorial to implement the diffusion and advection terms. The method used is called the *finite volumes* method. It is much more stable than the more classical *finite differences* method when dealing with spatially heterogeneous diffusion and advection coefficients. The R language, which lots of ecologists are familiar with, is very capable of solving those equations. I recommend the *Matrix* package (Maechler et Douglas 2016) to deal with sparse banded matrices with high computing efficiency.

## A.1 The Fick diffusion

The Fick diffusion of a density  $u$  over a 2D space  $\mathbf{x}; \mathbf{y}$  and time  $t$  writes :

$$\frac{\partial u(\mathbf{x}; \mathbf{y}; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial \mathbf{x}} D(\mathbf{x}; \mathbf{y}) \frac{\partial u(\mathbf{x}; \mathbf{y}; t)}{\partial \mathbf{x}} + \frac{\partial}{\partial \mathbf{y}} D(\mathbf{x}; \mathbf{y}) \frac{\partial u(\mathbf{x}; \mathbf{y}; t)}{\partial \mathbf{y}} \quad (\text{A.1})$$

with the  $D(\mathbf{x}; \mathbf{y})$  diffusivity.

### A.1.1 Finite volumes discretisation

Noting  $i; \mathbf{t}$  the discretisations of the dimensions  $\mathbf{x}; \mathbf{t}$  respectively. The finite volume formulation writes

$$\frac{\partial}{\partial \mathbf{x}} D(\mathbf{x}) \frac{\partial u(\mathbf{x}; \mathbf{t})}{\partial \mathbf{x}} , \frac{D_{i+1=2}(u_{i+1} - u_i) - D_{i-1=2}(u_i - u_{i-1})}{\mathbf{x}^2} \quad (\text{A.2})$$

therefore the 1D diffusion

$$\frac{\partial u(x; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} D(x) \frac{\partial u(x; t)}{\partial x} \quad (\text{A.3})$$

becomes

$$\frac{u_i^{n+1} - u_i^n}{\tau} = \frac{D_{i+1/2} (u_{i+1}^n - u_i^n) - D_{i-1/2} (u_i^n - u_{i-1}^n)}{\Delta x^2}; \quad (\text{A.4})$$

Adding a second space dimension and developing, we get

$$\frac{u_i^{n+1} - u_i^n}{\tau} = \frac{(D_{i+1; j} + D_{i; j}) (u_{i+1; j}^n - u_i^n) - (D_{i; j} + D_{i-1; j}) (u_i^n - u_{i-1; j}^n)}{2 \Delta x^2} + \frac{(D_{i; j+1} + D_{i; j}) (u_{i; j+1}^n - u_{i; j}^n) - (D_{i; j} + D_{i; j-1}) (u_{i; j}^n - u_{i; j-1}^n)}{2 \Delta y^2} \quad (\text{A.5})$$

### A.1.2 Time discretisation

To solve this on 2 dimensions space we use an Alternating Direction Implicit method (ADI, from Peaceman et Rachford 1955 ; Douglas et Gunn 1964, see Hundsdorfer et Verwer 2003 ; Press *et al.* 2007 for details). It proceeds over two half time-steps. On the first  $\tau/2$ ,

diffusion on  $x$  is solved with a forward Euler (explicit)

diffusion on  $y$  is solved with a backward Euler (implicit, matrix inversion required)

and this is reversed on the second  $\tau/2$ .

Noting  $i; j$  the discretisations of the dimensions  $x; y$  respectively, the discrete form of the diffusion writes in two equations :

$$\frac{u_i^{n+\frac{1}{2}} - u_i^n}{\tau/2} = \frac{(D_{i+1; j} + D_{i; j}) (u_{i+1; j}^n - u_i^n) - (D_{i; j} + D_{i-1; j}) (u_i^n - u_{i-1; j}^n)}{2 \Delta x^2} + \frac{(D_{i; j+1} + D_{i; j}) (u_{i; j+1}^{n+\frac{1}{2}} - u_{i; j}^{n+\frac{1}{2}}) - (D_{i; j} + D_{i; j-1}) (u_{i; j}^{n+\frac{1}{2}} - u_{i; j-1}^{n+\frac{1}{2}})}{2 \Delta y^2} \quad (\text{A.6})$$

$$\frac{u_i^{n+1} - u_i^{n+\frac{1}{2}}}{\tau/2} = \frac{(D_{i+1; j} + D_{i; j}) (u_{i+1; j}^{n+1} - u_i^{n+1}) - (D_{i; j} + D_{i-1; j}) (u_i^{n+1} - u_{i-1; j}^{n+1})}{2 \Delta x^2} + \frac{(D_{i; j+1} + D_{i; j}) (u_{i; j+1}^{n+\frac{1}{2}} - u_{i; j}^{n+\frac{1}{2}}) - (D_{i; j} + D_{i; j-1}) (u_{i; j}^{n+\frac{1}{2}} - u_{i; j-1}^{n+\frac{1}{2}})}{2 \Delta y^2}$$

Then ordering by time discretisation (implicit solving on the left, explicit on the







With  $b^c; B; B$  being one diagonal block of size  $N \times N$  and  $\tau = \frac{(D_{i,j} + D_{i,j+1}) \tau}{4 \Delta y^2}$  and  $\tau = \frac{(D_{i,j} + D_{i,j+1}) \tau}{4 \Delta y^2}$  :

$$\begin{aligned}
 b_e^c &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ 1 + \tau & & & & 0 \\ & \ddots & & & \\ & & 0 & & 1 + \tau \\ & & & \ddots & \\ & & & & 0 & & 1 \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_i^c &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ 1 & \tau & & & 0 \\ & & \ddots & & \\ & & & 0 & 1 \\ & & & & & \ddots & \\ & & & & & & 0 & \tau & 1 \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_e^m &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ & \ddots & & & \\ & & 0 & & 1 \\ & & & \ddots & \\ & & & & 0 & & 1 \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_i^m &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ \tau & & & & 0 \\ & \ddots & & & \\ & & 0 & & 1 \\ & & & \ddots & \\ & & & & 0 & & 1 \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & A & \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

For Dirichlet boundary conditions we have  $b_e^{B:t} = b_e^{B:b} = b_e^c$  and  $b_i^{B:t} = b_i^{B:b} = b_i^c$ . For Neumann BC instead, we define specific boundary blocs :

$$\begin{aligned}
 b_e^{B:top} &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ 1 + \tau & & & & 0 \\ & \ddots & & & \\ & & 0 & & 1 \\ & & & \ddots & \\ & & & & 0 & & 1 \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_i^{B:top} &= \begin{pmatrix} 1 & \tau & & & 0 \\ & & \ddots & & \\ & & & 0 & 1 \\ & & & & & \ddots & \\ & & & & & & 0 & \tau & 1 \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_e^{B:bot} &= \begin{pmatrix} 0 & & & & 1 \\ 1 + \tau & & & & 0 \\ & \ddots & & & \\ & & 0 & & 1 \\ & & & \ddots & \\ & & & & 0 & & 1 \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & C & \\ & & & & & A & \end{pmatrix} \\
 b_i^{B:bot} &= \begin{pmatrix} 1 & \tau & & & 0 \\ & & \ddots & & \\ & & & 0 & 1 \\ & & & & & \ddots & \\ & & & & & & 0 & \tau & 1 \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & C & \\ & & & & & & & A & \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

Once the 4 matrices generated, we can now solve the first half time-step :

$$M_i^X U^{n+\frac{1}{2}} = U^n M_e^Y$$

$$U^{n+\frac{1}{2}} = U^n M_e^Y (M_i^X)^{-1}$$

Finally, the second half time-step is solved :

$$M_i^Y U^{n+1} = U^{n+\frac{1}{2}} M_e^X$$

$$U^{n+1} = U^{n+\frac{1}{2}} M_e^X (M_i^Y)^{-1}$$

## A.2 Fokker-Planck diffusion

### A.2.1 1D Fokker-Planck diffusion

Consider the 1D Fokker-Planck diffusion with motility  $\chi(x)$

$$\frac{\partial u(x; t)}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} \chi(x) u(x; t) : \quad (A.9)$$

which is developed as

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x; t)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial x} \left( \chi(x) \frac{\partial u(x; t)}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left( \chi(x) \frac{\partial u(x; t)}{\partial x} \right) \\ &= \frac{\partial}{\partial x} (f(u(x; t))) + \frac{\partial}{\partial x} \left( \chi(x) \frac{\partial u(x; t)}{\partial x} \right) \end{aligned} \quad (A.10)$$

The equation is split in two parts

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x; t)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial x} \left( \chi(x) \frac{\partial u(x; t)}{\partial x} \right) \\ \frac{\partial u(x; t)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial x} (f(u(x; t))) \end{aligned} \quad (A.11)$$

This can be solved in two steps. The first equation can be solved as explained in §A.1.2 and §A.1.3 :

$$\frac{u_i^{n+1=2} - u_i^n}{\tau} = \frac{F_{i+1=2}^n (u_{i+1}^n - u_i^n) - F_{i-1=2}^n (u_i^n - u_{i-1}^n)}{\Delta x^2} \quad (A.12)$$

and the second one with an upwind scheme (see §A.3) :

$$\frac{u_i^{n+1} - u_i^{n+1=2}}{\tau} = \frac{F_{i+1=2}^{n+1=2} - F_{i-1=2}^{n+1=2}}{\Delta x} \quad (A.13)$$

where

$$F_{i+1=2}^n = f(u_i^n) \text{ if } f^0 \frac{u_i^n + u_{i+1}^n}{2} \geq 0 \quad (\text{A.14})$$

$$= f(u_{i+1}^n) \text{ if } f^0 \frac{u_i^n + u_{i+1}^n}{2} < 0: \quad (\text{A.15})$$

with here

$$f^0 \frac{u_i^n + u_{i+1}^n}{2} = \frac{v_{i+1}^n}{x} \frac{v_i^n}{x}$$

## A.2.2 2D Fokker-Planck diffusion

Consider the 2D Fokker-Planck diffusion with motility  $(x; y)$

$$\frac{\partial u(x; y; t)}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} (x; y) u(x; y; t) + \frac{\partial^2}{\partial y^2} (x; y) u(x; y; t) \quad (\text{A.16})$$

which is developed as :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x; y; t)}{\partial t} = & \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{\partial (x; y)}{\partial x} u(x; y; t) \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( \frac{\partial (x; y)}{\partial y} u(x; y; t) \right) + \\ & \frac{\partial}{\partial x} \left( x; y \frac{\partial u(x; y; t)}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( x; y \frac{\partial u(x; y; t)}{\partial y} \right) \end{aligned} \quad (\text{A.17})$$

The diffusive elements of the Fokker-Planck diffusion term is solve as a Fick equation :

$$\frac{\partial u(x; y; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( x; y \frac{\partial u(x; y; t)}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( x; y \frac{\partial u(x; y; t)}{\partial y} \right) \quad (\text{A.18})$$

This can be done with the ADI scheme and two half-time steps.

In addition, its advective elements is solved by an Upwind scheme (see §A.3) :

$$\frac{\partial u(x; y; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{\partial (x; y)}{\partial x} u(x; y; t) \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left( \frac{\partial (x; y)}{\partial y} u(x; y; t) \right) \quad (\text{A.19})$$

This can be done in one full-time step, after the ADI.

## A.3 Advection with upwind scheme

The Fokker-Planck diffusion defines advective coefficients resulting from the gradients of the motility parameter. An advection term rely on an advective mapping

that is independent of the diffusion mapping (unlike the Fokker-Planck advective component that is not and advection term). But it can be solved in the same way.

Being given the advection equation :

$$\frac{\partial u(x; y; t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} c(x; y) u(x; y; t) - \frac{\partial}{\partial y} c(x; y) u(x; y; t) \quad (\text{A.20})$$

with  $c$  the advection coefficient.

We use the same discretisation scheme as before :

$$\frac{u_{i;j}^{n+1} - u_{i;j}^n}{\Delta t} = \frac{F_{i+1=2;j}^n - F_{i-1=2;j}^n}{\Delta x} - \frac{G_{i;j1=2}^n - G_{i;j1=2}^n}{\Delta y} \quad (\text{A.21})$$

The only change from the Fokker-Planck advective component is the definition of  $F$  as a function of  $c$  :

$$F_{i+1=2;j}^n = c_{i+1=2;j}^n u_{i;j}^n \text{ if } c_{i+1=2;j}^n \geq 0 \quad (\text{A.22})$$

$$= c_{i+1=2;j}^n u_{i+1;j}^n \text{ if } c_{i+1=2;j}^n < 0; \quad (\text{A.23})$$

idem for  $G$  :

$$G_{i;j1=2}^n = c_{i;j1=2}^n u_{i;j}^n \text{ if } c_{i;j1=2}^n \geq 0 \quad (\text{A.24})$$

$$= c_{i;j1=2}^n u_{i;j1}^n \text{ if } c_{i;j1=2}^n < 0; \quad (\text{A.25})$$

In the application presented in this document (model III), the advection coefficients were derived from potential functions (noted  $P$  here) resulting from convolutions of perception kernels over landscape matrices (here, resource mappings). Therefore  $c$  is computed as follows :

$$c_{i+1=2;j} = P_{i+1;j} - P_{i;j} \quad (\text{A.26})$$

# B

## Publications



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Complexity

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecocom](http://www.elsevier.com/locate/ecocom)



Original Research Article

## Rearranging agricultural landscapes towards habitat quality optimisation: *In silico* application to pest regulation

Nicolas Parisey<sup>a,1,\*</sup>, Yoann Bourhis<sup>a,1</sup>, Lionel Roques<sup>b</sup>, Samuel Soubeyrand<sup>b</sup>, Benoît Ricci<sup>c</sup>, Sylvain Poggi<sup>a</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR 1349 IGEPP, F-35650 Le Rheu, France

<sup>b</sup> INRA, UR 546 BioSP, F-84000 Avignon, France

<sup>c</sup> INRA, UMR 1347 Agroecologie, F-21000 Dijon, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 9 March 2016

Received in revised form 1 July 2016

Accepted 9 July 2016

Available online xxx

#### MSC:

35Q92

92D25

#### Keywords:

Population dynamics

Landscape management

Reaction–diffusion model

Ecological intensification

Crop protection

Conservation biological control

### ABSTRACT

Modern agriculture suffers from its dependence on chemical inputs and subsequent impacts on health and environment. Alternatively, protecting crops against pests can be achieved through the reinforcement of regulation ecological services. Our work propounds a data-driven methodological framework to derive relevant agricultural landscape rearrangements enhancing populations of beneficial organisms regulating pests.

Building on spatialised entomological and geographic data, we developed a parsimonious reaction–diffusion model describing the population dynamics of beneficial organisms. Parameter estimation was carried out in a Bayesian framework accounting for uncertainty in the measurement.

Thousands of agricultural landscapes were generated under agronomic specifications dealt with as constraint satisfaction problems. Population dynamics was simulated on each landscape with the fitted reaction–diffusion model mentioned above, and two metrics of abundances allowed the assessment of the regulation performance of the landscape spatial arrangements. One metric is a mean field performance criterion assessing the regulation performance from the landscape composition only, the other is a spatial performance metric assessing the performance resulting from the whole landscape spatial configuration. The former is computed with a non-spatialised form of the population dynamics model, the latter results from the reaction–diffusion model of the population dynamics. Comparing these metrics enabled to quantify the impact of spatial arrangements, hence allowing arrangements proposals.

This framework was applied to the case study of a ground beetle species involved in the biological regulation of weeds. The arrangement proposals abides by the productive agronomic constraint that is the landscape composition, while they allow for significant habitat quality enhancement (or deterioration) for the beneficial organism (or a pest). Minor adaptations of our integrated data-driven approach would suit numerous situations ranging from the provision of enhanced ecosystem services to land management for conservation.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

A main concern in modern agriculture lies in reducing its dependence on chemical inputs and limiting its impact on health and environment. Alternative strategies for a sustainable agriculture converge towards the reinforcement of ecological processes suitable to protect crops against pests. Landscape has been

described as a relevant scale to manage most pests and airborne plant diseases as numerous studies have highlighted the link between landscape complexity and biological control (Thies and Tschardtke, 1999; Bianchi and Van der Werf, 2003; Tschardtke et al., 2007; Chaplin-Kramer et al., 2011). Developing ecologically based agricultural production systems requires to identify and understand key pest suppression drivers. In particular, it is crucial to understand how the spatial configuration of landscape features impacts the dynamics of natural enemies and thus potential biological regulation services (Bianchi and Van der Werf, 2003). In this regard, rearrangement of the landscape in terms of habitat structure might efficiently contribute to pest regulation.

\* Corresponding author.

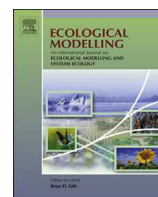
E-mail address: [nicolas.parisey@inra.fr](mailto:nicolas.parisey@inra.fr) (N. Parisey).

<sup>1</sup> The first two authors contributed equally to this work..



Contents lists available at ScienceDirect

# Ecological Modelling

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecolmodel](http://www.elsevier.com/locate/ecolmodel)

## Perception-based foraging for competing resources: Assessing pest population dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution



Yoann Bourhis<sup>a,\*</sup>, Sylvain Poggi<sup>a</sup>, Youcef Mammeri<sup>b</sup>, Anne-Marie Cortesero<sup>a,c</sup>,  
Anne Le Ralec<sup>a,d</sup>, Nicolas Parisey<sup>a</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR 1349 IGEPP, F-35650 Le Rheu, France

<sup>b</sup> Université de Picardie Jules Verne, CNRS, UMR 7352 LAMFA, F-80000 Amiens, France

<sup>c</sup> Université de Rennes 1, UMR 1349 IGEPP, F-35000 Rennes, France

<sup>d</sup> Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, F-35000 Rennes, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 6 February 2015

Received in revised form 18 May 2015

Accepted 21 May 2015

#### MSC:

35Q92

92D25

#### Keywords:

Crop protection

Multi-scale modelling

Metabolic currency

Resource perception

Reaction–diffusion equation

*Delia radicum*

### ABSTRACT

Resource distribution, through its effects on individual foraging and survival, drives population dynamics across the landscape. In an agricultural context, resource distribution is therefore a key information in assessing whether or not a pest population may invade and persist in a given environment. Addressing this issue by means of numerical exploration requires a population model with a sound dependence on the landscape. In this paper, we demonstrate that this dependence is effectively secured by a multi-scale description of the population. We derived a reaction–diffusion population model accounting for two individual-scale processes determining resource utilisation: (1) resource perception as a determinant of mobility and (2) energy supply management as a determinant of survival. In this model, the distribution of two competing resources (feeding and laying sites) affects the spatial population dynamics of a dipteran pest through a heterogeneous dispersion of the individuals and a metabolic currency. We conducted a global sensitivity analysis to evaluate the impact of both individual-scale processes on the population dynamics. This exploration demonstrated the biological relevance of the model according to field observations and theoretical expectations. Our key finding is that resource perception and energy supply management appear as significant as the demographic component regarding the resulting dynamics of the pest. Building on its acute multi-scale landscape dependence, this model may be particularly useful for investigating the putative relationships between agricultural landscape features and pest outbreaks.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

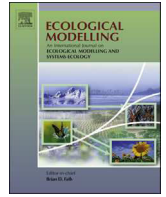
Following the agroecological advances on ecological intensification, segments of agriculture are slowly considering the switch towards alternative crop protection strategies, less reliant on chemical inputs (Wezel et al., 2014; Spiertz, 2014). In this context, understanding ecological services and disservices is a key component of crop protection and yield preservation. Regarding pest management, developing such alternative methods requires extensive knowledge of pest colonisation processes and persistence strategies, as well as determining relevant spatial scales for action.

Because insect pest populations are known to be greatly influenced by landscape features (see e.g. Jonsen and Fahrig, 1997), experimenting crop protection strategies carries the ecological engineering endeavours at the agro-ecosystem scale. At this scale, levers for action consist in landscape modifications concerning e.g. crop rotation patterns, fields size and geometry or semi-natural habitat networks. In the field, such modifications would obviously come at great expenses for scarce repetitions. Ecological modelling can remove those hindrances by using coupled approaches of landscape and population models (as did Papaix et al., 2014; Le Ber et al., 2009; Retho et al., 2008). Such approaches enable one to test *in silico* the modifications of the landscape structure and composition in order to assess its putative relationship with the population dynamics it hosts. The critical point lies in ensuring the population dynamics model a sound landscape dependence.

\* Corresponding author.

E-mail address: [yoann.bourhis@rennes.inra.fr](mailto:yoann.bourhis@rennes.inra.fr) (Y. Bourhis).





## Foraging as the landscape grip for population dynamics—A mechanistic model applied to crop protection



Yoann Bourhis<sup>a,\*</sup>, Sylvain Poggi<sup>a</sup>, Youcef Mammeri<sup>b</sup>, Ronan Le Cointe<sup>a</sup>, Anne-Marie Cortesero<sup>a,c</sup>, Nicolas Parisey<sup>a</sup>

<sup>a</sup> IGEPP, Agrocampus Ouest, INRA UMR 1349, Université de Rennes 1, 35650 Le Rheu, France

<sup>b</sup> LAMFA, Université de Picardie Jules Verne, CNRS UMR 7352, 80000 Amiens, France

<sup>c</sup> IGEPP, Agrocampus Ouest, INRA UMR 1349, Université de Rennes 1, Université Bretagne-Loire, 35000 Rennes, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 8 August 2016

Received in revised form 8 March 2017

Accepted 8 March 2017

#### MSC:

35Q92

92D25

#### Keywords:

Multiscale modelling

Crop protection

Metabolic currency

Perception

Partial differential equations

### ABSTRACT

Individual ability to survive and reproduce is driven by the foraging for various kinds of resources. In agricultural landscapes, accounting for the distributions of the resources foraged by a pest can help in assessing whether or not its population may damage crops. Such outcome results from landscape-dependent processes occurring at several biological scales. We present a reaction–advection–diffusion population dynamics model accounting for the foraging process as a driver of an insect pest redistribution in space. It is based on three individual-scale components: resource perception, energy supply management, as well as their optimal interaction determining the optimal foraging strategies. These elements depend on the distribution of two competing resources (namely, feeding and laying sites) affecting (resp. positively or negatively) the energy supply of an insect pest. Here, resource distribution affects the population dynamics through (1) directed motions towards needed resources in response to their perception, and (2) a metabolic currency materialised by a limited laying ability and an additional death by starvation. Building on its multiscale and mechanistically enhanced sensitivity to landscape modifications, we applied this calibrated tool to a theoretical landscape planning problem. Eventually, the model appears as an efficient tool to achieve pest control, used to propose landscape arrangements more resilient to pest outbreaks.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

The recent incentives for modern crop protection slowly direct pest management towards less chemically driven practices (European Commission, 2013). Diverting our focus from symptomatic relief towards more integrated protection strategies requires a deep understanding of the field colonisation processes governing pest dynamics.

Pest abundance in fields is an intricate output of the agro-ecosystem. It results from different spatial structures (Jonsen and Fahrig, 1997; Ostman et al., 2001; Josso et al., 2013), whose effects apply on multiple scales (Thies et al., 2003; Gonthier et al., 2014), and which generally cause our insights to be too contextual (Veres et al., 2013). Depending on the pest species, some landscape features can be fairly identified as refuges, overwintering sites, laying sites, feeding sites, etc. Their relative abundances have obvious

effects on pest distribution as they determine the available habitat quantity (Maisonhaute et al., 2010; Jonsson et al., 2015). More interestingly, the actual benefit induced by habitat units is modulated by their spatial arrangements, as they offer differential reachabilities for dispersing species (Haenke et al., 2014; Olsson et al., 2015). In this perspective, the spatial rearrangement of land-covers is often seen as a lever for action to control species abundances with regard to landscape compositional constraints (see e.g. With and King, 2001; Roques and Hamel, 2007; Polasky et al., 2008). The landscape features composing the pest habitat are not likely to be encountered at small spatial scales (such as the field) in sufficient and meaningful spatial distributions. The landscape, precisely the agricultural mosaic, is therefore the relevant working scale to design pest resilient agro-ecosystems that can minimise the use of pesticides (Tschardtke and Brandl, 2004). Unfortunately, experimenting crop protection strategies across the landscape can only be done at great expense, with scarce replicates (see e.g. Marrec et al., 2015). In such context, *in silico* approaches can help in getting insightful responses from the agro-ecosystem (e.g. Retho et al., 2008; O'Rourke and Jones, 2011; Papaix et al., 2014).

\* Corresponding author.

E-mail address: [bourhis.yoann@gmail.com](mailto:bourhis.yoann@gmail.com) (Y. Bourhis).

## RÉSUMÉ

## ABSTRACT

### Dynamique de population et dépendance multi-échelle au paysage – Modélisation mécaniste appliquée à la protection des cultures

Dans un objectif de réduction de l'utilisation des pesticides, des méthodes alternatives doivent assurer la protection des cultures. Les dégâts causés par les insectes ravageurs sont les manifestations de dynamiques de population dont certains déterminants paysagers sont des éléments structuraux potentiellement relocalisables. Nous explorons ici, par la simulation numérique, la modification du paysage comme stratégie de protection des cultures.

Les éléments paysagers peuvent impacter les populations d'insectes par leur influence sur les comportements individuels. Nous avons développé un modèle de population tenant compte de l'approvisionnement individuel. Ce processus résulte (1) de la perception des ressources distantes par l'individu, (2) de la localisation de la population sur une dimension additionnelle quantifiant les réserves énergétiques, et (3) d'une procédure d'optimisation qui définit des mouvements dirigés adaptés.

Une heuristique évolutive de modification de paysages a été développée. Elle produit des réarrangements sous contraintes de composition et de structure. Les modèles de paysages et de dynamique de population ont été appliqués à un problème théorique d'aménagement du paysage. La description mécaniste de l'approvisionnement optimal offre des leviers d'action efficaces, basés sur la perturbation des comportements d'approvisionnement. Nos travaux montrent la réactivité de la population aux modifications du paysage, ainsi que la capacité des algorithmes évolutionnaires à proposer des paysages résistants, sous contraintes agronomiques.

**Mots-clés :** Modélisation multi-échelle, Dynamique de population, Modèle de paysages, Approvisionnement optimal, Protection des cultures.

### *Population dynamics with multiscale landscape dependence – Mechanistic modelling applied to crop protection*

*Environmental and health issues call for a switch in crop protection towards less chemically driven strategies. Pest damages on crops result of population dynamics that are influenced by landscape features. Those features may be relocated or dismissed to improve landscapes resistance to pest damages. Here we explore numerically the landscape modification as a crop protection strategy.*

*Landscape features can influence population dynamics through their impact on individuals. Therefore, we developed a multiscale population dynamics model accounting for individual foraging. The foraging process results of (1) the perception of distant features used as resources by the individuals, (2) the localisation of the population along an additional dimension quantifying individual energy supply, (3) an optimisation procedure defining adapted directed motions.*

*We developed an evolutionary heuristic for landscape modification. It is able to rearrange landscapes with respect to compositional and structural constraints. Population and landscape models were applied to a theoretical landscape planning problem. The mechanistic description of the optimal foraging process enables new and efficient levers for crop protection, building on the disruption of the foraging behaviours. This application enlightens the responsiveness of the simulated population to landscape modifications, as well as the ability of evolutionary algorithms to produce resilient landscapes under agronomic productive constraints.*

**Keywords:** Multiscale modelling, Population dynamics, Landscape model, Optimal foraging, Crop protection.



AGROCAMPUS OUEST @ Institut national supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage  
65 rue de Saint-Brieuc – CS84215 – F-35042 Rennes Cedex  
Tél. : 02 23 48 50 00  
[www.agrocampus-ouest.fr](http://www.agrocampus-ouest.fr)

