



HAL
open science

Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - Optimisation de l'approche bande fleurie

Anna Pollier

► To cite this version:

Anna Pollier. Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - Optimisation de l'approche bande fleurie. Amélioration des plantes. Agrocampus Ouest, 2016. Français. NNT : 2016NSARC127 . tel-01709040

HAL Id: tel-01709040

<https://theses.hal.science/tel-01709040>

Submitted on 14 Feb 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

Anna POLLIER • 14 décembre 2016

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

ÉCOLE DOCTORALE • Végétal, Environnement, Nutrition,
Agroalimentaire, Mer (VENAM)

LABORATOIRE D'ACCUEIL • UMR INRA / AGROCAMPUS OUEST /
Université de Rennes 1, Institut de génétique, environnement et
protection des plantes (IGEPP)

**Interactions entre végétation des
habitats semi-naturels, pratiques
agricoles et contrôle biologique
des ravageurs des cultures -
Optimisation de l'approche
bande fleurie.**

Félix BIANCHI,
Wageningen University, Farming Systems Ecology / *rapporteur*

Aude VIALATTE
Université de Toulouse, INP-ENSAT, INRA, UMR1201 DYNAFOR /
rapporteuse

Joan VAN BAAREN
Université de Rennes I, UMR 6553 ECOBI / *examinatrice*,
présidente du jury

Antoine GARDARIN
INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, UMR Agronomie /
examineur

Manuel PLANTEGENEST
AGROCAMPUS OUEST, UMR1349 IGEPP / *directeur de thèse*

Gerhard BUCK SORLIN
AGROCAMPUS OUEST, UMR1345 IRHS / *co-directeur de thèse*

Armin BISCHOFF
Université d'Avignon, UMR IMBE / *encadrant de thèse*

Yann TRICAULT
AGROCAMPUS OUEST, UMR1349 IGEPP / *encadrant de thèse*

b i X o t a t e n
b i f o t a t e n

7518

D y ! D w h / ! a t - { h - 9 { a i X 1 6 1 a t 1 6 1 6 I I t 1 6 1 6 o t . t a t e n [I t i X 1 6 1 6 I I t 1 6 1 6
E t t o t 5 h / a 9 - w 5 D w h / ! a t - { h - 9 { a

{ i f d l l o t a t e n i X d i X e t
9 d i X 5 I X I I t 1 6 1 6 a 9 b ! a
[I X I I t o t a t e n a w D 9 t t e n D L

t h [[I 9 w ! I I I]

Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - Optimisation de l'approche bande fleurie.

Interactions between species composition of field margin vegetation, landscape structure, land use and pest control - an optimisation of the wildflower strip approach.

5 L t o t i X t I I I t a t e n

Jury:

Félix BIANCHI, Wageningen University, Farming Systems Ecology - Rapporteur
Aude VIALATTE, Université de Toulouse, INP-ENSAT, INRA, UMR 1201 DYNAFOR - Rapporteur
Joan VAN BAAREN, Université de Rennes I, UMR 6553 ECOBIO - Examinatrice
Antoine GARDARIN, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, UMR Agronomie - Examineur
Manuel PLANTEGENEST, Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP - Directeur de thèse
Gerhard BUCK SORLIN, Agrocampus Ouest, UMR 1345 IRHS - Co-directeur de thèse
Armin BISCHOFF, University of Avignon, UMR IMBE - Encadrant de thèse
Yann TRICAULT, Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP - Encadrant de thèse



Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures
- Optimisation de l'approche bande fleurie.



Interactions between species composition of field margin vegetation, landscape structure, land use and pest control – an optimisation of the wildflower strip approach.

ú Marie-Louise Pierret Laurent,

Les mots 'espèces nuisibles' et 'mauvaises herbes' ne sont que le reflet d'un préjugé culturellement ancré selon lequel les plantes et les animaux sont là pour nous servir ou nous nuire, et que nous avons sur eux un droit discrétionnaire. Ces mots sont la traduction directe de notre égocentrisme (ou anthropocentrisme), de notre ignorance et de notre étroitesse d'esprit. Les animaux considérés comme nuisibles ne le sont que par nous, et il en est de même des herbes prétendues mauvaises. En réalité nous ne sommes qu'une espèce parmi tant d'autres. Ajoutons, en passant, que face aux extinctions multiples d'espèces dont nous sommes aujourd'hui responsables, nous mériterions, seuls, le qualificatif d'espèce hautement nuisible à l'harmonie et à la préservation de la biodiversité.

(Hubert Reeves)

REMERCIEMENTS

Une thèse est une expérience enrichissante, où chaque jour est différent. Celle-ci a été pour moi un apprentissage de tous les instants, qui m'a apporté beaucoup – la fois sur les plans professionnel, scientifique, personnel et relationnel. J'ai appris énormément sur moi et sur les autres durant ces trois années (merci Aurélie). Je suis persuadé que la réussite de mon travail doit beaucoup aux personnes qui m'ont entouré pendant ces longs mois et – qui je me dois aujourd'hui tout naturellement de dire merci !

Merci – mes encadrants de thèse, Armin et Yann. Un grand merci pour le sujet de thèse qui fait pour moi passionnant, qui ne m'a jamais ennuyé durant ces 3 ans et sur lequel j'ai envie de construire mon parcours professionnel. J'ai énormément appris et évolué grâce – vous sur le plan scientifique, grâce – votre expérience, vos connaissances et votre capacité – transmettre votre savoir. Vous avez été – présents, tout en me laissant mon autonomie dont j'ai tant besoin pour avancer. Merci surtout de votre confiance ! Sur le plan personnel, j'ai apprécié votre disponibilité, votre écoute et votre compréhension. Merci pour votre bonne humeur et votre humour en séminaire et au quotidien.

Merci – mes directeurs de thèse, Manu et Gerhard. Manu, merci pour ta bonne humeur, ton second degré que j'apprécie tant, et pour les échanges sur ma thèse qui m'ont permis d'avancer quand j'étais bloqué. Gerhard, merci d'avoir été – sur Angers pour m'accompagner.

Merci – Bruno Jaloux, pour m'avoir offert l'opportunité d'écrire mon premier article en première auteure. Merci pour ta gentillesse, ton aide durant ces 3 années, et surtout merci de nous avoir rigolés avec toutes ces belles p'tisseries !!! Pour moi il n'y a pas photo, c'est toi qui gagnes les battles – chaque fois.

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse : Stéphanie Aviron, Suzanne Bastian, Antoine Gardarin, Bruno Jaloux, Guillaume Pain et Bertrand Pinel. Vos conseils avisés lors de mes deux comités, ces moments importants et essentiels durant mon parcours de thèse, m'ont permis de prendre du recul sur mon travail et d'enrichir celui-ci par des remarques extérieures.

Thank you to Aude Vialatte, Felix Bianchi, Antoine Gardarin and Joan Van Baaren for agreeing to judge my work. I hope you will enjoy it and that some interesting discussions will follow at the defense in December.



Merci mes financeurs, l'ANR et la chaire AEI, sans qui cette thèse n'aurait pas pu se faire. Merci aussi pour les deux années de monitorat que j'ai pu réaliser grâce à l'aide de la chaire AEI.

Merci toute l'équipe PEERLESS. Merci surtout Pierre Franck, Anne Le Ralec, Sandrine Petit, Antoine Gardarin, Muriel Valantin-Morison, Dominique Desbois, Bruno Chauvel, Etienne Klein, pour les interactions concernant nos travaux, pour la bonne ambiance des séminaires et pour les réponses à mes questions.

Merci mes stagiaires, Simon, Théophile, Arnaud, Stanislas, Lucille et Corentin. Merci pour votre aide sur le terrain, votre bonne humeur, votre confiance, votre travail. Merci chacun pour son implication et sa motivation. Votre temps à aller sur le terrain, ramper dans le colza, vous faire attaquer par du blé, attraper des tiques, disséquer des mûgistes, marquer des plantes, cartographier le paysage en voiture pendant de longues heures ce fut pour moi de belles rencontres et de bons souvenirs. Un grand merci surtout Lucille pour son aide très précieuse sur les données du paysage et le domptage des logiciels de cartographie. Merci aux autres stagiaires de l'équipe que j'ai pris plaisir à rencontrer.

Merci Sylvain Poggi et Gilles Hunault pour leurs réponses concernant les statistiques. Merci Camille Puech pour ses réponses et le partage concernant la thèse, la liste d'agriculteurs et son document sur les pratiques agricoles.

Merci aux agriculteurs que j'ai rencontrés durant ma thèse. J'ai apprécié leur accueil, leur gentillesse, le temps qu'ils m'ont consacré et leur intérêt pour mon travail. Merci pour leur confiance concernant mon travail ! Un grand merci à Eric Duclaud.

Merci Estelle, pour sa transmission de savoir concernant les arthropodes (et pas que). Merci pour ton aide en détermination de carabes, d'araignées, pour la dissection des larves de mûgistes. Pour ton aide sur le terrain, surtout ce jour de juin 2015 avec cette chaleur, nos allergies et une déshydratation qui semblait inévitable ! Merci pour ta bonne humeur, merci d'être qui tu es, je suis très heureuse de t'avoir rencontrée, toi et ta petite famille !

Merci toute l'UP EBE d'Agrocampus Ouest Angers pour son aide, sa sympathie, pour le climat de paix et d'entraide qui régnait dans le couloir, le second degré, les pauses ! Merci d'avoir joué le jeu pour les 4 jeudis c'est écologie que j'ai adoré organiser. Merci Arnaud (co-bureau de rève), Rami, Adeline et Ségolène pour leur aide biblio, stat et de rédaction au quotidien, le partage des difficultés rencontrées et surtout pour m'avoir supporté chaque jour.



Merci aux personnes de l'exploitation d'Agrocampus Ouest pour leur aide et tout particulièrement Daniel Sochard.

Merci toutes les personnes que j'ai croisées de près ou de loin durant ces 3 ans pour les formations, les colloques, les cours, les pauses café (enfin tisane), l'administratif, la recherche, les soirées, le sport

Thank you to Amanda for your English lessons, your love of life and our discussions!

Merci aux insectes morts pour la science L .

Merci la team du basket du mercredi midi !

Merci aux personnes du collectif d'égalité pour essayer de tendre vers l'égalité entre les humains.

A Céline ma convoiteuse de choc.

Merci Sam et toute l'équipe du Krav Maga Angers pour tous ces moments de rigolades, de travail et de renforcement musculaire. Merci de me faire confiance pour donner des cours. Sans ce sport et sans eux je ne crois pas que j'aurais pu faire ma thèse dans de bonnes conditions (le corps et l'esprit).

Merci Cyril, Eliott et Titouan qui m'ont accompagné durant 2 ans de thèse et plus de 4 années de ma vie. Merci d'avoir été là.

Merci Elisabeth, Nadège, Florence, Harmonie, Vincent, Estelle, Gaëtan et Julie, des amis en or que je porte dans mon cœur et qui ont été là dans chaque moment de ma vie. Je les remercie pour leurs pensées, photos, messages, visites, bisous, tendresses, les moments de papotage au bar, les rires, les larmes, le non jugement (l'empathie) qui est pour moi une des qualités que j'admire le plus chez vous

Un grand merci !! Merci Elisabeth et Ségolène pour leurs corrections d'orthographe.

Merci Julia pour ses légumes bio qui m'ont donné des vitamines chaque jour, pour sa gentillesse et la pause du lundi matin .

Merci ma famille, et tout particulièrement mon papa, ma maman et ma sœur pour avoir essayé de comprendre mon travail, pour avoir été là et pour leurs conseils si importants pour moi ! Merci de m'avoir donné goût à l'agriculture, à l'écologie et au respect du monde et des autres. Vous me manquez !

Enfin, Merci Romain, pour avoir été là chaque jour depuis notre rencontre. Merci d'être mes cœurs en cette année qui fait forte en émotions (des pensées aussi à ta famille). vi

En écrivant ces remerciements je me rends compte du nombre de gens qui m'ont soutenue, aidée, qui ont été là pour moi et qui comptent pour moi, j'en suis toute émue ! MERCI !



Sommaire

>(5 (>\$. (5 (6A?

.6A>8&C\$A.86 (A; >8#2\ 5 A=C(.....

↕ 2J z1/4N 1/2 X 2 0 2 1/2 X

← ?X1/6 NK TX 1/4 假í 1/2 TX 1/2 1/4 0 zXí 1/2 TX 1/2 N 1/2 X 1/2 0 1/2 M' 1/2 ° í X, J 1/4 N 2 1/2 1/4 0 ' 2

↘ E假間 0 ' 2 TX M 1/4 í 1/2 TX, J 1/2 X 1/2 0 1/2 NK TX 1/4 假í 1/2 TX 1/2 1/4 0 zXí 1/2

↕ " 2 0 1/4 N 0 ' 2 1/2 X 2 0 X X 1/2 1/2 1/2 1/2 1/2 假間 1/2 ' 2 4N 1/2 假 1/2 1/2, | 0 0, | J zX 1/2 TX 1/2 N 1/2 X 1/2 0 1/2 1/2 X 2 1/2 X ± 1/2 J 0 1/2 X 1/2

↘ ? , 假 ZN 假 X 1/2 2 0 1/4 N 0 ' 2 1/2 1/2 1/2 0 1/2 X 2 2 X ± 1/2 J 0 1/2 X 1/2

↘ 2J, , 1/4 N | X M 2 TX zXí 1/4 X 0 1/2 2 ' , 0 ± 1/2 0 ' 2

↘ 5 1/2 X X 2 假 TX 2 NK TX 1/2 T 假 1/2 X ± X 2 0 2 TX 1/2 X 2 2 X ± 1/2 2 J 0 1/2 X 1/2 X 2 0 X z 1/2 TX 1/2 M 1/4 í 1/2 X 0 2 假 X í 1/4 TX 1/2 J 1/2 X 1/2

↘ ; J 0 1/2 zX J z 1/4 N 1/2 0 X 1/4 1/2 1/2 假間 0 ' 2 2 ' 2 4N 1/2 假 倒 1/2 X 1/2 TX 1/2, J 1/2 X 1/2 " 1/2 假 TJ 2 1/2 1/2 X N 2 0 假 M' 1/2 ° í X TX 1/2 1/4 0 zXí 1/2

↘ ; 1/4 0 í X 1/2 J z 1/4 N 1/2 0 X 1/4 1/2 1/2, J 0 1/2 zX X 0 假間 0 ' 2 2 ' 2 4N 1/2 假 " 1/2 假 TJ 2 1/2 1/2 X N 2 0 假 M' 1/2 ° í X TX 1/2 1/4 0 zXí 1/2

↘ ; 1/4 M 假 J 0 í X TX 1/2 假 X

↘ " 8 M X N 0 1/2 X 0 í X 1/2 0 ' 2 1/2 TX 1/2 N | X 1/2 N | X

↘ " 8 1/2 J 2 1/2 0 ' 2 Tí ± J 2 í 1/2 N 1/4 0

↘ " \$ J T 1/2 X 2 1/2 0 0 ' 2 2 X 1/2 0 2 J 2 N ± X 2 0

\$. ; .A>(↕

\$. ; .A>(↕ ; 1/4 假 2 0 0 ' 2 TX 1/2 1/2 0 1/2 T. 假 TX' TX 1/2 N 1/4 0 ' 2 TX 1/2 z 1/2 TX 1/2 M 1/4 1/2 TX N | J ±, 1/2 TX 1/2 N 1/2 X 0 TX 1/2 1/4 1/4, ' TX 1/2 1/2 0 1/2

↕ I ' 2 X X 0 1/2 0 1/2 T. 假 TX

← 2J 0 假間 0 ' 2 TX M 1/4 í 1/2 TX, J 1/2 X 1/2 1/2 z 1/4 N 1/2 1/2

↘ 2X 1/2 N 1/2 1/2 1/2 0 X 1/2

↘ " 2X N 1/2

↘ " 2X M 假

↘ 2X 1/2 1/4 1/4, ' TX 1/2 1/2 0 1/2

↘ " 2X 1/2 1/4 0 zXí 1/2 Tí N 1/2

↘ " 2X 1/2 1/4 0 zXí 1/2 Tí M 假

↘ " 2X 1/2 X 2 2 X ± 1/2 J 0 1/2 X 1/2, ' 1/4 1/4 假í 1/2 TX 1/2 1/4 0 zXí 1/2



↘ & 1N 1/2'2 ↕↔↘
 ↘" ; 拏 OT òX1/4ØJ²T Z²NØ'²J 尤¼í, ½ ↕↔↘
 ↘" .TX²ØZNY Ø'² 'Z, 拏 Ø½XNX1/2X拏XT Ø |X1MØ'1X1Xzi 拏'² ↕↔↘
 ↘" \$'²NØ1/2'²1/2²T ±, 尤 Ø'²1/2 ↕↔↘
 ↘ N²'ó 拏TZ±X²Ø² ↕↔↘

\$, ;.A>(↘ ↕↔↘
 \$, ;.A>(↘ "CØ尤Ø'² TX 尤½Ø, X1ØMØ'²\$, 'í¼Ø T X¼拏M½½Ø'² Tí²XNØ¼X÷Ø¼Z¼尤¼尤½
 , J¼½Ø 僂½TJ²½TX½N²T Ø'²½N² Ø僂Ø½XØ½¼尤Ø¼²" ↕↔↘
 C½²Z ØX1ØMØ'²½Ø, X±J¼X¼\$ Ø ½TØX÷Ø¼Z¼尤XNØ¼í, Ø-XMØ, J¼½Ø T½í²TX¼N² Ø¼拏
 N²T Ø'²½²T² ØXZX无 ↕↔↘
 ↕" .²Ø¼TíNØ'² ↕↔↘
 ↘ 5JØ¼ 尤²T±XØ'T½ ↕↔↘
 ↘" .²1XNØ²T, 拏 ØXJ¼Z' ↕↔↘
 ↘" \$|'NK'ZØX拏拏拏N±, 'í²TZ¼\$X²¼N±X²Ø'Z(*6 ↕↔↘
 ↘" \$|'NK'ZØX±XØ'TZ¼X²¼N²z, 拏 ØØ½X½Ø Ø'²\$ ↕↔↘
 ↘" ↓\$X²¼N±X²Ø¼NK½ ↕↔↘
 ↘" ↓\$拏拏拏Z'Z(*6J²T, J¼½Ø T½²ØX拏M¼Ø¼X÷, X¼±X²Ø ↕↔↘
 ↘" *X无X÷, X¼±X²Ø'Z, J¼½Ø T拏拏拏 ↕↔↘
 ↘" ?J±, 尤, 1X, J¼Ø'²J²TJ²J 尤½½ ↕↔↘
 ↘" ?ØØØN 尤²J 尤½½ ↕↔↘
 ↘ >X¼ 尤² ↕↔↘
 ↘" A¼²½X¼'Z²\$ Ø X÷Ø¼Z¼尤XNØ¼X½²Tí, Ø-XMØ, J¼½Ø T½²ØX拏M ↕↔↘
 ↘" *X无X÷, X¼±X²Ø ↕↔↘
 ↘ & 1N 1/2'2 ↕↔↘
 ↘ N²'ó 拏TZ±X²Ø² ↕↔↘

\$, ;.A>(↘ ↕↔↘
 \$, ;.A>(↘ "2X½M²TX½Z½¼X½½± 假½', Ø±¼假½, 'í¼拏, ¼ò½'²²X±X²ØX²²XNØ¼½²ØX尤½
 , 尤½ZNY NK½, 'í¼尤½½NKTX¼假í 拏'²TX½¼ØzXí¼½TX½N 尤½½'íX拏Ø假Ø'²½'²Ø²假'í
 尤± 假²Z½TXZ½±²假½N±±X¼N 尤假— ↕↔↘
 1Xó 尤七Ø¼½, Ø± ùKTZ¼XNØ¼¼¼ò½'²²z±'1XZZNX²Ø²N¼, |X1MØ'1X1Xzi 拏'²ØJ²
 ½'²Ø²X'í½ØXZØØ'²'¼N±±X¼N 尤¼½± ÷Ø¼½— ↕↔↘
 ↕" .²Ø¼TíNØ'² ↕↔↘



- Sommaire -

∠" .±, 尤 0'2 TX T Z假 2 0 2 X 1 6 NK 1 2 假 1 0 1 假 ° í X 1 2 J 2 1 2 尤 1 2 0 1 ÷ TX 1 X N | X 1 4 | X "" ∩ ∠
∠' (0 TX TX 尤 1 假 í 尤 0'2 TX 1 2 1 4 ò z X í 1 2 1 2 1 4 T.J í 0 X 1 2 N 尤 1 X 1 2 倒 尤 N | X 尤 TX
尤 z 1 4 假 1 0 1 假 X " ∩ ∠
∠' (0 TX TX 1 2 J 2 TX 1 2 尤 1 4 X 1 2 倒 ' í 1 2 0 1 X " ∩ ∠
∠' > X 2 Z' 1 X 1 4 尤 1 假 TX 1 2 N' 2 NK 1 4 J 2 0 尤 T 假 尤 X ± X 2 0 TX 1 2 X 2 2 X ± 1 2 J 0 1 X 尤 ∩ ∠
∠' ? í 0 尤 尤 尤 X 2 0 0'2 TX 1 2 1 4 1 4 , ' TX 1 2 " ∩ ∠
∠' 2 X 1 2 0 1 0 2 TX 1 2 0 假 假 í ÷ 1 2 2 0 尤 , 尤 1 2 ± , ' 1 0 2 0 2 ° í X 尤 2 X 1 2 假 X 1 2 , ' í 1 4 尤 1 X 1 6 NK TX
1 假 í 尤 0'2 TX 1 2 1 4 ò z X í 1 2 TX 1 2 N 尤 1 X 1 2 — " ∩ ∠

>(*(>(6 \$(? " ∩ ∠

66 (Q ? " ∩ ∠





INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE



INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE

L'humanité fait face à une perte importante de biodiversité accompagnant la dégradation des éléments semi-naturels dans les paysages agricoles et qui conduit à l'altération des services écosystémiques auxquels ils contribuent, comme le service de régulation des bioagresseurs des cultures (Tscharntke & Brandl, 2004). Cette perte importante de diversité spécifique dans les agroécosystèmes s'exprime tant au niveau des communautés végétales (Baessler & Klotz, 2006; Fried et al., 2009) que des communautés animales. L'utilisation massive des pesticides, censés suppléer les régulateurs naturels, entraîne également l'émergence de populations de bioagresseurs résistantes pour lesquelles des solutions de gestion font défaut (Devine & Furlong, 2007).

1. L'agriculture intensive

L'agriculture est le processus par lequel les hommes aménagent leurs écosystèmes pour satisfaire les besoins alimentaires de leurs sociétés. C'est un moteur important du changement global et elle fait partie des plus graves menaces qui pèsent sur la biodiversité (Tylianakis et al., 2008).

Les pratiques agricoles intensives et la simplification des successions culturales ont abouti à la réduction et la dégradation des éléments semi-naturels du paysage agricole (Stoate et al., 2001) et par conséquent, à l'altération des services écosystémiques qui en découlent (Tscharntke & Brandl, 2004). Anthropisés, ces paysages ont une influence directe sur la biodiversité. Le mode de production agricole fondé sur ces pratiques a conduit à une perte importante de biodiversité au niveau des communautés végétales (Baessler & Klotz, 2006; Fried et al., 2009) mais aussi animales dans les agroécosystèmes (Tscharntke et al., 2012). La diminution de la richesse spécifique végétale au sein des agroécosystèmes a modifié les rapports trophiques dans ces systèmes, par exemple entre les ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels. Il existerait une plus faible pression des insectes ravageurs dans des systèmes de cultures diversifiés par rapport à des systèmes conduits en monoculture. Ceci étant dû à une difficulté accrue pour les ravageurs à localiser la plante hôte et à se déplacer, ainsi qu'à une régulation naturelle plus importante résultant de la présence de ressources plus diversifiées et plus abondantes pour les ennemis naturels des ravageurs (Altieri & Nicholls, 2004; Rusch, Valantin-Morison, et al., 2012).

Les surfaces agricoles étant très importantes en Europe, elles hébergent une grande proportion de la biodiversité (Benton et al., 2003; Billeter et al., 2008). Sa préservation constitue un défi majeur pour l'agriculture car agriculture et biodiversité sont liées. La prise de conscience des menaces que représentent les activités humaines pour la diversité biologique a été actée en 1992 par la convention de la diversité biologique à Rio.



2. Service de régulation des ravageurs des cultures et lutte biologique par conservation

Le service de régulation des ravageurs des cultures par les auxiliaires naturellement présents nous intéresse tout particulièrement dans le cadre de ce travail. C'est un service écosystémique important dont la mobilisation efficace permettrait de réduire l'utilisation des pesticides. Il est considéré comme étant le service le plus important procuré par la biodiversité (Wilby & Thomas, 2002; Fiedler et al., 2008). Le service de régulation peut être rendu par différents organismes tels que des prédateurs, des parasitoïdes ou des champignons. Les ravageurs diminuent la productivité et augmentent les coûts de production (Zhang et al., 2007). La lutte biologique est l'utilisation d'organismes vivants pour empêcher ou diminuer les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles (OILB, 1965). C'est une composante importante de la protection intégrée et du développement de systèmes agroécologiques. On distingue trois grandes méthodes de lutte biologique (Eilenberg et al., 2001) :

- La lutte biologique classique, qui consiste à identifier et introduire après acclimatation un auxiliaire de lutte biologique exotique pour le contrôle de ravageurs.
- La lutte biologique par augmentation (inoculation, inondation), qui comprend l'élevage et le lâcher d'ennemis naturels, dans des environnements où les populations sont trop faibles pour assurer le contrôle biologique, pour supprimer les ravageurs.
- La lutte biologique par conservation, qui repose sur l'ensemble des mesures prises pour préserver les ennemis naturels indigènes dans les agroécosystèmes, en empêchant leur destruction par d'autres pratiques et en augmentant leur efficacité, notamment par la gestion de l'environnement et l'adoption de pratiques agricoles adaptées.

La lutte biologique par conservation (Figure I.1) connaît actuellement un regain d'intérêt, suscitant des travaux de recherche et de développement. Son objectif est de maximiser l'impact des ennemis naturels en optant pour des pratiques agricoles et une gestion des éléments paysagers (végétalisation de bordures de parcelle, complexité du paysage, haies, bandes semées) qui favorisent le développement des populations d'auxiliaires en leur fournissant des ressources naturelles (Landis et al., 2000; Gurr et al., 2003). Gurr et al. (2003) montrent qu'une plus grande diversité végétale dans le paysage environnant d'une parcelle agricole peut augmenter l'abondance des auxiliaires (plus forte concentration de ressources dans le milieu) et avoir un effet suppressif sur les ravageurs présents (contrôle biologique des ravageurs). L'ingénierie écologique pour la régulation des bioagresseurs se veut d'adapter les pratiques



culturelles pour manipuler les habitats afin de favoriser la lutte biologique par conservation (Gurr et al., 2004).



Figure I.1 : Les trois stratégies de la lutte biologique par conservation, illustrées par des exemples pour la gestion des ravageurs (d'après Deguine et al., 2016).



3. Végétalisation de bordure de parcelle et service de régulation des ravageurs

Haies, bosquets, talus, bandes enherbées etc., jouent un rôle très important en offrant des refuges à de nombreuses espèces végétales et animales qui ne peuvent subsister dans les parcelles agricoles. Il existe des interactions directes entre ces bordures et les plantes cultivées dans les parcelles : effets microclimatiques (par ex. brise-vent), réservoirs de bioagresseurs (par ex. limaces), refuge pour des auxiliaires (par ex. carabes).

3.1. Interactions entre espèces : les espèces végétales non-cultivées, les phytophages des cultures et leurs ennemis naturels

Les systèmes agricoles comportant une forte diversité végétale spatiale et temporelle présentent de nombreux avantages agronomiques, économiques et environnementaux (Maljeux et al., 2009; Ratnadass et al., 2011). Jusqu'à maintenant, les services rendus par les plantes étaient essentiellement orientés vers des objectifs de couverture du sol ou d'apport d'azote atmosphérique dans le système (Shennan, 1992). En revanche, d'autres services, tels que la protection des cultures contre les ravageurs, ont été relativement peu explorés, tout particulièrement en ce qui concerne les grandes cultures.

De nombreuses études ont porté sur l'influence de la complexité du paysage sur les arthropodes des cultures. Dans ces études, la végétalisation des bordures de parcelle est rarement prise en compte. Une étude sur les habitats semi-naturels (prairies, landes) réalisée par Schaffers et al. (2008), montre cependant que la composition spécifique de la végétation explique mieux l'assemblage des insectes que le paysage environnant. Dans le cas des espèces floricoles qui utilisent nectar et/ou pollen comme ressource, les interactions entre les espèces végétales et les ennemis naturels sont spécifiques et dépendent des caractéristiques des fleurs visitées (Heimpel & Jervis, 2005; Stang et al., 2006; Sivinski et al., 2011). On peut donc supposer que le service d'approvisionnement en nectar pour alimenter les ennemis naturels varie avec la composition végétale.

Les études concernant les effets de la composition de la végétation sur la régulation des insectes ravageurs des cultures par les auxiliaires sont souvent axées sur des plantes à fleurs semées (Haaland et al., 2011; Balmer et al., 2013) et des bandes enherbées (Lee et al., 2001; Collins et al., 2002; MacLeod et al., 2004). Les espèces végétales sont sélectionnées à l'aide de travaux réalisés sur l'attractivité des espèces végétales pour les visiteurs des fleurs et sur des expériences conduites sur des peuplements semés en monospécifique (Frei & Manhart, 1992; Sivinski et al., 2011). De plus, ces études concernent majoritairement les abondances des ennemis naturels et ne prennent pas en compte les insectes ravageurs et les dégâts causés aux cultures (Bianchi et al., 2006; Haaland et al., 2011). Il y a donc un manque d'études concernant



la végétation spontanée des habitats semi-naturels tels que les bordures de parcelle et surtout sur son rôle et ses effets vis-à-vis du contrôle des insectes ravageurs et de leurs dégâts. Ces analyses sont nécessaires pour évaluer si les effets constatés avec les peuplements simples en monospécifique sont similaires dans un contexte de communauté végétale plus complexe, marginale (bande fleurie) ou spontanée.

La végétation spontanée fournit des abris et des lieux d'hivernage pour les arthropodes (Landis et al., 2000; Pfiffner & Luka, 2000; Pywell et al., 2005; Griffiths et al., 2008), des plantes hôtes et des proies alternatives pour les ennemis naturels (Alhmedi et al., 2006; Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008). De nombreux ennemis naturels utilisent le pollen et le nectar fournis par les plantes dans les habitats semi-naturels comme ressources alimentaires complémentaires (Wäckers, 2004; Gurr et al., 2005; Fiedler et al., 2008). Le nectar floral est une ressource alimentaire importante pour les parasitoïdes, les syrphes et les chrysopes parce qu'il fournit le sucre nécessaire au métabolisme des adultes tandis que les larves sont carnivores (Landis et al., 2000; Wäckers, 2004; Langoya & Van Rijn, 2008). Par exemple, le nectar ingéré augmente la fécondité, la longévité et la capacité de dispersion des femelles parasitoïdes (Jacob & Evans, 2000; Siekmann et al., 2001; Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) aboutissant à une amélioration de l'efficacité du service de régulation des ravageurs (Tylianakis et al., 2004; Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2013; Jamont et al., 2014; Balmer et al., 2014). Bischoff et al. (2016) (Annexe I), montrent que le recouvrement des plantes entomophiles de bordure (parcelles de choux) est corrélé positivement à l'abondance de coccinelles et au taux de parasitisme des pucerons, alors qu'il l'est négativement avec l'abondance des ravageurs sur des plantes piéges.

Les espèces végétales non-cultivées de la végétation environnant les cultures peuvent attirer les ravageurs et leurs ennemis naturels. Une augmentation de la densité des insectes ravageurs dans les bordures de champ peut aggraver l'infestation des cultures et les dommages causés (sensibilité associative, Le Guigo et al., 2012). Conformément à cette hypothèse, Bischoff et al. (2016) ont montré que les espèces sauvages de Brassicacées poussant en bord de champ pouvaient exercer une influence négative sur la régulation des ravageurs dans les champs de colza. Mais ces ravageurs des cultures sont régulés par différents ennemis naturels qui peuvent aussi dépendre de la diversité en espèces végétales sauvages, dans la bordure. Ainsi, une diversité spécifique élevée de la flore spontanée semble cruciale pour maintenir un niveau de régulation élevé. Comme déjà souligné, Gurr et al. (2003) ont ainsi montré qu'une plus grande diversité des plantes dans le paysage agricole pouvait augmenter l'abondance des ennemis naturels (plus forte concentration des ressources) et avait un effet suppressif sur les ravageurs (régulation). Dans une étude récente, il a été relevé que les dégâts sur feuille causés par les ravageurs sur les plants de chou étaient mieux expliqués par la diversité que par le couvert en espèces entomophiles (Bischoff et al., 2016). Balvanera et al. (2006) ont également constaté qu'une diversité végétale plus élevée est associée à des dégâts sur cultures moins importants (méta-analyse). Dassou & Tixier (2016) ont réalisé une méta-analyse sur 32 articles étudiant la relation



entre diversité végétale et communautés d'arthropodes. En termes de gestion des ravageurs, les résultats indiquent qu'une forte diversité de plantes sauvages – l'échelle locale améliore le contrôle des ravageurs spécialistes par des prédateurs généralistes.

Théoriquement, la diversité végétale est positivement liée – la diversité des ravageurs et des prédateurs dans un réseau trophique. Pourtant, la relation entre la diversité végétale et animale est expliquée par une variété d'hypothèses concurrentes, avec des résultats empiriques mitigés pour chaque hypothèse. Les hypothèses suivantes cherchent – expliquer pourquoi des plantes en communautés contiennent une diversité de ravageurs plus importante que des plantes en monocultures :

- L'hypothèse de la spécialisation des ressources (Resource Specialization Hypothesis, Southwood, 1978; Strong et al., 1984) postule que les ravageurs présentent un certain degré de spécialisation alimentaire qui les différencie. De ce fait, une communauté végétale diversifiée offrant des ressources variées abritera un plus grand nombre d'espèces de ravageurs par complémentarité des niches (théorie de fonctionnement des écosystèmes).

- L'hypothèse de plus d'individus (More Individuals Hypothesis, Srivastava & Lawton, 1998) reprend le fait que les communautés de plantes diversifiées sont en général plus productives que les communautés de plantes simples. Une plus grande productivité induit une quantité de ressources plus importante et plus diversifiée pour les consommateurs, ce qui augmente l'abondance des individus venant consommer et leur diversité = complémentarité des niches (théorie fonctionnement des écosystèmes).

- L'hypothèse de la concentration des ressources (Resource Concentration Hypothesis, Root, 1973), prédit – l'inverse de l'hypothèse de plus d'individus) que les ravageurs spécialisés privilégient les sites où leurs plantes hôtes sont denses. Par conséquent, les communautés végétales avec quelques espèces de plantes devraient posséder des abondances de ravageurs plus élevées (par exemple les monocultures), en particulier de ravageurs spécialisés, que des communautés végétales diversifiées où les plantes hôtes sont plus dispersées.

Les prédateurs sont également favorisés par la diversité végétale (Haddad et al., 2001). Ils peuvent simplement répondre – la diversité et/ou la productivité des ressources constituées par les espèces de ravageurs dans les communautés végétales diversifiées (Hypothèses Ressources Spécialisation et More Individuals). La présence des prédateurs peut aussi, être une réponse positive – la diversité structurelle des habitats dans les communautés végétales diversifiées et productives (Strong et al., 1984).

En conséquence, la diversité végétale peut modifier la structure des communautés animales associées, avec des effets top-down plus forts des prédateurs dans les communautés végétales plus diversifiées. L'hypothèse des ennemis (Enemies Hypothesis, Root (1973) prédit une abondance plus élevée des prédateurs dans les zones les plus productives et structurellement diversifiées, qui limiteront les abondances des ravageurs. Les hypothèses de la spécialisation des ressources et de plus d'individus aboutissent – des prédictions similaires, l'augmentation du



nombre d'espèces végétales dans une communauté devant conduire à l'augmentation conjointe des richesses en ravageurs et en prédateurs (Johnson et al., 2006; Haddad et al., 2009). Certains auteurs, comme Jetz et al. (2009), n'ont décelé aucun effet de la diversité végétale sur la diversité des ravageurs. Au contraire, Haddad et al. (2009), ont constaté, après une étude de 11 ans, que la richesse en ravageurs et en prédateurs était bien fortement et positivement liée à la diversité végétale sembler. Cette augmentation était 3 fois supérieure pour les prédateurs et les parasitoïdes par rapport aux ravageurs.

Mais la relation entre flore et insectes auxiliaires peut aussi être directe. Ainsi, Balzan et al. (2014) ont montré qu'en augmentant la diversité des valeurs de traits des fleurs et la complexité de la végétation (allant d'une Apiacée en monoculture à plusieurs Apiacées, Fabacées et 3 autres espèces de familles différentes en mélange), les ressources florales se trouvaient disponibles sur une plus longue période, ce qui permet de maintenir une abondance élevée en pollinisateurs et prédateurs sur une période plus longue. Les abondances des parasitoïdes et des coccinelles n'étaient cependant pas significativement augmentées par la complexité du mélange. Les ravageurs, quant à eux, étaient moins attirés par les bordures plus diversifiées, mais plus abondants dans les cultures environnantes (tomates), occasionnant davantage de dommages sur les plantes. Suivant les études, les résultats obtenus se révèlent très divers. Cette absence de consensus rend périlleuse toute prédiction.

Comme évoqué précédemment, les bordures végétales peuvent effectivement améliorer les conditions de vie des ennemis naturels des ravageurs des cultures (Landis et al., 2000; Isaacs et al., 2009; Haaland et al., 2011; Ramsden et al., 2015). Ainsi, le pollen et le nectar offerts par la végétation spontanée sont des ressources alimentaires complémentaires pour de nombreux arthropodes carnivores adultes (Wäckers & van Rijn, 2012). De plus, la végétation peut héberger des hôtes et proies alternatives pour les parasitoïdes et prédateurs des insectes ravageurs des cultures (Bianchi et al., 2006). La présence de ces hôtes et proies peut augmenter les populations d'auxiliaires (surtout les espèces généralistes) avant que le ravageur cible n'apparaisse, ce qui a pour effet d'améliorer le contrôle biologique (Sauvion et al., 2013). Les bordures de plantes vivaces constituent aussi des ressources structurelles et des habitats non-perturbés qui permettent la persistance à long terme des populations d'ennemis naturels (Pfiffner & Wyss, 2004). Ces bordures de fleurs sauvages vivaces, riches en espèces, destinées à la conservation de la biodiversité peuvent donc soutenir en même temps les services écosystémiques fournis par ces organismes (Schmidt-Entling & Döbeli, 2009; Eklöf et al., 2014). Pourtant, les effets positifs de ces bordures sur la régulation des ravageurs ont rarement été démontrés et demeurent méconnus. Récemment des travaux sur les traits des plantes (par exemple des caractéristiques florales ou structurelles) montrent que ceux-ci sont susceptibles de moduler nettement le service de régulation (Whittingham, 2011). De plus, la dimension spatiale des interactions entre végétation des bordures et régulation des ravageurs dans cultures est encore peu connue. Il n'est pas suffisant d'attirer les ennemis naturels au bord des champs, il faut aussi qu'ils se déplacent dans ces



champs (effet 'spillover' dans la littérature, (Rand et al., 2006; Blitzer et al., 2012) pour permettre une régulation naturelle des populations de ravageurs. Il faut donc s'assurer que les auxiliaires retrouvés dans les bordures soient capables par la suite de coloniser les parcelles agricoles. Plusieurs groupes d'auxiliaires, dont les parasitoïdes, utilisent le nectar et, dans une moindre mesure, le pollen comme ressources alimentaires (Wäckers, 2000). L'activité des parasitoïdes adultes se déroulant dans les champs oscille entre la recherche d'hôtes pour la reproduction et l'alimentation sur ces ressources sucrées d'origine végétales, en fonction de leur état nutritionnel (Desouhant et al., 2010; Rusch, Valantin-Morison, et al., 2012). Afin de répondre à leurs besoins énergétiques (sucre, acides aminés), de nombreuses espèces de parasitoïdes visitent des ressources florales au moins une fois par jour (Lee et al., 2004; Venzon et al., 2006). La végétation de bordure peut augmenter leurs abondances ainsi que le taux de parasitisme engendré dans les champs (Lee & Heimpel, 2005), mais les effets diminuent avec la distance aux bordures (Tylianakis et al., 2004; Lavandero et al., 2005). Une telle dilution des effets de la végétation sur les arthropodes et sur la régulation des ravageurs des cultures a également été constatée dans d'autres études (Collins et al., 2002; Tylianakis et al., 2004; Tschumi et al., 2015).

Une meilleure connaissance des effets de la végétation spontanée sur le service de régulation est nécessaire afin d'identifier les espèces végétales candidates pour optimiser les bordures de plantes semées proches des parcelles agricoles. Contrairement à de nombreuses espèces de mélanges fleuries vendus par les sociétés de semences, les espèces présentes spontanément sont bien mieux adaptées aux conditions environnementales locales (populations locales vs populations non-locales). L'utilisation de plantes pour fournir du nectar et du pollen pour les ennemis naturels est de plus en plus commune (Ambrosino et al., 2006; Fiedler & Landis, 2007). Cette relation fonctionnelle entre les prédateurs et la végétation suggère une forte interaction entre traits fonctionnels des plantes, composition spécifique et populations d'insectes, mais cette interaction a rarement été testée (Gardarin et al., soumis). Une meilleure compréhension des mécanismes des effets de la composition floristique des bords de champs sur les ravageurs de la culture est capitale pour les décisions de gestion en vue d'améliorer les services écosystémiques (Figure I.2). De plus, les déplacements des arthropodes entre les bordures et les champs doivent encore être étudiés (marquage, suivis visuels) pour déployer des bandes semées optimisées. Afin d'intensifier les régulations biologiques de l'ensemble des bioagresseurs (petits animaux) en grandes cultures, il est donc nécessaire d'élargir les travaux précédemment évoqués, dont le champ d'application est trop souvent restreint. Si l'on sait que la diversité végétale joue un rôle essentiel (hypothèse majeure d'écologie), les caractéristiques fonctionnelles de cette diversité sont encore mal connues à ce jour.



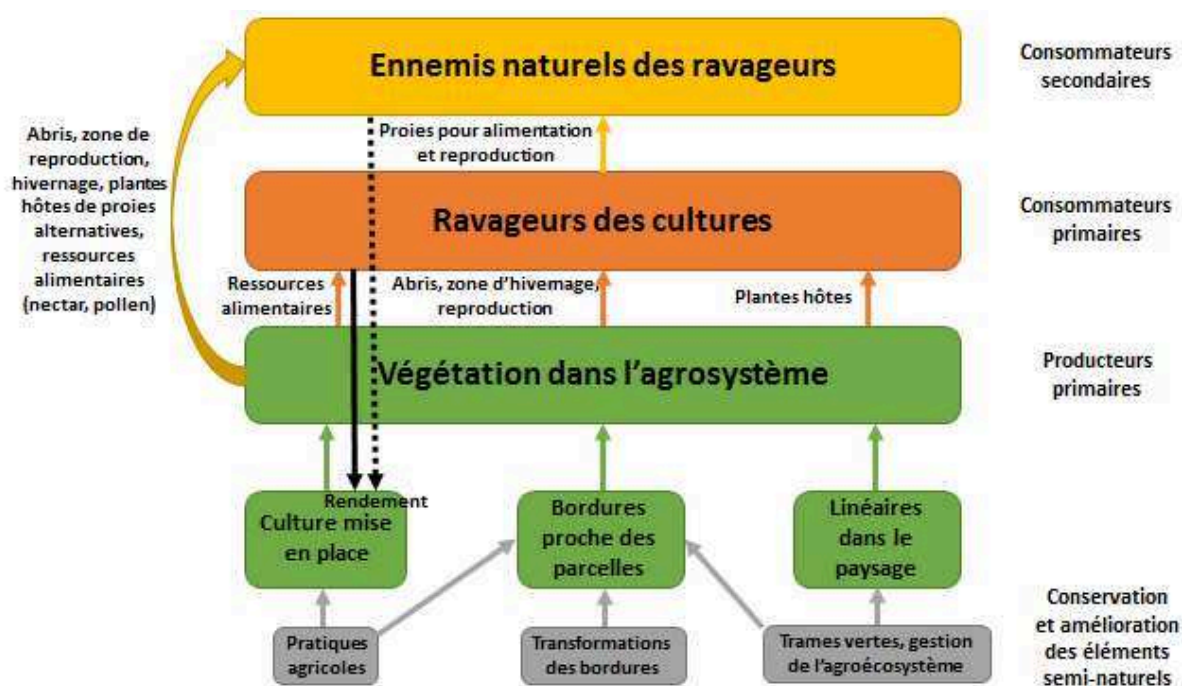


Figure I.2 : Réseau trophique impliquant la végétation et les mécanismes pour améliorer les effets de celle-ci sur la régulation des ravageurs

3.2. Spécificité des interactions plantes - ennemis naturels

Comme expliqué plus haut, les interactions entre plantes et ennemis naturels dépendent souvent de l'espèce (Heimpel & Jervis, 2005; Stang et al., 2006; Sivinski et al., 2011). Le service d'approvisionnement de nectar pour les ennemis naturels varie fortement en fonction de la composition végétale. Il est par conséquent envisageable d'optimiser la composition végétale pour ces insectes afin d'améliorer le service de régulation. Si les ravageurs des cultures sont mieux contrôlés par une plus grande diversité d'ennemis naturels (hypothèse de complémentarité, Dunning et al., 1992), chacun étant attiré et favorisé par certaines espèces végétales, une plus grande diversité de végétation de bordure peut améliorer la régulation des ravageurs des cultures (voir 3.1.). Dans une perspective d'aménagement des bords de champ, il semble donc important d'identifier des espèces candidates pour la conception de mélanges divers de semences. Les espèces spontanées constituent à cet égard un pool d'espèces intéressant par sa richesse spécifique et fonctionnelle, et préadaptées aux agrosystèmes.

Des essais de screening sur plantes sauvages ont été mis en place afin d'identifier les plantes les plus appropriées pour un semis en bande fleurie (voir 3.3.). Ils sont souvent la seule source d'information sur la spécificité des interactions entre plantes et ennemis naturels. Ils consistent en une installation de petites placettes de quelques mètres carrés contenant des espèces végétales, soit en monoculture, soit en mélange, pour observer les populations d'insectes prospectant ces placettes. Ces essais ont bien démontré une spécificité des interactions en obtenant de grandes différences entre



esp. ces végétales en termes d'attractivité aux différents groupes d'auxiliaires. Par exemple, (Weiss & Stettmer, 1991) montrent que *Sinapis arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Sinapis alba*, *Oenothera biennis*, *Leucanthemum vulgare*, *Sonchus arvensis*, *Galinsoga ciliata*, *Stellaria media*, *Rorippa silvestris*, *Capsella bursa-pastoris* et *Lamium purpureum* sont les espèces les plus attractives pour les syrphes. Ruppert, (1993) observe quant à lui que les syrphes fréquentent le plus souvent *Centaurea cyanus* et *Papaver rhoeas*. (Dib et al., 2012) ont montré que les parasitoïdes étaient plus abondants dans les populations de *Potentilla reptans*, *Achillea millefolium*, *Trifolium reptans* et *Torilis arvensis*. Mais les connaissances sont encore limitées en ce qui concerne l'association entre insectes (plus précisément les ennemis naturels) et espèces végétales. Par exemple, les mélanges fleuris dominés par les Apiacées et quelques autres espèces exprimant du nectar floral accessible sont majoritaires dans les études concernant le contrôle biologique des ravageurs des cultures (Campbell et al., 2012).

La capacité qu'ont les ennemis naturels à accéder aux ressources florales dépend de nombreux facteurs, incluant la morphologie florale, la couleur, l'odeur ou le timing de la production de nectar (Heimpel & Jervis, 2005). De ce point de vue, il semble donc important de choisir des plantes avec des traits favorables aux auxiliaires plutôt que d'augmenter la diversité spécifique végétale en incluant des espèces non exploitables. Selon Violle et al. (2007), on peut définir un trait fonctionnel comme étant toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme tout entier, sans référence à l'environnement ou tout autre niveau d'organisation. Il existe des traits d'interaction qui peuvent expliquer les relations entre les plantes et les arthropodes (Gardarin et al., submitted). Le type de ressource semble être un trait majeur concernant ces relations car les plantes fournissent un nombre divers de ressources alimentaires aux arthropodes (i.e. feuilles, fruits, nectar, proies alternatives). Le timing, la qualité et la quantité de nectar produit (Ricou et al., 2014; Baude et al., 2016; Hicks et al., 2016) représentent d'autres traits primordiaux pour la dynamique des populations. Le timing, ou la disponibilité temporelle de la ressource, doit être synchronisé entre les cycles des plantes et ceux des arthropodes, c'est ce qui détermine leur probabilité d'interaction (Welch & Harwood, 2014). Le moment de la production de nectar doit coïncider avec la période d'activité des visiteurs de fleurs. La disponibilité saisonnière des ressources dépend de la phénologie des plantes, comme la date et la durée de la floraison. Cette synchronisation entre la période de floraison et la période au cours de laquelle les arthropodes ont besoin de ressources florales est cruciale pour certains ravageurs et ennemis naturels afin de mener bien leur cycle de vie (Gardarin et al., submitted). En augmentant la complexité végétale des bordures (complexité de traits), on allonge aussi la période de disponibilité des ressources florales (Balzan et al., 2014). L'attractivité de la ressource (Bianchi & Wäckers, 2008), par (i) des signaux olfactifs (i.e. métabolites secondaires) qui attirent les auxiliaires de façons différentes (Belz et al., 2012), (ii) des signaux visuels (i.e. taille des plantes, taille des inflorescences, couleur des fleurs) qui, si ces signaux sont forts,



favorisent l'abondance des ennemis naturels (Fiedler & Landis, 2007) et (iii) le goût des plantes, semble renfermer des traits pertinents dans les relations entre arthropodes et plantes. L'accessibilité, du fait de la morphologie des fleurs (i.e. diamètre de la corolle), peut jouer un rôle important dans les relations entre arthropodes et plantes. Les syrphes préfèrent par exemple les plantes avec des corolles courtes aux plantes avec des corolles longues (Campbell et al., 2012). Concernant l'utilisation des plantes pour abris, refuge ou habitat, la densité, la hauteur et l'architecture de la végétation seraient des traits importants à prendre en compte. On sait par exemple qu'une végétation dense et haute peut favoriser la faune du sol (Griffiths et al., 2008).

Un trait spécifique est la présence du nectar extrafloral (EFN) qui est produit par des glandes à nectar (nectaires, Figure I.3) au niveau des feuilles, des cotylédons, des tiges, des stipules ou des bractées. Par rapport au nectar floral (FN), l'EFN est souvent plus accessible aux ennemis naturels car l'accès à celui-ci ne nécessite pas de pièces buccales spécialisées chez les arthropodes (Koptur, 1992; Jamont et al., 2013). L'EFN est produit pendant une période plus longue et plus tôt que le FN (Pacini et al., 2003; Rose et al., 2006), et peut augmenter la longévité et le succès reproducteur des parasitoïdes adultes (Ganeau et al., 2012; Jamont et al., 2013), l'abondance locale des parasitoïdes et le taux de parasitisme exercé sur leurs hôtes (Jamont et al., 2014). Jamont et al. (2014) montrent que *Vicia faba* (espèce avec des nectaires extrafloraux) peut augmenter le taux de parasitisme ainsi que la survie (longévité, reproduction) de *Diaeretiella rapae* (parasitoïde de *Brevicoryne brassicae*). Récemment, il a été observé que des coccinellidae pouvaient aussi se nourrir d'EFN (Lundgren & Seagraves, 2011).



Figure I.3 : Production de nectar extrafloral chez *C. cyanus* et *V. sativa* : A) Production par les nectaires B) Alimentation sur EFN d'un parasitoïde C) Alimentation sur EFN d'une coccinelle (Crédit photo : Anna Pollier).



Les interactions détaillées ci-dessus pourraient être utilisées pour favoriser le contrôle biologique en choisissant des espèces de plantes attractives pour les arthropodes auxiliaires (Tooker & Hanks, 2000). Mais il faut faire attention – ce que cette nourriture ne soit pas aussi bénéfique pour les ravageurs, ce qui pourrait favoriser leur abondance dans les cultures et les dégâts qu'ils causent (Baggen et al., 1999; Wäckers et al., 2007). Winkler et al. (2005) suggèrent logiquement de sélectionner des espèces végétales qui maximisent les bénéfices pour les ennemis naturels et qui n'ont pas (ou peu) de bénéfices pour les ravageurs. Mais cette approche de lutte biologique par conservation suppose que les mélanges fleuris installés en bord de champ seront plus efficaces que la végétation naturelle. Or il n'existe en effet que très peu d'études démontrant une plus forte suppression des ravageurs des cultures par la manipulation de la végétation des bordures (Piffner et al., 2003; Veres et al., 2013; Tschumi et al., 2015, 2016). Pour certains auteurs, la végétation spontanée peut même être plus efficace dans la suppression des ravageurs des cultures que des bandes semées destinées à favoriser des groupes de prédateurs bénéfiques (Denys & Tschamtké, 2002). La preuve de l'intérêt des mélanges fleuris reste donc à apporter. Afin d'optimiser les bandes semées pour augmenter la densité de prédateurs et parasitoïdes et réduire les dégâts faits aux cultures, les espèces végétales et/ou des mélanges doivent aussi être identifiés et choisis en accord avec les pratiques agronomiques. Enfin, il conviendrait de les évaluer non pas uniquement vis-à-vis du service de régulation des ravageurs ou du service de pollinisation, mais aussi par rapport aux autres fonctions remplies par la flore des bords de champ.

Il semble donc important, après avoir travaillé sur des essais en monoculture (observation des espèces qui sont intéressantes pour le contrôle biologique), de travailler sur des communautés de plantes (végétation spontanée de bordures, bandes semées) pour analyser/évaluer leurs effets réels en champs sur les populations d'arthropodes présents en conditions non-contrôlées.

3.3. L'approche bande fleurie et son optimisation

Comme détaillé dans le paragraphe précédent, la spécificité des interactions entre plantes et ennemis naturels des ravageurs suggère qu'un mélange d'espèces végétales bénéfiques – plusieurs groupes d'ennemis naturels peut améliorer le service de la régulation biologique. Ces mélanges doivent dépendre de l'environnement, des insectes – favoriser ou défavoriser et des cultures proches de cet habitat semi-naturel. Il faut aussi tenir compte du temps d'implantation (bon développement de la bande) et du temps opérationnel (bande efficace) souhaité pour intégrer la succession culturale dans la réflexion conduisant à l'optimisation de la composition spécifique du mélange semé. La manipulation des habitats permet de favoriser les ennemis naturels en fournissant plusieurs fonctions (voir 3.1) telles qu'un environnement adapté (microclimat), des proies ou des hôtes alternatifs, des abris et des sites d'hivernation, des sites d'accouplement ou de nidification et des ressources florales pour les ennemis



naturels adultes des cultures (Landis et al., 2000; Pfiffner & Wyss, 2004; Rebek et al., 2005; Heimpel & Jervis, 2005).

Une approche concernant la lutte biologique par conservation repose sur le semis d'espèces de graminées (bande enherbée), aussi connu comme les "banques d'écologistes" (Marshall & Moonen, 2002; Collins et al., 2002). Les prédateurs généralistes tels que les carabes, les staphylins et les araignées peuvent bénéficier de leur fonction d'abri (Collins et al., 2002). Emoult et al. (2013), montre que les bandes enherbées ne contiennent pas plus de biodiversité faunistique que d'autres habitats, tels que les cultures ou les haies, et que les propriétés de ces bandes (largeur, longueur, diversité végétale) influencent la structure des communautés faunistiques. Ces bandes enherbées empêchent la propagation des espèces d'adventices problématiques, mais permettent une mise en place d'une végétation prairiale herbacée (Cordeau et al., 2012) et peuvent contribuer à la régulation des ravageurs (Al Hassan et al., 2013). Ces bandes peuvent être des semis de graminées et légumineuses ou seulement d'une ou plusieurs graminées. De plus, les coûts de ces mélanges sont beaucoup plus faibles que ceux pour les mélanges fleuris. En France, la mise en place de bandes enherbées est obligatoire sur les bords des champs proche de zone d'eau afin de limiter l'érosion des sols et d'éviter la pollution de l'eau par les engrais et le ruissellement des pesticides (Cordeau et al., 2012).

Plusieurs études ont été réalisées concernant la gestion des habitats semi-naturels dans les systèmes agricoles par augmentation de la diversité floristique des bordures de parcelles (Landis et al., 2000; Gurr et al., 2004), pour favoriser la conservation des arthropodes (pollinisateurs et ennemis naturels) et donc pour augmenter ou maintenir les services que ces groupes apportent aux agroécosystèmes (Haaland et al., 2011). Les bandes semées ont été développées pour apporter des ressources pour les abeilles, les papillons et les ennemis naturels des ravageurs. Malgré les lacunes existantes dans la compréhension de ces mécanismes, des "bandes semées fleuries" ont été développées et mises en œuvre dans des programmes agro-environnementaux de plusieurs pays européens (Bischoff et al., 2010; Haaland et al., 2011). L'approche a rarement mis l'accent directement sur le contrôle des ravageurs des cultures, mais plutôt sur une augmentation de la biodiversité des plantes, des insectes et des oiseaux (Heitzmann, 1994; Marshall & Moonen, 2002; Vickery et al., 2002) ou sur l'abondance des insectes potentiellement bénéfiques pour les cultures (Nentwig, 1989; Frei & Manhart, 1992). Le choix des plantes est basé sur l'observation (Frei & Manhart, 1992) ou les traits de plantes (nectars floraux et extra-floraux, floraison étalée dans le temps) qui pourraient favoriser les auxiliaires (Généreau et al., 2012). Aujourd'hui, le choix des espèces composant les bandes semées fleuries a pour principaux critères la production et l'accessibilité du pollen et du nectar, ressources pour les différents groupes d'arthropodes visés, et dépend des traits fonctionnels des plantes (morphologie florale, préférences alimentaires, risque de recherche pour les visiteurs des plantes ; Wäckers et al., 2005; Wäckers & van Rijn, 2012). L'utilisation de bandes fleuries semées n'est pas toujours un succès pour le



contrôle biologique des ravageurs (Wäckers et al., 2006). En particulier, le rôle direct joué par ces bandes fleuries vis-à-vis des populations d'insectes ravageurs n'est pas intégré au processus de développement et d'optimisation de ces habitats. Or les ressources mises à disposition peuvent aussi servir les intérêts de ces ravageurs (nourritures, plantes hôtes, sites d'hivernation).



4. Mise en évidence des déplacements des ennemis naturels entre flore des bordures et intérieur des parcelles

L'amélioration de l'abondance et de la diversité des ennemis naturels dans des bordures végétales diversifiées commence à être bien documentée. Pourtant, les effets positifs de ces bordures sur le rendement des cultures, grâce à l'amélioration de la régulation des ravageurs, ont rarement été démontrés et il manque une compréhension des traits de la bande de fleurs (par exemple des caractéristiques florales ou structurelles) qui déterminent leur efficacité dans le service de régulation (Whittingham, 2011). La démonstration passe par la mise en évidence d'échanges entre le champ et sa bordure, où les individus viendraient tirer profit des ressources mises à disposition. Malheureusement, les déplacements des ennemis naturels entre les bordures herbacées et les parcelles agricoles sont difficiles à appréhender (individus rapides, petits). Pour cela il faut mettre en place des techniques de marquage qui permettent de suivre les individus entre bordure et parcelle agricole.

Diverses techniques de marquage et de suivi ont été mises au point pour la recherche biologique, mais peu d'entre elles sont adaptées pour suivre les mouvements de petits arthropodes dans des agroécosystèmes (Wanner et al., 2006). Afin d'étudier le mouvement des arthropodes et l'exploitation des ressources, le matériel de marquage est idéalement durable, non toxique, pas trop cher, facile à appliquer, facilement identifiable et n'affectant pas la physiologie des arthropodes (croissance, reproduction, durée de vie) et leurs comportements naturels (Hagler & Jackson, 2001). Si l'expérience est mise en œuvre au champ, le marqueur ne devrait pas avoir d'impact sur l'environnement (les plantes, le sol, les arthropodes et les cultures) et une méthode de marquage-capture pourra être utilisée (Reynolds et al., 1997). Les arthropodes peuvent être marqués individuellement (i.e. marques, étiquettes), en masse (i.e. la poussière, la peinture et le colorant) ou avec des techniques d'auto-marquage (pollen, substances (Hagler & Jackson, 2001).

Il existe de larges choix de méthodes de marquage qui peuvent être séparées en deux groupes : externes ou internes (Lavandero, Wratten, Hagler, & Jervis, 2004).

Les méthodes de marquage externes sont : (1) les balises, les étiquettes et les bandes développées pour les abeilles ou les fourmis (Gary, 1971; Provost, 1983), (2) le marquage par mutilations telles que la coupe d'une partie de la cuticule ou d'un morceau d'arthropode, mis au point pour les coléoptères ou les insectes avec de grandes ailes (Gangwere et al., 1964; Unruh & Chauvin, 1993) (3) le marquage avec de la peinture (McIntosh et al., 1996) et (4) le marquage avec de la poudre pour étudier par exemple la visite florale (Service, 1993). Ces méthodes sont des techniques utilisées pour les gros insectes et dans la plupart des cas, ils semblent avoir un effet sur le mouvement des insectes ou le comportement de dispersion (Chang, 1946; Gangwere et al., 1964; Southwood, 1978) et sur leur longévité (Southwood, 1978; Reinecke, 1990).



Les méthodes de marquage internes sont : (1) le marquage à l'aide de colorant (Martin et al., 2006), une méthode peu coûteuse mais qui peut être nocive pour les insectes (Naranjo, 1990), (2) le marquage du pollen, qui peut souvent être identifié au genre (Lavandero, Wratten, Hagler, & Jervis, 2004) mais la tâche est fastidieuse et elle prend du temps, (3) le marquage génétique et protéique (DeGrandi-Hoffman & Hagler, 2000), (4) le marquage à l'aide d'isotopes radioactifs, qui a été développé dans les années 1970 et utilise les éléments traces pour marquer les insectes avec du rubidium, du strontium, du césium, du manganèse ou de l'iridium (Hagler & Jackson, 2001). Les études avec ces éléments se font plus rares parce qu'ils ne sont pas sans danger pour l'environnement et qu'ils influent sur le développement, la survie et la fécondité des insectes (Hood-Nowotny & Knols, 2007). Et enfin (5) le marquage à l'aide d'isotopes stables (Hood-Nowotny & Knols, 2007). Les isotopes stables sont naturellement présents dans l'environnement, ne se dégradent pas avec le temps. Contrairement à des isotopes radioactifs, ils sont sans danger pour l'environnement et peuvent être facilement utilisés. Les éléments les plus couramment utilisés sont l'azote 15 (Steffan et al., 2001; McCutchan et al., 2003; Mahieu et al., 2009), le carbone 13 (Lavandero, Wratten, Hagler, & Jervis, 2004), l'oxygène 18 ou l'hydrogène 2 (Hobson et al., 1999). Le marquage peut être naturel, les isotopes stables peuvent alors être transmis par l'intermédiaire d'interactions trophiques à des niveaux trophiques supérieurs de sorte que l'acquisition du marqueur soit non invasive (Hood-Nowotny & Knols, 2007). Dans cette thèse, nous avons développé une méthode d'enrichissement artificiel (marquage des producteurs primaires) pour marquer le nectar extrafloral produit par les bleuets et observer la consommation du EFN par des parasitoïdes puis tester leur dispersion vers le champ.



5. Paysage agricole versus végétation non-cultivée – l'échelle de la parcelle : rôle dans le contrôle biologique des ravageurs

Des études récentes ont souligné la nécessité de considérer les interactions biologiques – des échelles plus larges que l'habitat ou la parcelle dans une approche de lutte biologique par conservation. La proportion d'habitats cultivés et semi-naturels dans le paysage (composition), ainsi que leur disposition dans le paysage (organisation), sont des facteurs d'importance pour la dynamique des ennemis naturels et de leurs proies (Mardi-ne et al., 2011; Veres et al., 2013). Il en va de même des pratiques agricoles sur les surfaces cultivées (usage), moins souvent considérées (Puech et al., 2015). L'influence du contexte paysager sur la dynamique des auxiliaires et des ravageurs des cultures est de mieux en mieux documentée (Bianchi et al., 2006; Rusch, Valantin-Morison, et al., 2012; Veres et al., 2013; Puech et al., 2015). D'une manière générale, les populations d'auxiliaires augmentent avec la complexité du paysage (Bianchi et al., 2006) et notamment la proportion d'éléments semi naturels (végétation non-cultivée, prairies permanentes, haies, bosquets), Landis et al., 2000; Ratnadass et al., 2011). Même si dans certains cas les ravageurs peuvent également profiter d'une plus grande complexité (Bianchi et al., 2006), cet argument permet d'envisager la création d'habitats pérennes dans le paysage (haies, jachères, prairies permanentes) tout en incorporant, aux échelles intra et extra parcellaires, la diversité végétale (flore adventice, flore des bords de champ). Il est cependant important de vérifier si le paysage environnant les parcelles agricoles explique le contrôle biologique au-delà de la végétation locale des bordures car les aménagements – l'échelle du paysage représentent un effort nettement plus important. En sens inverse, il faudra s'intéresser aux caractéristiques paysagères avant d'entreprendre un aménagement, de type "bande fleurie" par exemple, dans une démarche de lutte biologique par conservation. L'effet attendu de cet aménagement pourra en effet varier selon que le paysage est diversifié (hétérogène, complexe), avec une plus-value peut-être modeste, au contraire très pauvre (homogène, simple), avec un enrichissement limité aux seules espèces de prédateurs encore présentes (type généraliste), ou de complexité intermédiaire. Une synergie entre flore de bord de champ et paysage pourra donc être recherchée.

Un paysage est hétérogène (complexe), s'il est composé d'un mélange d'écosystèmes et de types d'utilisation des terres différents (Tscharntke et al., 2012). L'hétérogénéité est liée – des variations spatiales des conditions environnementales naturelles (topologie, pédologie, microclimat) et anthropiques (usage des terres). Une plus grande diversité de sol influence la répartition des espèces et augmente la diversité totale (Williams & Houseman, 2013). L'hétérogénéité du paysage est un concept clé de l'écologie du paysage. Elle permet de décrire et quantifier la structure et la composition du paysage. Les paysages sont souvent décrits en considérant les caractéristiques physiques des différentes occupations du sol (hétérogénéité "structurelle", Puech et al., 2015). La structure du paysage affecte les échanges entre



les populations et peut conduire à des extinctions locales ou au maintien des populations dans un habitat. La fragmentation du paysage et le manque de connectivité entre les patches d'habitats, en empêchant une bonne dispersion des individus, sont des facteurs qui aggravent l'extinction locale des populations (Letourneau & Dyer, 1998; Tschardt et al., 2007). Le paysage agricole se caractérise également par une dynamique où puisque les rotations culturales et les pratiques associées (notamment les traitements pesticides) redistribuent la qualité des habitats cultivés une à plusieurs fois par an. Ainsi, la dynamique spatio-temporelle des populations de ravageurs et d'auxiliaires dans le paysage agricole s'apparente à des échanges entre populations sources et puits dont les positions et les conditions sont sans cesse modifiées (Bianchi et al., 2010). Seuls certains éléments, comme les habitats semi naturels, peuvent offrir des ressources relativement stables et pérennes. Mais on manque d'informations sur les habitats et les espèces de plantes permettant, tout au long des saisons, le maintien et la multiplication des ravageurs et des auxiliaires (Bianchi et al., 2010).

Les habitats non-cultivés (semi-naturels) ont attiré l'attention des écologistes et des gestionnaires de terres agricoles comme étant les véritables de la biodiversité entre les champs (Billeter et al., 2008). Une grande partie des études réalisées portent sur les éléments semi-naturels du paysage, c'est-à-dire les haies, les boisements, les prairies, les bandes enherbées (Bianchi et al., 2006; Fahrig et al., 2011). Certaines études ont montré qu'il existe une relation positive entre l'abondance en habitats semi-naturels, la diversité de la flore et l'abondance des prédateurs naturels pouvant réguler les populations de ravageurs des cultures (Bianchi et al., 2006; Woltz et al., 2012). Les mécanismes sous-jacents sont probablement liés aux fonctions de la végétation décrites dans les chapitres précédents telles que la fourniture de ressources alimentaires, d'abris ou de sites d'hibernation par exemple (Landis et al., 2000; den Belder et al., 2002; Thies et al., 2003; Bianchi & Van der Werf, 2003). Cependant, il s'avère compliqué de mettre en évidence l'impact des éléments semi-naturels sur le contrôle des bioagresseurs des cultures car de nombreux facteurs co-varient à l'échelle du paysage. De plus, pour beaucoup d'auteurs, la mesure de l'hétérogénéité du paysage se résume au pourcentage d'éléments semi-naturels dans le paysage (Gagic et al., 2011; Woltz et al., 2012), en considérant que plus il augmente, plus le paysage se complexifie. Or un paysage de prairies de pâtures faiblement bocagères est très riche en éléments semi-naturels mais absolument pas hétérogène. La complexité du paysage est finalement corrélée à la diversité végétale à grande échelle et peut avoir les mêmes effets bénéfiques, en favorisant les auxiliaires et/ou le service de régulation des ravageurs ou à l'inverse, néfastes, en favorisant les ravageurs (Bianchi et al., 2006; Zaller et al., 2008b; Rusch et al., 2010; Veres et al., 2013).

L'influence de la proportion d'une culture cible ou des terres arables dans le paysage sur les ravageurs a largement été étudiée (Veres et al., 2013). Comme évoqué précédemment (partie 2 paragraphe 2.1), d'après la théorie de concentration des ressources, on peut s'attendre à ce que les insectes phytophages se trouvent



notamment dans des patches de grande taille, habitat de leur plante hôte (Root, 1973). Dans ce cas, une forte proportion de culture hôte dans le paysage favoriserait la prolifération des ravageurs. Plusieurs études ont permis d'observer effectivement une augmentation de l'abondance des ravageurs en lien avec la proportion d'aire cultivée (Freier et al., 2007), mais certains ravageurs réagissent négativement à ce paramètre suggérant plutôt un effet de dilution (Zaller et al., 2008b). La première tendance pourrait suggérer que pour de nombreux ravageurs, les champs cultivés sont les sources principales des populations habitant le paysage agricole (Bianchi et al., 2006). Du point de vue de la régulation naturelle, la concentration des ravageurs sur les cultures hôtes implique de considérer aussi les capacités d'agrégation des prédateurs, qui varient notamment avec leurs préférences alimentaires et leurs capacités de détection – distance (Bianchi et al., 2010).

D'autres indicateurs liés aux cultures ont été utilisés pour caractériser le paysage agricole comme des indices d'isolement des champs de la culture hôte des ravageurs (Zaller et al., 2008a; b), ou des indices mesurant la proximité du champ étudié – des espaces semi-naturels (Thies & Tschamtké, 2010). Dans certaines études, les longueurs d'interface entre les différentes occupations du sol (Dufloy et al., 2014) et la proximité entre les taches d'habitats (Rusch et al., 2011) ont aussi été calculées. Enfin, le paysage peut être caractérisé en se focalisant sur les distances séparant les populations de ravageurs et d'ennemis naturels. Par une approche de modélisation, Bianchi et al. (2010) montrent par exemple comment cet éloignement, combiné – deux traits de vie des prédateurs (distance de dispersion et capacité – s'aggraver sur les populations de ravageurs les plus denses), peut générer des situations contrastées pour le contrôle biologique par conservation et particulièrement en début de saison culturale, quand le levier de régulation est le plus puissant (Landis & Werf, 1997).

Une partie de ce travail de thèse consiste – étudier l'effet du contexte paysager autour d'un point d'échantillonnage donné dans ce paysage (buffer). L'hypothèse est donc que le paysage peut fortement influencer les populations mais – des échelles différentes : locales (végétation de bordure et pratiques agricoles) ou plus larges (paysage). Les espèces répondent différemment – leur environnement et fonctionnent – des échelles spatiales et temporelles différentes, ceci étant dû – leurs traits de vie (Tschamtké et al., 2005; Bianchi et al., 2010). La capacité de dispersion, la taille de l'individu, le niveau trophique, la durée de vie, le degré de spécialisation vis-à-vis de l'habitat sont des facteurs permettant d'expliquer les réponses de ces espèces aux différentes échelles paysagères. On considère que, de manière générale, les espèces appartenant – des niveaux trophiques supérieurs exploitent des ressources – des échelles paysagères plus grandes. Elles seraient donc moins sensibles aux conditions locales car elles pourraient se déplacer sur de plus grandes distances (Holt, 1996; Thies et al., 2005). De plus, les prédateurs généralistes répondraient souvent – des échelles paysagères plus grandes que les spécialistes (Chaplin-Kramer et al., 2011). Chez les insectes, la dispersion est l'apanage des adultes. La distance de dispersion est par exemple tributaire du mode de déplacement (il y a des marcheurs – tels de nombreux



carabes versus 'voiliers' tels les syrphes aphidiphages) et augmente généralement avec la taille spécifique, modulant l'échelle de sensibilité aux caractéristiques du paysage (Tscharntke et al., 2005). Ainsi, les parasitoïdes, et notamment les plus spécialistes, mais aussi certains petits prédateurs peu mobiles seraient fréquemment davantage sensibles à la fragmentation du paysage que leurs hôtes (Zabel & Tscharntke, 1998; Kruess & Tscharntke, 2000; Cronin, 2004). Ce phénomène résulterait de leurs capacités de dispersion très modestes. Il peut être difficile de généraliser pour un groupe d'ennemis naturels donnant tant les distances de dispersion peuvent varier d'une espèce à l'autre (Bianchi et al., 2010).

Les relations entre paysage et arthropodes étant très complexes, les études se sont souvent concentrées sur un couple ravageur / ennemi naturel (Thies & Tscharntke, 2010; Rusch, Suchail, et al., 2012). Dans les revues bibliographiques récentes (Veres et al., 2013; Schellhorn et al., 2015), il a été mis en avant un manque d'études prenant en compte le complexe de ravageurs dans son ensemble ou ciblant plusieurs cultures. De nombreuses études ont été réalisées concernant l'impact du paysage sur les auxiliaires (abondance, diversité), mais comme pour les effets de la végétation (partie 3 de l'introduction), l'impact sur les ravageurs et surtout leurs dégâts est moins documenté. Par exemple, dans leur revue, Bianchi et al. (2006) recensent 28 études portant sur la relation entre insectes des cultures et paysage mais seulement une dizaine traitant du ravageur. De plus, une plus forte diversité (complexité du paysage, augmentation du nombre d'espèces végétales) n'induit pas forcément une diminution du nombre de ravageurs. Dans certains cas, les populations de ravageurs se trouvent également favorisées (Thies et al., 2005; Josso et al., 2013). Mais les causalités sont toujours difficiles à établir et on ne peut exclure une combinaison d'effets directs (ravageurs tirant profit du paysage) et d'effets indirects via la régulation naturelle (prédateurs défavorisés).

La dynamique spatiale des auxiliaires et des ravageurs diffère en termes d'adaptation à l'environnement agricole dynamique (par exemple, leur capacité à utiliser les habitats périphériques) et aux caractéristiques (composition, organisation, usages) des paysages agricoles. Ce qui constitue un corridor pour les espèces auxiliaires (habitats semi-naturels) peut constituer un obstacle pour les organismes nuisibles. Identifier ces barrières pour les ravageurs ou couloirs pour leurs ennemis naturels peut être un moyen très intéressant de renforcer la lutte biologique par conservation (Keitt et al., 1997). Les pratiques de protection des cultures (voir partie 6) peuvent être préjudiciables pour les ravageurs et les ennemis naturels et sont donc un déterminant majeur de l'adaptation locale des populations. Ces pratiques affectent l'abondance de la population à de plus grandes échelles spatiales (Ricci et al., 2008). Il est donc important d'intégrer les échelles locales (végétation de bords de champ, pratiques agricoles) dans les études concernant le paysage afin d'appréhender dans sa globalité le service de régulation (Cronin & Reeve, 2005).



6. Pratiques agricoles versus paysage et végétation non-cultivée : rôle dans le contrôle biologique des ravageurs

Comme détaillé précédemment, afin d'étudier les arthropodes des cultures, le paysage environnant les parcelles agricoles a souvent été pris en compte contrairement à la végétation des bordures (souvent incluse dans les habitats semi-naturels dans les études de paysage). Dernièrement, les pratiques agricoles ont également été incorporées dans les études paysagères (Rusch et al., 2011; Puech et al., 2015). Les trois facteurs jouent évidemment un rôle dans la régulation des ravageurs (Figure I.4).

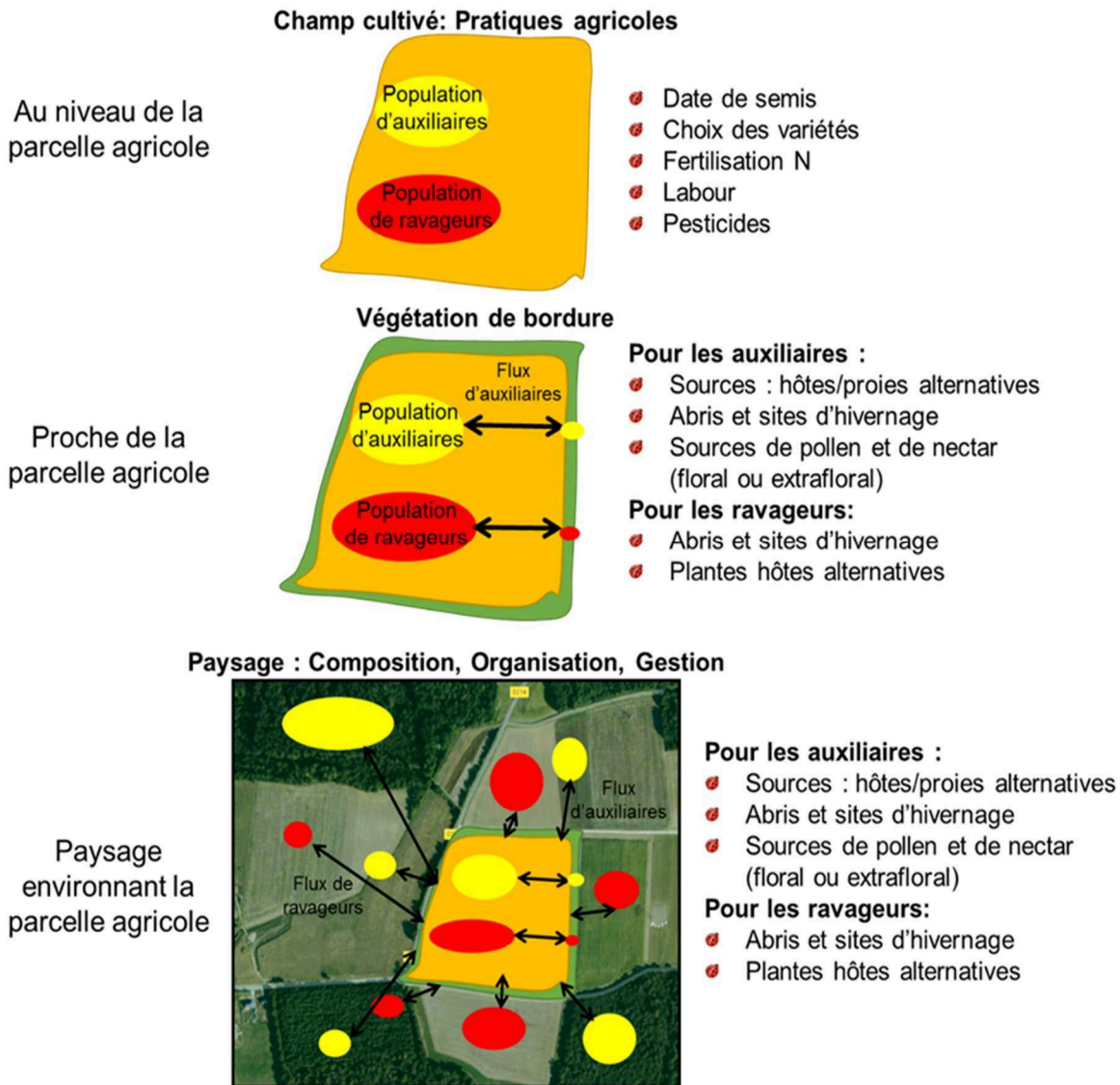


Figure I.4 : Facteurs de variation du service de régulation des ravageurs à différentes échelles

Les terres arables sont soumises à des perturbations importantes causées par les pratiques agricoles. Dans cette partie, les exemples utilisés et les pratiques décrites viendront essentiellement d'études sur les cultures annuelles car notre étude a été réalisée sur le colza et le blé.



Le travail du sol peut avoir un impact important sur les organismes vivants dans le sol ou sa surface (Stinner et al., 1988; McLaughlin & Mineau, 1995; Titi, 2003). La profondeur du labour, sa fréquence et son positionnement dans l'année influencent les ennemis naturels des ravageurs des cultures. Une réduction de l'intensité du labour permet la création d'un environnement plus stable, et de ce fait le développement de communautés plus diverses et d'abondances plus importantes (Altieri, 1999; Kendall, 2002). Les effets sont variables d'une espèce à l'autre suivant leurs besoins écologiques et leurs modes de vie. Les espèces se développant au sol et/ou avec un stade larvaire ou pupal se faisant dans le sol de la parcelle sont de fait plus sensibles au travail du sol (Kendall, 2002). Le travail du sol induit i) des effets directs sur les ennemis naturels en raison de dommages mécaniques, d'une plus grande exposition à la prédation, ou de la migration des arthropodes vers les habitats adjacents, ii) des effets indirects sur les prédateurs arthropodes par la modification de la qualité de l'habitat, la suppression de sites pour la reproduction ou la diminution de la densité des proies. Les effets du labour ont été étudiés sur les populations de carabes, et les labours de printemps se sont révélés destructeurs pour ces arthropodes (Holland & Reynolds, 2003). Les effets du travail du sol après récolte sur les populations de parasitoïdes ont été étudiés principalement dans le cas du colza. Nilsson (1985) a montré que le travail du sol affecte fortement les taux de survie et d'émergence des parasitoïdes de mligthes qui hivernent dans le sol et a donc un effet indirect sur les taux de parasitisme des ravageurs de colza de l'année suivante.

De nombreuses études ont montré l'effet négatif des insecticides sur les prédateurs et parasitoïdes des ravageurs des cultures (Koss et al., 2005; Tietjen & Cady, 2007). Ces produits peuvent affecter directement les fonctions biologiques des arthropodes ou les affecter indirectement en réduisant drastiquement leurs ressources. Ulber & Klukowski (2010) ont montré que de nombreuses espèces de parasitoïdes des ravageurs du colza sont directement touchées par la pulvérisation d'insecticides au moment de la floraison, mais aussi par les insecticides appliqués contre le puceron du blé l'année précédente. L'impact de ces traitements sur le comportement et les capacités de recolonisation des arthropodes utiles a été étudié. Salerno et al. (2002) ont montré des changements dans le comportement des parasitoïdes causés par des insecticides qui pourraient influencer sur leur capacité de recherche de nourriture et, in fine, sur les taux de parasitisme. Desneux et al. (2006) ont signalé des réductions de la capacité de recolonisation des parasitoïdes adultes de cultures ayant été traités par rapport à des parasitoïdes non traités. Diverses études ont également démontré un effet négatif indirect des applications d'herbicides sur les populations d'invertébrés due à la destruction des adventices et donc des ressources qu'elles fournissent (Brooks et al., 2003; Heard et al., 2006). Bien entendu, les programmes de traitement associent souvent ces différents types de pesticides (insecticides, herbicides, fongicides etc.), ce qui provoque très probablement des effets synergiques bien pires. L'utilisation de ces pesticides réduit les possibilités de lutte biologique contre les ravageurs dans les agroécosystèmes dans toute l'Europe, où l'intensification agricole a été promue depuis plusieurs décennies (Geiger et al., 2010).



La fertilisation azotée a également un effet sur les ravageurs et sur les auxiliaires (Rusch et al., 2010). La résistance des plantes aux insectes ravageurs varie avec l'âge, le stade de croissance et la physiologie de la plante (Altieri & Nicholls, 2004). La fertilisation azotée, en affectant les performances des plantes, peut donc jouer un rôle important dans la dynamique et les densités des populations ravageurs. Les plantes stressées peuvent être plus sensibles aux attaques des ravageurs des cultures. Une autre hypothèse met en avant le fait que de nombreux ravageurs se nourrissent préférentiellement sur des plantes vigoureuses, car elles fournissent une meilleure source de nourriture (Price, 1991). Ces deux approches sont antagonistes et aucune tendance générale n'émerge de la littérature. Selon Pimentel & Warneke (1989), les variations dans les réponses des populations d'organismes nuisibles – la fertilisation azotée peuvent être expliquées par des différences dans le comportement alimentaire des ravageurs. En général, la fertilisation azotée semble favoriser les insectes ravageurs des cultures (Scriber, 1984; Waring & Cobb, 1992). Ce phénomène est bien connu chez les pucerons par exemple (Honek, 1992). Des études récentes ont mis l'accent sur l'effet de la fertilisation sur les ennemis naturels. Sarfraz et al. (2009) ont étudié l'effet de la fertilisation du colza sur le ravageur *Plutella xylostella* et son parasitoïde *Diadegma insulare*. Ils ont montré que *D. insulare* était plus performant sur les plantes cultivées avec des niveaux d'engrais élevés, et que la proportion du ravageur échappant au contrôle par *D. insulare* était plus élevée sur les plantes à faible teneur en engrais.

Les pratiques agricoles sont souvent considérées comme un facteur local influençant les populations d'auxiliaires et de ravageurs des cultures ainsi que les dégâts causés par ces ravageurs (Ricci et al., 2008; Josso et al., 2013). Cependant l'intensité de l'utilisation agricole aux alentours peut aussi influencer la dynamique spatiale des populations à l'échelle du paysage (Billeter et al., 2008). Comme la végétation, les pratiques agricoles ont en même temps une dimension locale agissant à petite échelle sur la régulation des ravageurs et une dimension paysagère qui est par contre plus difficile à évaluer.



7. Problématique de la thèse

7.1. Objectifs et questions de recherche

La compréhension des mécanismes du service écosystémique de régulation des bioagresseurs (Figure I.3) dans les agroécosystèmes peut permettre le développement de systèmes de production agricoles économes en produits phytosanitaires. Dans le cas des insectes ravageurs et de leurs auxiliaires arthropodes, prédateurs et parasitoïdes, le niveau de régulation au champ dépend des interactions trophiques entre populations végétales et animales, des pratiques agricoles à l'échelle parcellaire et du contexte paysager. Cette thèse est centrée sur la contribution de la végétation de bordure de parcelles agricoles à la régulation des insectes ravageurs, mais elle considère également les pratiques agricoles à l'échelle parcellaire et l'occupation des sols, notamment les habitats semi-naturels à l'échelle paysagère (Figure I.5).

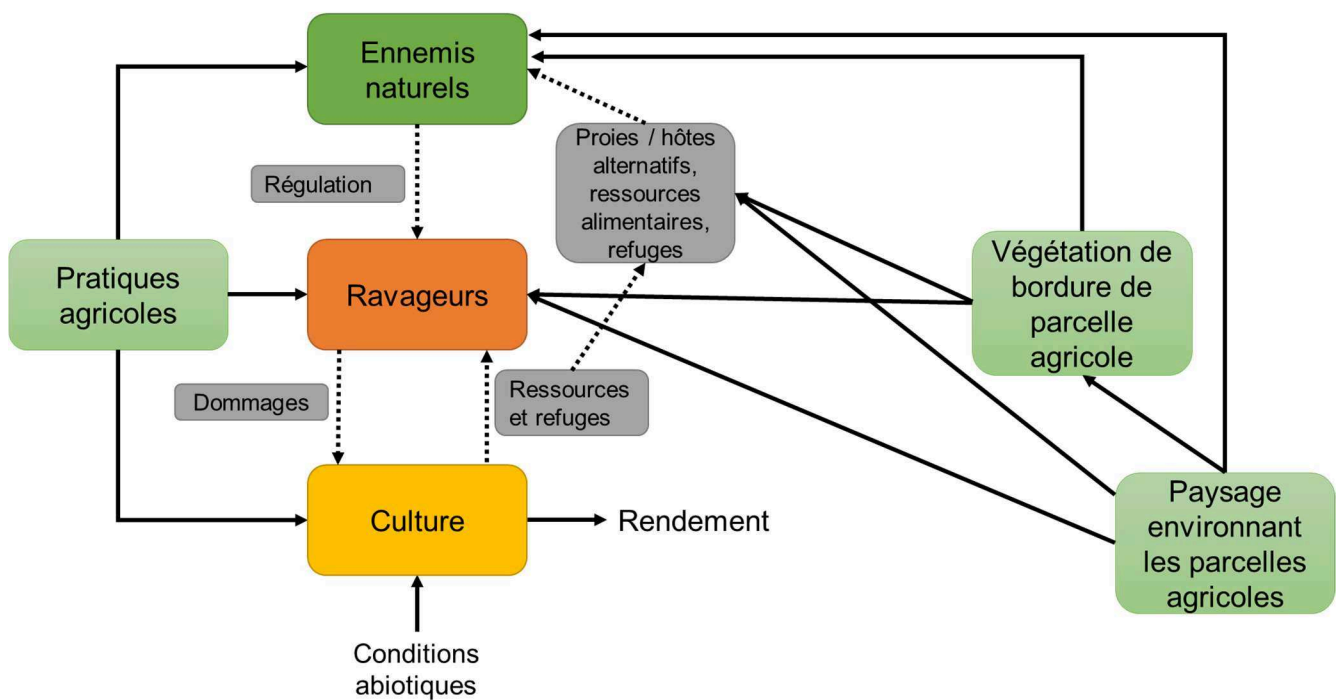


Figure I.5 : Les différents facteurs des agroécosystèmes influençant le service écosystémique de régulation. Les effets de la végétation de bordure de parcelles agricoles, du paysage environnant et des pratiques agricoles sur les éléments de la chaîne trophique sont représentés par des flèches pleines. Les interactions entre les différents niveaux trophiques sont représentées par des flèches en pointillés. (Adapté de Gurr et al., 2003).



La thèse vise à expliciter le rôle de la végétation des bords de champ pour alimenter l'ingénierie agroécologique (l'approche bandes fleuries). Elle se fixe pour objectif de mettre en relation la composition floristique des habitats semi-naturels, principalement les bordures de parcelles, et la régulation des principaux insectes ravageurs dans les cultures de colza et de blé (Annexe 2). Elle vise à identifier les espèces végétales et les traits fonctionnels sous-jacents qui sont susceptibles d'améliorer ce service écosystémique. L'effet de la végétation de bordure, des caractéristiques du paysage et des pratiques agricoles sur le service de régulation des ravageurs est analysé par une double approche, corrélatrice et factorielle. Les expérimentations s'appuient sur des campagnes de relevés botaniques (flore spontanée) et entomologiques dans des champs, sur des relevés d'occupation des sols dans le paysage entourant les parcelles agricoles, sur des enquêtes agronomiques, ainsi que sur la mise en place de tests de mûlanges d'espèces tests le long des cultures (bandes fleuries, bandes enherbées).

Dans cette étude nous sommes partis du constat que les populations de ravageurs et d'ennemis naturels étaient influencées par différents facteurs (variables) opérant à différentes échelles de l'agroécosystème, allant de la parcelle au paysage environnant. Nous avons fait l'hypothèse que la prise en compte de la végétation de bordure spontanée (très peu étudiée jusqu'à présent), en plus des pratiques et du paysage environnant (éléments semi-naturels et cultivés) permettait de mieux quantifier et comprendre le service écosystémique de régulation des ravageurs des cultures. Pour appuyer cette hypothèse, nous avons dans un premier temps adopté une démarche intégrative permettant d'analyser conjointement toutes les variables (flore, paysage, pratiques) qui pourraient expliquer au sein des parcelles les variations d'abondance de ravageurs, d'ennemis naturels, de dégâts et de parasitisme. La prise en compte simultanée de ces différentes variables de réponse constitue une originalité forte du travail, permettant d'aller jusqu'à la finalité agronomique. Ce travail a été par la suite totalement orienté vers la végétation (spontanée et semée) des bordures de parcelles agricoles afin d'évaluer son influence locale sur les populations d'insectes (ravageurs, auxiliaires), leurs interactions (taux de parasitisme) et les dégâts des ravageurs infligés aux cultures. L'étude a été menée sur des parcelles de blé et de colza et à chaque fois sur les ravageurs majoritaires. La comparaison de ces deux cultures avait pour but de différencier des processus spécifiques d'autre plus généraux, qui pourraient permettre d'aboutir à des préconisations pour la gestion des agroécosystèmes moins dépendantes du type de culture. Pour étudier l'impact de la végétation sur la régulation des ravageurs, nous avons dans un second temps cherché à étudier si cette végétation avait une influence sur les ravageurs et les auxiliaires des cultures et quels étaient les groupes fonctionnels et/ou espèces qui influençaient la régulation des ravageurs des cultures de colza et de blé. Ensuite, afin de démontrer qu'il existait bien des déplacements d'ennemis naturels entre bordures et parcelles, associés aux différents types de ressources offertes, nous avons élaboré une méthode de marquage des parasitoïdes en laboratoire permettant de les suivre en parcelles agricoles. Enfin, nous avons testé si l'implantation des espèces végétales augmentant l'approvisionnement en ressources florales permettait d'améliorer la régulation des ravageurs dans les



cultures adjacentes. Pour cela différents couverts végétaux en bordures de parcelles agricoles ont été comparés : bandes fleuries, bandes enherbées (semées de graminées) et végétation spontanée s'installant à partir de la banque de graines.

Les questions posées dans le cadre de ce travail sont les suivantes :

Question 1 : Quelles sont les contributions respectives de la flore, du paysage et des pratiques pour le service de régulation biologique ?

(Chapitre 2)

- Y Nous sommes partis du constat que les populations de ravageurs et d'ennemis naturels étaient influencées par différents facteurs (variables) opérant à différentes échelles de l'agrocosystème (de la parcelle au paysage environnant). Le but de cette partie est d'analyser les facteurs pouvant influencer le service écosystémique de régulation des ravageurs des cultures. Nous avons adopté une démarche intégrative permettant d'analyser conjointement toutes les variables (flore, paysage, pratiques) qui pourraient expliquer au sein des parcelles les variations d'abondance de ravageurs et d'ennemis naturels.
- Y L'originalité de ce chapitre repose sur la prise en compte simultanée de ces différentes variables (échelles différentes), permettant d'aller jusqu'à la finalité agronomique.
- Y Nous faisons l'hypothèse que la prise en compte de la végétation spontanée de bordure (très peu étudiée jusqu'à présent), en plus des pratiques et du paysage environnant permettrait de mieux quantifier et comprendre le service écosystémique de régulation des ravageurs des cultures.
- Y L'enjeu est d'identifier les facteurs qui influencent le service de régulation à l'échelle de l'agrocosystème (ici dans un rayon de 1km autour des parcelles).

Question 2 : Quels sont les espèces végétales et/ou les groupes fonctionnels qui influencent la régulation des phytophages des cultures ?

(Chapitre 3)

- Y Le but de cette partie est de mesurer l'effet de la végétation herbacée spontanée constituant les bordures de parcelles agricoles de blé et de colza sur les populations d'insectes (ravageurs et ennemis naturels), les taux de parasitisme et les dommages causés par les ravageurs des cultures. La diversité de la végétation, les ressources en nectar et pollen (plantes entomophiles en fleurs) et les couverts en plantes de la même famille que la culture suivie (Brassicaceae, Poaceae) ont été corrélés aux insectes observés dans les parcelles adjacentes (à 5 mètres et 50 mètres dans la culture).
- Y L'originalité de ce chapitre repose sur le fait de travailler directement sur les ressources présentes dans l'environnement parcellaire sans modifier le milieu et de regarder si ces bordures influencent les populations présentes dans la culture et pas seulement dans la bordure comme souvent étudié.



- Y Nous testons l'hypothèse qu'une communauté végétale en bordure présentant plus de ressources complémentaires et une diversité plus importante favorise les auxiliaires et la régulation des ravageurs des cultures.
- Y L'enjeu est d'identifier les groupes fonctionnels, voire les espèces végétales, qui améliorent le service de régulation des ravageurs.

Question 3 : Comment peut-on montrer que les ennemis naturels prospectant dans le champ cultivé utilisent la flore non-cultivée de bordure comme ressource alimentaire ? (Chapitre 4)

- Y Une végétation de bordure riche en ressources alimentaires peut attirer les ennemis naturels des ravageurs. Un effet 'spillover' vers la culture est alors espéré pour réguler naturellement les ravageurs. Mais ce mécanisme impliquant une phase d'alimentation dans la bordure suivie de la colonisation du champ n'est jamais vraiment mis en évidence. Ce chapitre a pour objectif de démontrer le rôle clé de la végétation spontanée de bord de champ, à travers cette fonction de nutrition, en révélant expérimentalement le mécanisme sous-jacent. Pour ce faire, une méthode de détection des parasitoïdes s'alimentant alimentaires dans la bordure a été mise au point et testée. Elle repose sur une méthode de marquage (^{13}C) de plantes. Ce dispositif a été déployé et évalué sur le terrain, en bordure d'un champ de colza.
- Y L'originalité de ce chapitre repose sur le fait de marquer directement les ressources alimentaires végétales sur lesquelles vont se nourrir les parasitoïdes et d'ensuite capturer les parasitoïdes pour tester s'ils ont ou pas acquis le marquage.
- Y Nous testons l'hypothèse que les parasitoïdes viennent s'alimenter sur les plantes des bordures (par exemple sur le nectar extrafloral de certaines plantes) pour obtenir des réserves énergétiques qu'ils mobilisent pour leur activité parasitaire (ici sur pucerons) dans les parcelles.
- Y L'enjeu est de mettre au point une méthode de marquage pour détecter les parasitoïdes s'alimentant alimentaires sur certaines plantes dans les agrosystèmes.

Question 4 : Peut-on améliorer le contrôle des phytophages des cultures par l'implantation d'une bande fleurie optimisée pour la production des ressources florales (durée, quantité) ? (Chapitre 5)

- Y Le but de cette partie est de tester si une bande fleurie, optimisée pour la production de ressources florales (quantité de nectar et de pollen importante et accessible sur un temps long), semées le long des cultures de blé et de colza favorise le service de régulation par rapport à une bande enherbée souvent semée pour protéger les eaux des rejets agricoles et à la végétation spontanée (témoins).
- Y Outre les critères de constitution du mélange fleuri, l'originalité de ce chapitre repose sur le fait de tester ces bandes sur deux ans, par rapport à de la



végétation spontanée et des bandes enherbées, de suivre les ennemis naturels – la fois en bordure et dans les parcelles agricoles et d’analyser leur effet sur les ravageurs des cultures et leurs dégâts.

- Y Nous testons l’hypothèse que l’implantation d’une bande fleurie améliore la régulation des ravageurs des cultures car elle augmente l’abondance des ennemis naturels en bordure et – l’intérieur des cultures.
- Y L’enjeu est de mettre au point une bande diversifiée et pérenne (quelques années de vie) pour intensifier le service de régulation des ravageurs.

7.2. Organisation du manuscrit

Le manuscrit est organisé en cinq parties, structurées en chapitres. Les chapitres 2, 3, 4 et 5 sont rédigés en anglais car ils sont soumis, publiés ou vont être soumis pour publication dans des revues scientifiques.

Le chapitre 1 détaille les sites d’étude, la végétation et les insectes suivis durant les 3 années d’étude.

Le chapitre 2 est une approche intégrative des facteurs pouvant influencer le service de régulation des ravageurs, qui prend en compte la végétation des bordures, le paysage environnant les parcelles agricoles, les pratiques agricoles locales et les abondances des insectes observés au champ. Cette approche se base sur les données de 2014 et 2015 relevées dans les parcelles de colza. Cet article sera soumis après amélioration de celui-ci, le but étant de soumettre un article plus général incluant aussi les données blé de 2014 et 2015.

Le chapitre 3 porte sur les effets de la flore spontanée des bords de champ sur le service de régulation. Il prend en compte les données de 2014 et 2015 relevées dans les parcelles de colza (+ 2013) et de blé. Ce chapitre a été soumis – Journal of Applied Ecology en juillet 2016. L’article a été refusé en octobre 2016 avec invitation pour ressoumission d’une version profondément améliorée sous 4 mois.

Le chapitre 4 décrit une approche méthodologique. Un protocole de marquage est testé et validé afin de tracer le déplacement des auxiliaires entre la bordure et une parcelle de colza en 2014. L’article est en cours de publication (sous presse) dans Entomologia Experimentalis et Applicata.

Le chapitre 5 porte sur la manipulation de la végétation des bordures favorisant le service de régulation. Les effets de ces bandes fleuries sur les populations d’insectes dans les champs sont comparés aux effets de bandes enherbées et de végétation spontanée dans des cultures de colza en 2014 et de blé en 2015. La soumission est prévue pour octobre 2016.

Enfin, une discussion générale permet de synthétiser tous les résultats acquis durant ces 3 ans, de les mettre en lien avec la littérature existante afin de répondre aux questions posées dans la problématique de cette thèse. Les perspectives de



recherche et des propositions d'aménagement et de gestion des agrosystèmes seront discutées.

7.3. Cadre institutionnel et financement

Ce travail de thèse a été mené à Agrocampus Ouest Centre d'Angers, au sein de l'unité mixte de recherche IGEPP (Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes) et de l'équipe EGI (Ecologie et Génétique des Insectes). Les recherches de cette équipe basées sur Rennes et Angers sont centrées sur les insectes ravageurs des cultures et la nécessité de trouver des stratégies de contrôle pour limiter les pullulations de populations et la transmission aux plantes de virus dont ils sont d'importants vecteurs. L'équipe EGI développe des recherches sur les ravageurs attaquant les grandes cultures et les plantes maraîchères ainsi que sur leurs ennemis naturels pour comprendre comment i) ils évoluent en réponse à des changements anthropiques, ii) ils interagissent avec les facteurs biotiques/abiotiques et iii) ils participent aux réseaux trophiques. L'équipe EGI contribue aussi à l'élaboration de stratégies de lutte durables basées sur des outils d'aide à la décision et la gestion intégrée des ravageurs des cultures.

La thèse a été cofinancée par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) dans le cadre du projet Peerless et par la Chaire Ecole-Entreprises d'Agriculture Ecologiquement Intensive (AEI).

La problématique de cette thèse s'inscrit dans le projet Predictive Ecological Engineering for Landscape Ecosystem Services and Sustainability (PEERLESS, 2013-2017) qui s'intéresse au service de régulation des bioagresseurs par les auxiliaires naturellement présents dans les cultures afin de diminuer la dépendance de nos systèmes de production aux pesticides. Le projet PEERLESS a trois objectifs : i) identifier les systèmes de culture et les caractéristiques de paysage dans lesquels la biodiversité fonctionnelle renforce la productivité des cultures, ii) identifier les mécanismes écologiques associés à l'hétérogénéité spatio-temporelle de densité de populations de ravageurs et d'auxiliaires et iii) proposer des déploiements viables de systèmes de culture et d'aménagements d'habitat semi-naturel dans des paysages agricoles explicites à partir de simulation de scénarii.

De plus, la thèse s'inscrit dans un projet de recherche de la chaire AEI qui est un partenariat entre 3 coopératives agricoles (Agrial, Terrena, Triskalia) et 3 grandes écoles (Agrocampus Ouest, ESA, Oniris) de l'Ouest. La chaire AEI veut produire des connaissances utiles à l'agriculture écologiquement intensive (AEI) et contribuer à leur diffusion. L'ambition de celle-ci est de permettre aux agriculteurs et aux entreprises d'intégrer positivement l'environnement et l'écologie comme véritables leviers de compétitivité et de création de valeur.





CHAPITRE 1



CHAPITRE 1 : Présentation des sites d'étude, description de la flore des bords de champs, des cultures et des arthropodes suivis

1. Zone et sites d'étude

Les différents suivis ont été essentiellement effectués dans le département du Maine-et-Loire (49), quelques parcelles complétant le dispositif en Ile-et-Vilaine (35) pour l'expérimentation sur les bandes fleuries (Figure 1.1).

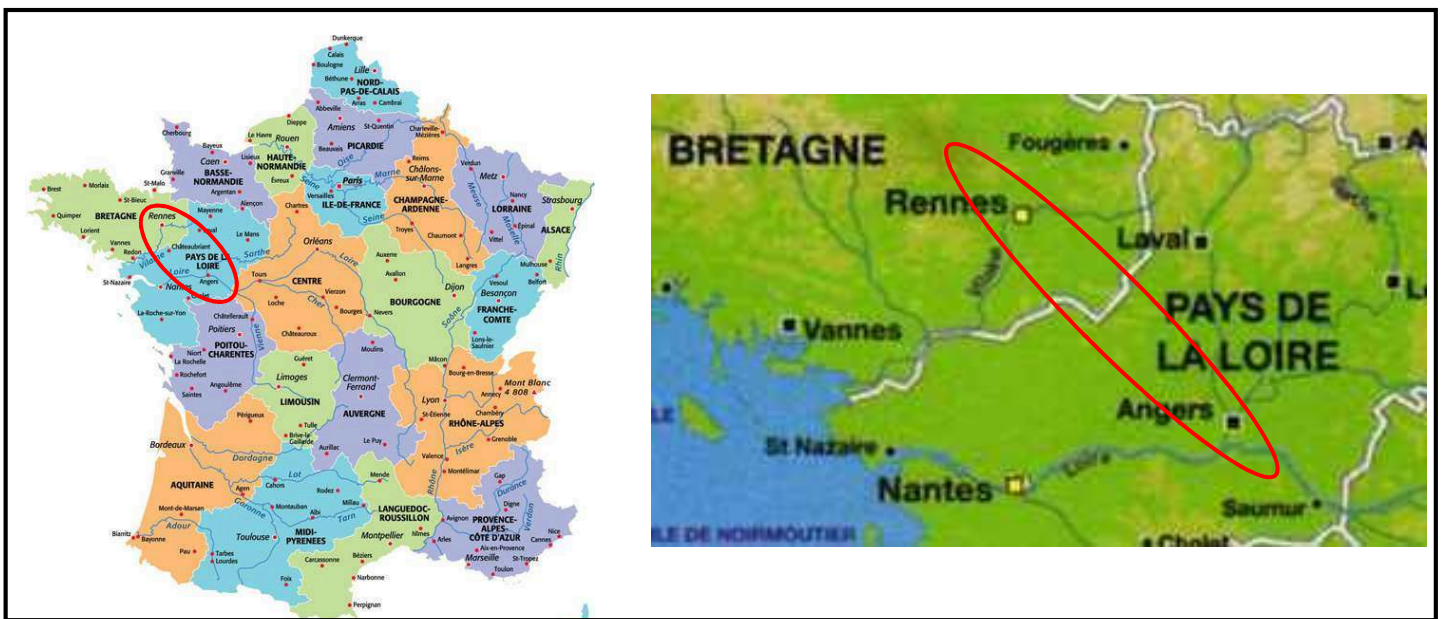


Figure 1.1 : La zone d'étude

Caractéristiques générales de la zone d'étude :

Les parcelles dans le Maine-et-Loire se trouvent le long d'un axe Nord-Ouest / Sud-Est, d'environ 80km de long, entre les communes de Combrée (Nord-Ouest d'Angers) et Doué-La-fontaine (Sud-Est d'Angers). Les parcelles en Ile-et-Vilaine sont situées autour des communes de Landujan (Nord-Ouest de Rennes) et Bain-de-Bretagne (Sud de Rennes), distantes d'une cinquantaine de kilomètres.

Le climat est une transition entre un climat océanique doux venant de l'Atlantique et un climat plus tempéré venant des terres à l'est. A Angers, les précipitations sont globalement inférieures à 700mm par an, la température moyenne annuelle se situe autour de 12°C et l'ensoleillement est d'environ 1800 heures par an. La géologie de la zone comprend deux sous-sols, le Maine-et-Loire se trouvant, entre un point de rencontre entre les sous-sols du Massif armoricain et ceux du Bassin parisien. À l'ouest un sous-sol de schistes et de granites, épais et souvent imperméable aux infiltrations



des eaux, formant ainsi des nappes phréatiques faibles, fortement sensible à une sécheresse en été. À l'est, où le calcaire domine, les eaux s'infiltrent plus facilement, formant de vastes réserves souterraines.

Le climat doux et la grande diversité des sols de l'Anjou permet une grande variété de productions agricoles, végétales et animales. 70% de la surface du Maine et Loire est d'ailleurs consacrée à l'agriculture, les bois occupant 16% et les surfaces artificialisées 11% du territoire (Agreste, 2016). Le département se caractérise par la forte proportion des exploitations orientées vers les cultures dites 'spécialisées' (horticulture, arboriculture, viticulture, maraîchage et semences) et/ou des filières spécifiques telles que les plantes à parfum, aromatiques et médicinales par exemple. La production animale est également très implantée en Maine et Loire, où elle concerne près d'une exploitation sur deux et apparaît diversifiée (lait, bovins et veaux, volailles, ovins, porcins, etc.) (Agreste, 2016). L'agriculture biologique progresse fortement et représentait 6% de la SAU (Surface Agricole Utile) en 2014 (ORAB, 2015), avec une orientation marquée vers le végétal spécialisé (11% de la sole en bio) dont le vignoble (10% des surfaces en bio) ainsi que vers les cultures fourragères (7% des surfaces en bio). Un quart des surfaces en bio sont consacrées aux grandes cultures mais elles ne constituent que 3.1% de la surface totale dédiée à ces cultures dans le département (donc 96.9% en conventionnel).

Parcelles d'étude :

Nous avons travaillé entre 2014 et 2015 sur 72 parcelles (blé et colza confondus) et la bordure spontanée de 64 d'entre elles (32 en blé et 32 en colza), sans aucune transformation (chapitre 2, 3, 4). Huit parcelles (5 parcelles autour d'Angers et 3 autour de Rennes, ont vu leur bordure aménagée en 2014 pour implanter une bande semée maintenue sur 2 années, le long d'un colza en 2014 puis du blé suivant en 2015 (chapitre 5). Une de ces parcelles n'était plus disponible en 2015.

La prospection des parcelles a été réalisée en automne et hiver 2013/2014, au début de la thèse, afin de trouver des agriculteurs prévoyant une culture du blé et/ou de colza, étant d'accord pour nous permettre d'accéder à leurs parcelles, et motivés pour répondre chaque année à un questionnaire concernant leurs pratiques agricoles (Annexe III). De plus, huit agriculteurs ont accepté de travailler le sol et de préparer le lit de semences pour l'implantation des bandes semées le long de leurs champs.

Typologie des sites d'étude :

Les 64 parcelles de blé et de colza du Maine et Loire ayant accueilli nos travaux peuvent être typées par site d'étude, en fonction des caractéristiques de leurs paysages, cartographiés dans un rayon de 1km en 2014 et en 2015 puis digitalisés sous QGIS (version 2.2). Les occupations du sol ont été renseignées par observation directe sur le terrain avec le plus de précision possible (exemple Figure 1.2), en différenciant toutes les cultures notamment, puis regroupées par grande catégorie (Tableau 1.1).



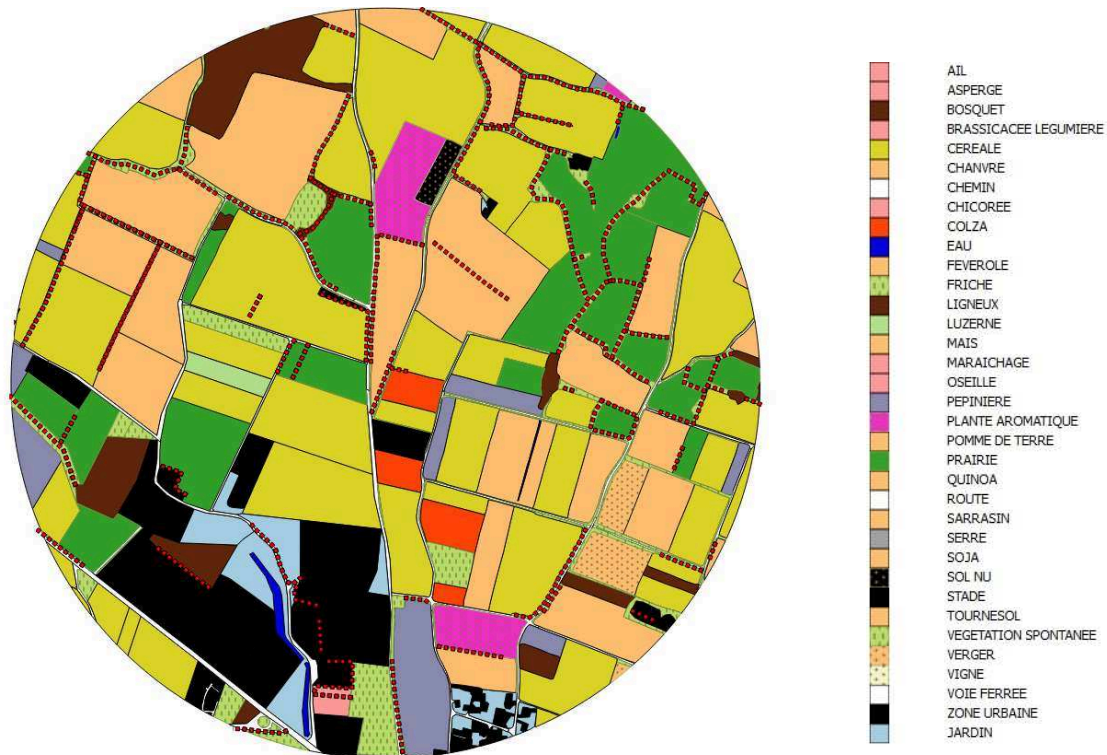


Figure 1.2 : Cartographie de l'occupation du sol pour une parcelle de colza du site de Doullé en 2015. Le buffer fait 1km de rayon.

Tableau 1.1 : répartition (%) des types principaux d'occupation du sol dans un rayon de 1km (relevés 2014 ou 2015) autour des parcelles étudiées en Maine et Loire, par site d'étude. Valeurs moyennes (ou l'étendue si les valeurs sont très variables) estimées sur une ou plusieurs parcelles. La position géographique (Pos. géo) indicative est donnée relativement à celle du château d'Angers.

Site	Pos. géo.	Cultures d'hiver	Cultures de printemps	Prairies	Bois	Vegetation spontanée	Zones urbaines	Linéaire Haies 10 ³ m/m ²	Indice de Shannon
Andigné	28km NO	22.1	7.3	36.3	12.7	5.1	5.4	4.2	1.76
Bouchemaine	9km SO	25.8	2.4	40.4	11.6	5.6	5.2	8.5	1.55
Bourgneux	32km SE	41.3	37.6	3.7	1.5	4.0	4.0	1.4	1.46
Combré	46km NO	39.9%	20.4	22.5	2.9	2.7	4	3.7	1.57
Doullé	37km SE	29.7	13.2	15.2	3.9	7.8	1.2 - 28.6	4.0	1.68
Fresne	4km SO	5.3	0.2	29.1	15.5	3.5	20.4	5.3	1.44
Louerre	26km SE	38.4	21.0	8.0	13.1	5.8	4.9	1.5	1.74
Martigné	28km S	33.2	13.0	16.6	2.2	7.1	1.8	2.7	1.82
Meigné	37km SE	15.9	13.7	14.9	44.2	2.1	2.7	1	1.44
Métrairie	10km S	25.5	5.2	37.5	7.1	3.7	1.5	4.2	1.65
Plessis	10km E	26.0	23.0	22.1	11.3	4.5	4.2	3.1	1.82



A l'exception des parcelles situées dans la périphérie d'Angers (site du Fresne), les grandes cultures (céréales, oléagineux, protéagineux) occupent toujours plus du quart et jusqu'à 79% de la surface totale dans les différents sites d'étude. Les cultures d'hiver sont majoritaires mais la part des cultures de printemps peut être très faible (Bouchemaine, Maitrairie), modérée (Andigné et Doull par exp.) ou quasi équivalente (Bournay, Meigné). Certains paysages agricoles sont marqués par la présence des prairies associées à une forte activité d'élevage de bovins (Bouchemaine et Maitrairie). Les linéaires de haie augmentent régulièrement avec la surface en prairies, des paysages ouverts de grandes cultures (Bournay, Louerre) aux paysages de bocages (Bouchemaine). Les bois (au sens large, incluant les bosquets) occupent une part très variable de l'espace, non corrélée à l'occupation du sol en prairies. Certains paysages empiètent sur des villes et se caractérisent donc par une surface élevée en zones urbaines (Fresne, certaines parcelles de Doull). L'occupation du sol par la végétation spontanée, comprenant uniquement les surfaces considérées significatives et supérieures à 3m de largeur (linéaires le long des routes et chemins, espaces interstitiels entre parcelles, haies), se révèle assez contrastée entre sites mais pas nécessairement plus faible dans les paysages ouverts de grandes cultures. C'est une conséquence de la non différenciation des différents sous types de végétation qui valorise par exemple des bords de champ de céréales suffisamment larges pour être cartographiés. Enfin, les indices de Shannon résultant de la typologie d'occupation des sols retenue varient de plus ou moins 11% autour de la valeur moyenne sur l'ensemble des sites. Par construction, les paysages dominés par un type d'occupation (prairies, bois, grandes cultures) sont plus homogènes que les autres (indice plus faible).



2. La végétation de bordure de parcelles agricoles

La bordure de parcelle, désigne l'espace qui s'étend entre la zone travaillée (parcelle agricole cultivée) et tout autre milieu : une route, un chemin, un cours d'eau, un bosquet, une autre parcelle. Une bordure de champs peut se présenter sous plusieurs types de couverts tels que des haies, des broussailles, une strate herbacée, le tout séparé ou mélangé mais la végétation herbacée vivace domine dans la partie plus proche de la parcelle agricole. Dans les paysages agricoles, les milieux naturels sont rares, les éléments linéaires comme les bordures de champs abritent la majorité de la diversité floristique du paysage (Billeter et al., 2008).

Ces bordures existent car elles ont, ou ont eu dans le passé, des fonctions agricoles réelles (Marshall & Moonen, 2002), enclos pour les animaux, délimitation des propriétés, rotation des machines agricoles. Ces 60 dernières années, l'agriculture a connu des changements majeurs, avec l'intensification de la production, l'évolution des machines, la protection des cultures avec des produits phytosanitaires et la nécessité d'avoir des champs plus vastes. Cependant, ces bordures ont des rôles importants au niveau de l'agriculture, l'environnement, la conservation, les intérêts économiques et culturels ou historiques (Snoo, 1995).

L'intérêt des bordures de champs pour la biodiversité est lié à la stabilité de ces milieux (parfois uniques zones non perturbées du territoire agricole) et à leur diversité : bords de chemins, de routes, talus, fossés, lisières de bosquets, autant de milieux distincts qui permettent le développement de diverses espèces. En général, la flore des bordures n'a pas bonne réputation auprès des agriculteurs qui sont confrontés à la prolifération des adventices dans leurs cultures (Cordeau et al., 2011). Pourtant en moyenne, moins de 25% des espèces recensées dans ces milieux sont également présentes dans les 2,5 premiers mètres de la zone cultivée car la végétation des bordures est essentiellement composée des espèces vivaces qui ne peuvent pas exister à l'intérieur des parcelles cultivées. Néanmoins, les bordures sont occasionnellement touchées par les travaux de sol permettant aux espèces annuelles de maintenir leurs populations. Ce mélange entre espèces des habitats permanents (par ex. prairies) et perturbés (adventices des champs agricoles) contribue à la richesse spécifique non négligeable de cet écotone entre système semi-naturel et cultivé (Dutoit et al., 2007; Cordeau et al., 2012).

La régénération naturelle des bordures sur les terres agricoles, est caractérisée par une domination initiale de plantes annuelles, qui sont, avec le temps, remplacées par des espèces non ligneuses vivaces et d'autre part, par des arbustes et des arbres (Hodgson et al., 1989). La fauche couramment utilisée dans ces milieux arrête la succession au stade espèces non ligneuse vivaces. La richesse en espèces des bordures de parcelles dépend principalement des sources de semences à proximité (Kleijn et al., 1997). À part les communautés prairiales perturbées qui dominent les bordures de notre zone d'étude, les communautés d'herbes hautes, des arbustes, des espèces arborées et aquatiques peuvent contribuer à la diversité des bordures. Des



enquêtes menées en Grande-Bretagne (Barr et al., 1993) ont identifiées les linéaires végétaux dans les paysages agricoles comme contenant la plus grande diversité d'espèces végétales dans ces milieux, elles ont été confirmées plus récemment par une étude à l'échelle européenne (Billeter et al., 2008).

Sur nos parcelles, nous avons observé en moyenne sur 2 ans (2014 et 2015) et dans 64 bordures non transformées, 57 familles végétales différentes. Nous avons choisi les bordures dominées par une végétation herbacée afin de limiter le nombre de variables explicatives (grands types herbacés et boisés) et de centrer l'étude sur les ressources florales qui sont moins présentes en bordures boisées. Les familles les plus fréquentes étaient les Apiaceae, Asteraceae, Fabaceae, Poaceae et Rosaceae. Les Poaceae sont les plus présentes (en nombre d'espèces) et cette famille présentait le plus fort recouvrement dans nos bordures durant ces deux années, en moyenne 68.027% de recouvrement de la bordure. Les espèces dominantes au sein de ces familles étaient *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sphondylium* et *Daucus carota* (Apiaceae); *Achillea millefolium*, *Taraxacum officinale* et *Cirsium arvense* (Asteraceae); *Trifolium repens*, *Vicia sativa* et *Lotus corniculatus* (Fabaceae); *Arrhenatherum elatius*, *Lolium perenne* et *Dactylis glomerata* (Poaceae); *Rosa canina*, *Rubus fruticosus* et *Potentilla reptans* (Rosaceae). La moyenne du couvert végétal était de 109.111% avec beaucoup de chevauchement dans les recouvrements. La diversité moyenne était de 43 espèces avec une diversité minimale de 24 espèces et maximale de 72 espèces. Au total nous avons trouvé 302 espèces végétales vasculaires. Concernant les bordures prévues pour le semis, celles-ci ont été retournées (labour) et travaillées sur 3 bandes de 3 x 30m. Une bande où nous avons laissé la végétation spontanée se développer, une bande où nous avons semé un mélange de graminées vivaces commerciales (Jouffray-Drillaud) avec *Lolium perenne* (28%) et *Festuca arundinacea* (72%). Ce mélange est recommandé en France pour, entre semer le long des cours d'eau en tant que bande enherbée pour les protéger contre le lessivage des pesticides et des engrais. Des études ont été menées pour tester la possibilité de mutualiser la fonction de protection avec la fonction de régulation des ravageurs (Collins et al., 2002; Al Hassan et al., 2013). La dernière bande est constituée d'un mélange d'espèces annuelles, bisannuelles et vivaces afin de garantir une couverture suffisante au cours du temps et avoir des ressources florales en quantité et qualité différentes dans le temps (dans la saison) pour les auxiliaires des cultures (Tableau 1.2).



Tableau 1.2 : Description des espèces de la bande fleurie.

Famille	Espèce	Durabilité	Nectar extrafloral	Période floraison
Apiaceae	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Perennante	Non	juin-octobre
Apiaceae	<i>Foeniculum vulgare</i>	Perennante	Non	mai-août
	<i>Heracleum sphondylium</i>	Bisannuelle	Non	avril-juin
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	Perennante	Non	mai-août
Asteraceae	<i>Arctium minus</i>	Bisannuelle	Non	juillet-septembre
Asteraceae	<i>Bellis perennis</i>	Perennante	Non	juin-octobre
Asteraceae	<i>Centaurea cyanus</i>	Annuelle	Oui	janvier-novembre
Asteraceae	<i>Centaurea jacea</i>	Perennante	Oui	janvier-décembre
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Perennante	Non	mai-octobre
Asteraceae	<i>Matricaria recutita</i>	Annuelle	Non	juin-novembre
Asteraceae	<i>Tanacetum vulgare</i>	Perennante	Non	mai-juillet
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	Bisannuelle	Non	mai-juillet
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i>	Bisannuelle	Non	avril-septembre
	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Annuelle	Non	juin-juillet
Brassicaceae	<i>Hesperis matronalis</i>	Perennante	Non	juillet-septembre
Brassicaceae	<i>Sinapis arvensis</i>	Annuelle	Non	mai-juin
Clusiaceae	<i>Hypericum perforatum</i>	Perennante	Non	juin-septembre
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia cyparissias</i>	Perennante	Oui	mai-juillet
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i>	Perennante	Non	juillet-août
Fabaceae	<i>Securigera varia</i>	Perennante	Non	juin-octobre
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i>	Perennante	Non	juin-octobre
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	Perennante	Non	mai-juin
Lamiaceae	<i>Ajuga reptans</i>	Perennante	Non	juin-septembre
Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i>	Perennante	Non	mai-juillet
Papaveraceae	<i>Papaver rhoeas</i>	Annuelle	Non	mai-août
Poaceae	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Perennante	Non	juin-août
Poaceae	<i>Dactylis glomerata</i>	Perennante	Non	mai-octobre
Poaceae	<i>Festuca arundinacea</i>	Perennante	Non	juillet-septembre
Rosaceae	<i>Potentilla erecta</i>	Perennante	Non	juin-août
Rubiaceae	<i>Galium odoratum</i>	Perennante	Non	mai-août
	<i>Verbascum densiflorum</i>	Perennante	Non	juillet-septembre
Scrophulariaceae	<i>Veronica hederifolia</i>	Annuelle	Non	mars-mai



3. Les cultures suivies

3.1. Le colza

Le colza, *Brassica napus* var *oleifera* (Figure 1.3) est une espèce annuelle à fleurs jaunes de la famille des Brassicacées. Il est largement cultivé pour la production d'huile alimentaire et d'agrocarburant. En Europe, la plupart des variétés se sème en fin d'été (du 15 août au 15 septembre) comme culture d'hiver. Le colza se développe ensuite en rosette l'automne et entre en dormance pendant l'hiver, celui-ci repart fin février, début mars avec le retour à la douceur. Il sera récolté fin juin, début juillet.

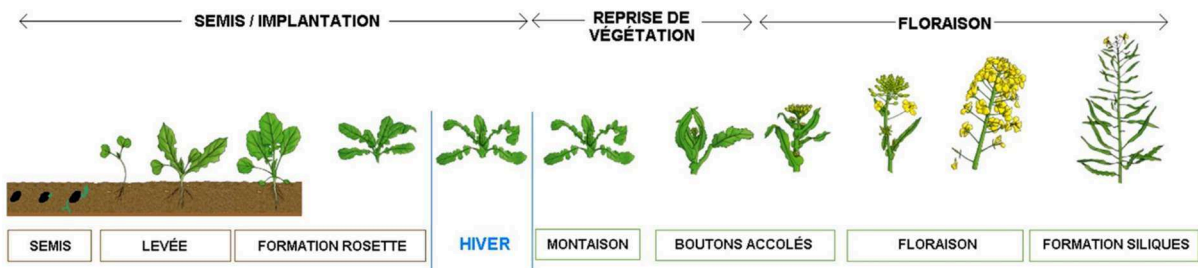


Figure 1.3 : Le cycle biologique du colza (source : Semence de colza).

Le cycle du colza d'hiver est long (10-11 mois) ce qui expose fortement cette culture aux attaques de différents ravageurs, majoritairement de l'ordre des Coleoptera. Parmi les plus préjudiciables en colza d'hiver se trouvent les altises (*Phyllotreta atra* et *Psylliodes chrysocephala*), le charançon de la tige du colza (*Ceutorhynchus napi*) et les melligèthes (*Meligethes aeneus*). Cette culture est aussi sensible à des agents pathogènes : le sclerotinia, l'ascléadium et le phoma.

De ce fait, c'est une culture qui demande beaucoup d'intrants, notamment phytosanitaires, et elle consomme 9% des pesticides vendus en France pour seulement 4% de la SAU (Valantin-Morison, 2004). Ainsi, les indices de fréquences de traitement phytosanitaires (IFT) sur colza sont parmi les plus élevés des cultures annuelles, particulièrement pour les traitements insecticides et les herbicides avec une moyenne nationale de 2.5 et 2.4 IFT respectivement (Agreste, 2011). L'enjeu de réduction des intrants phytosanitaires sur le colza d'hiver est donc fort, d'autant que son attractivité pour les pollinisateurs nécessite d'être précautionneux dans le choix et l'application des produits à la floraison (Terres Inovia et al., 2015).

Jusqu'en 2006, les insectes du colza étaient essentiellement contrôlés par une famille chimique d'insecticides, les pyrethrinoides. Si depuis 2007 de nouvelles matières actives ont été développées, l'augmentation des surfaces cultivées en colza ainsi que cette forte pression sélective sur les insectes a conduit à l'apparition de résistances (Zimmer et al., 2014). Ainsi, des populations de melligèthes et de charançons des siliques résistantes à des molécules de cette famille ont été détectées dans divers pays d'Europe (Hansen, 2003; Richardson, 2008; Włogorek & Zamojska, 2008;



Zimmer et al., 2014). En diminuant la pression sélective sur ces insectes par des stratégies alternatives comme la régulation des ravageurs par leurs ennemis naturels, l'utilisation des insecticides pourrait être limitée. Cette culture a de forts besoins en fertilisation, elle absorbe 7kg d'azote par quintal de grains produit (Terres Inovia, 2016). La fertilisation azotée vise à compléter les fournitures du sol au printemps afin de satisfaire les besoins de la plante. Un manque d'azote induit un ralentissement de la croissance et un avortement des siliques et donc une forte réduction du rendement. On sait aujourd'hui que la fertilisation a des effets sur certains arthropodes (Aqueel & Leather, 2011; Rusch et al., 2013; Puech et al., 2015). De plus, le travail du sol pour permettre une bonne implantation des cultures peut être soit superficiel soit profond selon le sol et le précédent cultural. Des études ont montré que ce travail pouvait influencer les communautés d'arthropodes (Puech et al., 2015) et d'adventices (Petit et al., 2016).

3.2. Le blé

Le blé (Figure 1.4) est une plante annuelle de la famille des Poacées, cultivé dans de très nombreux pays. Deux espèces de blé sont cultivées dans la zone d'étude, le blé tendre (*Triticum aestivum*) et le blé dur (*Triticum durum*, des fois aussi dénommé *Triticum turgidum* ssp. *durum*). La proportion de blé tendre en France est de 94,6% pour 2014/2015 (FranceAgriMer, 2016). L'écologie de ces deux espèces et les pratiques culturales associées sont très proches. Par conséquent, elles sont traitées comme une seule culture dans les travaux présentés dans ce document. La plupart des variétés cultivées en Europe se sème à l'automne, comme blé d'hiver. Il se développe ensuite jusqu'au stade 4/5 feuilles et entre en dormance pendant l'hiver, celui-ci repart fin février, début mars avec le retour de la douceur. Il sera récolté fin juin, début juillet.

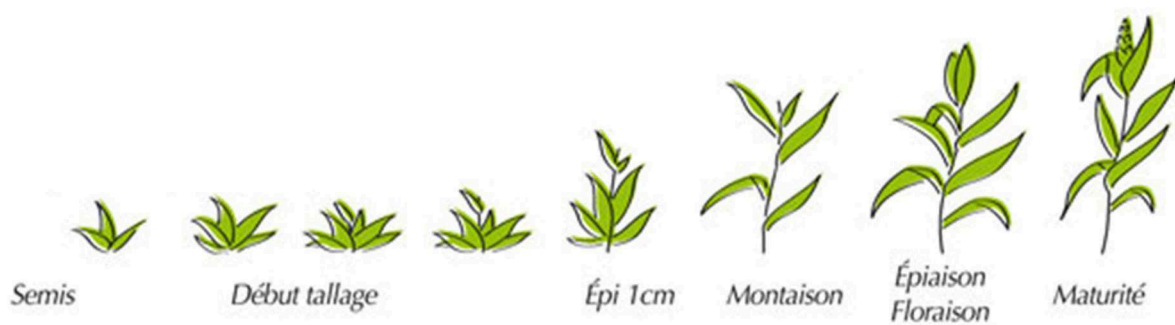


Figure 1.4 : Le cycle biologique du blé (source : Wikiiaurifa).

Le cycle du blé est assez long mais ces dernières années la pression des ravageurs était assez faible. Ainsi, l'indice de fréquences de traitement phytosanitaires (IFT) sur blé est de 3.8 IFT total (3-3.2 en Maine-et-Loire), mais seulement de 0.2-0.4 pour les traitements insecticides (Agreste, 2011). Certains ravageurs font des dégâts



importants sur les plants de blé, comme les pucerons qui peuvent affaiblir les plantes et transmettre des virus et les criocères, qui sont des défoliateurs induisant des difficultés à faire une bonne photosynthèse pour ces plants.

Il est important d'amener à la culture différents apports d'azote durant son cycle biologique. La fertilisation azotée vise à compléter les fournitures du sol pendant la montaison et durant cette période le blé peut absorber jusqu'à 7 kg d'azote par hectare et par jour (MAAARO, 2009). Un autre apport entre le stade 2 nœuds et le stade gonflement permet une bonne production des grains du blé et d'augmenter la teneur en protéines de ces grains. Un manque d'azote induit un ralentissement de la croissance et une mauvaise qualité des grains de blé, et donc une forte réduction du rendement. La fertilisation, comme expliqué plus haut, a des effets sur certains arthropodes (Aqueel & Leather, 2011; Rusch et al., 2013; Puech et al., 2015). Il est important de bien travailler le sol pour une bonne implantation du blé et éviter un salissement des parcelles par les adventices. Des études ont montré que ce travail pouvait influencer les communautés d'arthropodes (Puech et al., 2015) et d'adventices (Petit et al., 2016). Il faut noter qu'il est possible de mobiliser des pratiques agricoles qui favorisent l'abondance et/ou la diversité d'ennemis naturels, afin d'augmenter la régulation biologique (Bohan et al., 2011; Rusch et al., 2013). Ces différents leviers peuvent potentiellement limiter voire gommer les pertes de rendement liées à la réduction de la lutte chimique (Estman et al., 2003; Lechenet et al., 2014).



4. Les arthropodes suivis

4.1. Les ravageurs du colza

De la sortie d'hiver jusqu'à la formation des siliques, le colza est soumis à l'attaque de plusieurs ravageurs qui s'échelonnent dans le temps et qui lui sont plus ou moins nuisibles (Figure 1.5).

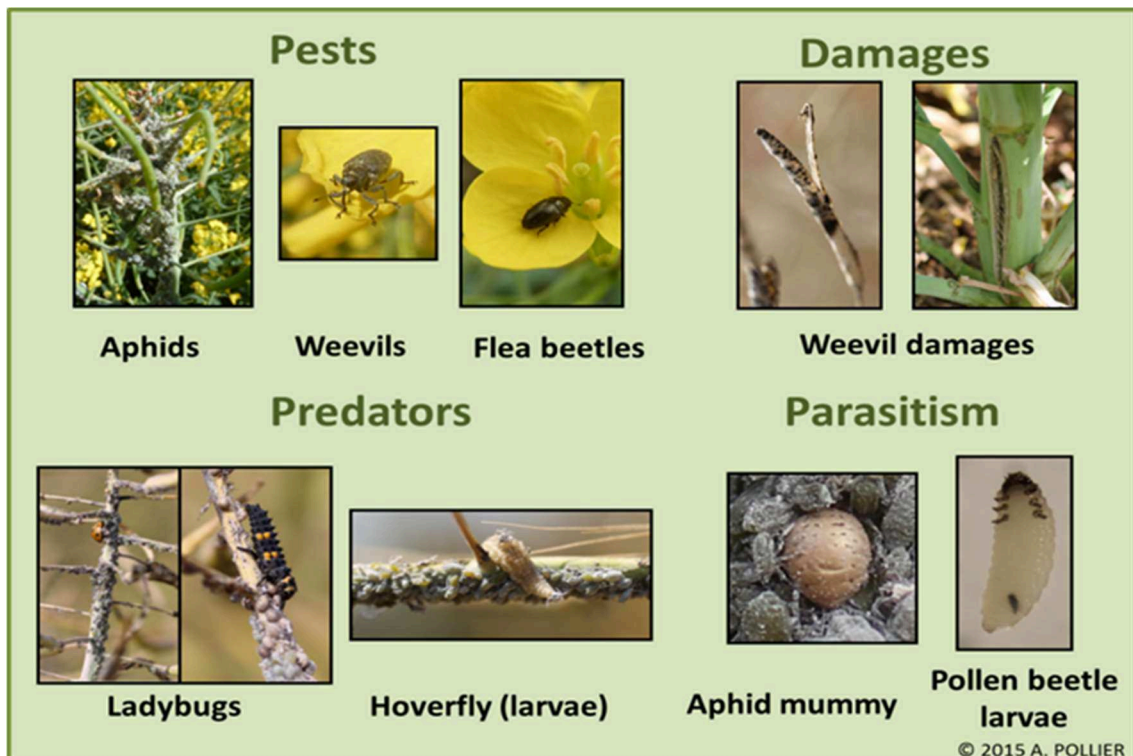


Figure 1.5 : Les insectes du colza

De la montaison jusqu'en début de floraison (février-mars), le colza est fortement sensible au charançon de la tige du colza, *Ceutorhynchus napi*. Les femelles de ce coléoptère pondent un œuf dans la tige en elongation, et les larves se nourrissent à l'intérieur de celle-ci puis se laissent tomber au sol pour s'empurger à la fin de leur développement. La tige en elongation se déforme et se fend, facilitant l'entrée d'agents pathogènes (Alford, 2008; Williams, 2010).

Lorsque les boutons floraux sont formés et accolés, courant mars, la sensibilité du colza aux melligthes, *Meligethes aeneus*, est maximale. En effet, les adultes de ce coléoptère percent les boutons floraux encore fermés pour s'alimenter du pollen, ce qui provoque l'avortement du bouton floral. L'arrivée de ce ravageur sur la culture dépend de la température : lorsque la température maximale atteint 10°C, les adultes émergent des milieux boisés où ils ont hiverné, et ils effectuent des vols de longue distance à la recherche de crucifères lorsqu'elle atteint 12 à 15°C (Nilsson, 1988; Williams, 2010; Ferguson et al., 2015). La nuisibilité des melligthes est difficile à appréhender, car si une attaque au stade bouton floral peut être très préjudiciable, les



dégâts de ce ravageur sont considérés comme négligeables lorsque les fleurs sont déjà ouvertes, et dans ce cas il est inutile d'employer des produits phytosanitaires pour réguler la population. Les femelles de melligères déposent ensuite leurs oeufs à la base des boutons floraux, et les larves s'y développent en se nourrissant du pollen des fleurs ouvertes. Les larves passent par deux stades larvaires avant de se laisser tomber au sol pour s'empurger au bout d'environ deux semaines (Alford, 2008). Les melligères sont univoltins, et les adultes qui émergent durant l'été passent ensuite l'hiver dans le sol de végétation herbacée ou boisée (Nilsson, 1988). Grâce à une analyse d'émergence, Rusch et al. (2012) ont confirmé le fait que les melligères peuvent hiverner dans divers habitats, et ont montré que des caractéristiques de l'habitat comme la proximité d'un champ de colza ou l'épaisseur de la litière influencent plus les melligères que le type d'habitat en lui-même.

De la floraison à la formation des siliques, des colonies de pucerons cendrés du chou (*Brevicoryne brassicae*) se développent sur le colza. Les hivers particulièrement doux favorisent leur pullulation, et les colonies forment alors une gaine compacte autour des hampes florales, causant alors des déformations des tiges voire un avortement des fleurs (Alford, 2008).

Durant la floraison, les adultes de charançon des siliques (*C. assimilis*) se nourrissent des boutons floraux, des fleurs ainsi que des siliques du colza, puis les femelles pondent dans les siliques un unique œuf. La larve se nourrit des graines, et elle en consomme en moyenne cinq au cours de son développement. La nymphose ayant lieu dans le sol, la larve mature creuse une ouverture dans la silique et se laisse tomber au sol. Ce charançon est univoltin, et il est peu nuisible en lui-même, mais la formation de cette ouverture permet ensuite le développement d'autres ravageurs comme les cicadomyies (*Dasineura brassicae*) qui réalisent deux générations sur le colza d'hiver. Celles-ci déposent entre 20 et 30 œufs dans les siliques, et l'alimentation des larves entraîne des déformations, des boursouflures puis l'éclatement des siliques (Alford, 2008; Williams, 2010).

4.2. Les ravageurs du blé

Le blé est soumis à l'attaque de plusieurs ravageurs qui sont surtout présents dans ces cultures de mai à la récolte en juillet (de l'épiaison à la maturation) et qui lui sont plus ou moins nuisibles (Figure 1.6). Nous avons suivi les ravageurs (Aphididés et Chrysomélidés) connus pour être présents dans cette culture et induire des dégâts.



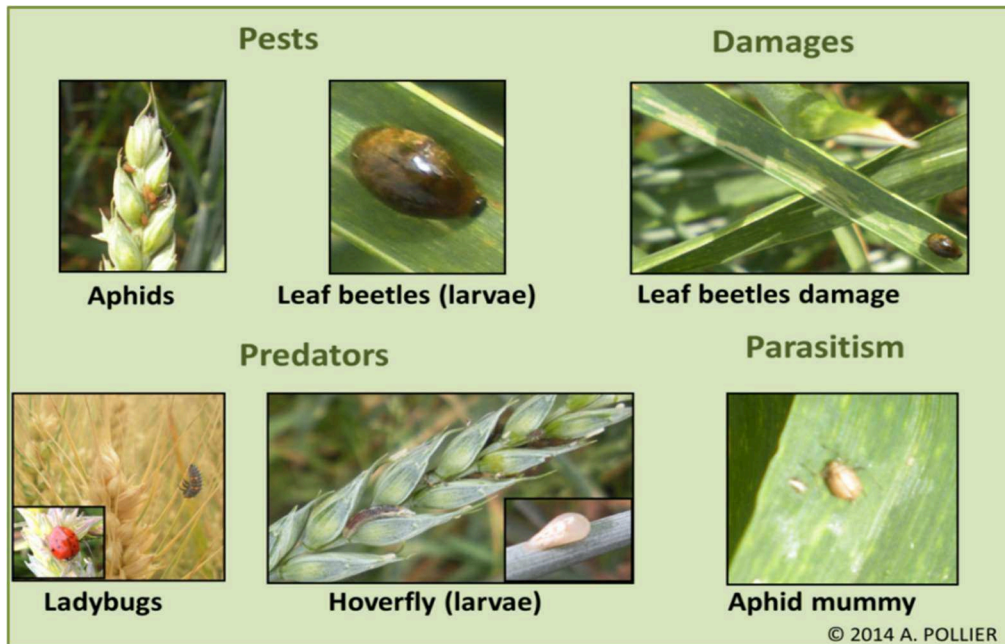


Figure 1.6 : Les insectes du blé

S. avenae peut, en cas de forte infestation, provoquer une diminution du nombre de grains par épis et par conséquent du rendement. Le rejet de miellat lors de l'alimentation permet le développement de la fumagine. Il est aussi vecteur de virus, transmettant en particulier la jaunisse nanifiante. Les adultes, 2 - 2,8mm de long, peuvent être aptères ou ailés et sont de coloration variable (jaune, rouge, vert). Normalement l'hôte primaire appartient au genre *Rubus*. Les hôtes secondaires sont principalement des Graminées telles le dactyle ou les céréales (blé, seigle, orge). Néanmoins, la phase de développement sur l'hôte primaire a été le plus souvent abandonnée. Les œufs d'hiver sont pondus sur les chaumes des Graminées. Ils éclosent à la fin de l'hiver et donnent naissance à des générations aptères. Les individus ailés apparaissent ensuite et vont coloniser d'autres graminées, s'installant d'abord sur le limbe des feuilles supérieures puis se développant sur les épis. Quand les populations sont trop abondantes ou lorsque les grains ne conviennent plus, des individus ailés apparaissent, quittent la culture et créent de nouvelles colonies sur d'autres graminées.

M. dirhodum provoque les mêmes dégâts que *S. avenae* sur blé. Ce sont d'assez grands pucerons de 2 mm environ, ovales, vert jaunâtre, avec une ligne sombre ondulée sur le dos. Les cornicules assez longues, légèrement coniques, sont vert pâle avec des stries apicales. Pour cette espèce, l'hôte primaire est du genre *Rosa* et la migration se fait en mai-juin sur des hôtes secondaires, notamment sur blé et orge, sur lesquels le puceron se multiplie avant de se porter sous les feuilles de maïs (ravageur important du maïs).

Les larves de criocères (*Oulema melanopus*) sont des défoliatrices importantes des plants de blé. Les criocères des céréales (Coléoptères) adultes (apparition en juillet/août) se nourrissent essentiellement de graminées sauvages et les larves préfèrent les limbes de céréales cultivées. Les larves peuvent provoquer des dégâts importants, pouvant entraîner jusqu'à 60% de baisse de rendement. Les abondances



de ces individus croissent avec l'accroissement des températures (Evans et al., 2013). Ils sont vecteurs de certains virus de graminées. Nous avons suivi les larves durant cette étude. Elles ont un corps très arqué, jusqu'à 4,5 mm de longueur. Ressemblant à une limace, leur dos est recouvert d'une couche d'excréments jaune grisâtre et collante. Les plantes hôtes sont surtout les crucifères, parfois le maïs, mais aussi d'autres graminées comme le ray-grass. La durée de développement, de l'œuf jusqu'au stade jeune adulte, est d'environ 40 jours. On observe chez ce coléoptère une seule génération par an dans la zone d'étude. Les adultes hivernent dans les résidus de plantes dans le sol. Après avoir quitté son abri au printemps, l'adulte pratique des morsures de maturation d'abord sur les graminées sauvages puis, plus tard, en mai, sur le jeune blé. Les œufs sont pondus en rangs, à partir de la mi-mai, sur le dessus des feuilles. Les larves s'attaquent au blé d'hiver à partir de la montaison jusqu'à la fin du stade laitieux. La nymphose a lieu dans une coque, 3 à 5 cm sous terre.

4.3. Les ennemis naturels pour la régulation des ravageurs

Les ravageurs du colza et du blé sont contrôlés par une diversité d'ennemis naturels, prédateurs et parasitoïdes. Quatre groupes d'ennemis naturels ont été sélectionnés pour l'étude : les parasitoïdes, les coccinelles, les syrphes et les carabes.

Les parasitoïdes adultes se nourrissent de pollen et de nectar (Doutt, 1959). Les espèces du genre *Aphidius*, qui est le plus représenté dans les crucifères d'hiver, sont actives dans les parcelles à partir de mars/avril et déclinent après le mois de mai (Vorley, 1986; Langer et al., 1997). Selon Eoche-Bosy et al, (2016) ces populations de parasitoïdes sont capables de se maintenir l'hiver en parasitant une gamme d'hôtes plus large qu'au printemps. Plusieurs études ont montré que les parasitoïdes sont peu sensibles aux pratiques agricoles locales (Macfadyen et al., 2009). Ils répondent par contre aux caractéristiques locales (végétation de bordures) et paysagères jusqu'à 2km autour des parcelles, ce qui témoigne de bonnes capacités de dispersion (Thies et al., 2003). Les parasitoïdes des larves de melligères et des larves de charançon des tiges sont kœnobiontes, c'est-à-dire qu'ils ne tuent pas la larve en se développant, celle-ci reste vivante jusqu'à la formation de la puppe dans le sol, et le parasitoïde adulte passe l'hiver dans le cocon de la puppe (Alford, 2008). Le parasitoïde principal du charançon des siliques est un ectoparasitoïde, et la larve de charançon est immobilisée puis consommée par la larve du parasitoïde (Ulber et al., 2010). Enfin, les pucerons cendrés du chou parasités par *Diaretella rapae* sont reconnaissables à l'apparence dorée des momies (Alford, 2008). Les parasitoïdes (colza et blé) pondent leurs œufs dans les pucerons vivants, puis les larves se développent en se nourrissant des pucerons tout en les maintenant en vie jusqu'à la métamorphose. Les pucerons morts sont alors appelés momies, desquelles les parasitoïdes adultes s'écrouent en



perçant un trou. Les parasitoïdes de pucerons appartiennent principalement à l'ordre des hyménoptères, proviennent des familles Aphelinidae et Braconidae.

Les coccinelles (famille des Coccinellidae) sont des insectes de l'ordre des coléoptères. Dans nos régions, une cinquantaine d'espèces peuvent être rencontrées, de tailles et de couleurs très variables (Le Monnier & Livory, 2003). Les coccinelles sont holométaboles et présentent donc une phase larvaire très différente de celle adulte. Les différentes sous-familles de coccinelles ont des régimes alimentaires variés. Certaines sont carnivores (pucerons, cochenilles) tandis que d'autres sont phytophages (tissus végétaux, moisissures). Celles rencontrées dans les cultures sont majoritairement aphidiphages. Bien qu'elles soient considérées comme spécialistes, il a été observé que certaines espèces ont un large spectre alimentaire dont le pollen et le nectar (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005). Les habitats des coccinelles sont diversifiés (herbacées, zones arbustives, feuillus, conifères, etc.) et dépendent principalement de la préférence alimentaire des espèces. Il n'existe en général qu'une génération par an. L'activité des coccinelles commence au printemps par la reproduction et la ponte. Les larves sont actives jusqu'à la métamorphose qui a lieu en été. Les adultes entrent en diapause hivernale à la fin de l'automne, dans des habitats proches de ceux fréquentés pendant la période d'activité. À l'échelle parcellaire, les effets de certaines pratiques agricoles sur les coccinelles ont de nombreux rapports, telles que les pesticides (effets directs et indirects des insecticides) ou le choix des variétés cultivées (en lien avec la structure de la végétation) (Obrycki & Kring, 1998). Des effets du paysage ont été montrés jusqu'à 1000m autour des parcelles, révélant d'assez bonnes capacités de dispersion (Grez et al., 2014).

Parmi les diptères, les syrphes occupent une place particulière. Adultes, la plupart des espèces butinent sur les fleurs et participent de ce fait à leur pollinisation. Les syrphes n'ont pas de pièces buccales spécialisées et s'alimentent sur des fleurs plus ouvertes et plus accessibles (avec des corolles courtes) (Wäckers, 2004; Vattala et al., 2006). À l'état larvaire, leurs préférences alimentaires ou les milieux de vie qu'elles affectionnent en font des auxiliaires précieux de la lutte biologique. De nombreuses larves sont aphidiphages, c'est-à-dire qu'elles s'attaquent aux pucerons. Les larves peuvent ingérer entre 400 et 1000 pucerons durant leur stade larvaire (Tenhumberg, 1995). Les syrphes sont de remarquables voiliers capables d'un vol très léger, de faire de longs déplacements. Les ressources alimentaires présentes dans l'environnement peuvent jouer un rôle sur les populations de syrphes. Par exemple, les quantités de nectar et pollen disponibles pour les syrphes influence la quantité d'œufs produite par les femelles (Scholz & Poehling, 2000).

Les carabes (famille des Carabidae) sont comme les coccinelles des insectes de l'ordre des coléoptères. Dans nos régions, environ 160 espèces ont été identifiées dans les paysages agricoles (Roger et al., 2012). Ils sont généralement considérés comme des prédateurs polyphages, mais certaines espèces sont également phytophages (Kotze et al., 2011). Certaines espèces de carabes sont inféodées aux cultures. Les effets des pratiques agricoles sur les carabes à l'échelle parcellaire ont



largement étudiés (Kromp, 1999; Holland & Luff, 2000). Les carabes sont sensibles aux pesticides et au travail du sol et favorisés par une fertilisation organique et la diversification des cultures. Certains carabes sont des prédateurs efficaces des larves de coléoptères (méligthes, charançons de la tige et des siliques) lorsqu'elles migrent vers le sol pour s'empurger, mais peu d'informations sur les espèces prédatrices sont connues à ce jour (Bacchi, 2002; Warner et al., 2008). Ils sont des agents efficaces pour le contrôle biologique des pucerons des céréales (Kromp, 1999).





CHAPITRE 2



CHAPITRE 2 : La méthode PLS-PM pour analyser la contribution relative de la végétation de bordure, du paysage et de l'utilisation des terres pour le service de régulation.

Résumé

La régulation des ravageurs des cultures est l'un des services écosystémiques les plus précieux dans les agroécosystèmes. À l'échelle des champs, les populations d'ennemis naturels sont menacées par des pratiques agricoles intensives telles que l'utilisation de pesticides non-sélectifs ou du labour profond. À l'échelle de la bordure, la végétation spontanée des habitats semi-naturels fournit à la fois des abris et des ressources énergétiques. À l'échelle du paysage, l'aire et la connectivité de ces habitats semi-naturels doivent être prises en compte. Nous avons effectué des relevés dans 32 champs de colza de l'Ouest de la France sur deux ans. Afin d'identifier les principaux facteurs de régulation des ravageurs nous avons analysé (1) l'intensité d'utilisation des terres à l'échelle du champ, (2) la diversité des plantes et les groupes fonctionnels à l'échelle de la bordure et (3) la qualité de l'habitat et l'hétérogénéité du paysage, à l'aide d'une méthode de modélisation (PLS-PM) utilisée comme un nouvel outil pour l'agrobiologie. Les ravageurs des cultures et les ennemis naturels ont été suivis sur les plantes cultivées à une distance de 5 et 50 mètres de la bordure. Les variables concernant l'utilisation des terres ont été obtenues à partir de questionnaires remplis par les agriculteurs. Le couvert de toutes les espèces de plantes herbacées des bordures a été pris en compte. Les caractéristiques du paysage ont été cartographiées dans un rayon de 1 kilomètre autour des points d'observation des arthropodes. L'étude a démontré que les facteurs locaux (qualité de l'habitat et intensité d'utilisation des terres) ont eu une influence majeure sur la régulation des ravageurs. La qualité d'habitat était surtout expliquée par la disponibilité en ressources florales. L'influence de la qualité et de l'hétérogénéité du paysage était moindre et non significative dans l'analyse bootstrap. L'approche multi-espèces est un défi qui doit être abordé dans le but de faciliter les décisions politiques en matière de gestion du paysage agricole.

Mots clés

PLS-path modeling, contrôle biologique, végétation de bordure, paysage, ravageurs, ennemis naturels



Partial least squares path modeling to analyse the relative contribution of field margin vegetation, landscape and land use to pest regulation service

Anna Pollier ¹, Lucille Guillomo ¹, Manuel Plantegenest ², Armin Bischoff ³, Yann Tricault ¹

¹ UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, anna.pollier@gmail.com, lucille.guillomo@gmail.com, yann.tricault@agrocampus-ouest.fr

² UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 65 Rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France, manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr

³ University of Avignon, Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology (IMBE, Aix-Marseille University, CNRS, IRD, University of Avignon), IUT Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon, France, amin.bischoff@univ-avignon.fr

Corresponding author : Anna Pollier, Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, Phone : +33 (0) 2 41 22 54 50 ; e-mail : anna.pollier@gmail.com

Abstract

The regulation of crop herbivores is one of the most valuable ecosystem services in agroecosystems. At field scale, natural enemy populations are threatened by intensive farming practices such as non-selective pesticide use or deep tillage. At field margin scale, the spontaneous vegetation of semi-natural habitats provides both shelter and energy resources. At landscape scale, the area and the connectivity of such semi-natural habitats have to be taken into account. We surveyed 32 oilseed rape fields of Western France in two years. In order to identify the major drivers of herbivore regulation we analysed (1) land use intensity at field scale, (2) plant diversity and functional groups at field margin scale and (3) habitat quality and heterogeneity at landscape, using Partial Least Squares (PLS) path modeling as a new tool in agroecology. Crop herbivores and natural enemies were monitored on crop plants at a distance of 5 and 50 m from the field margin. Land use variables were obtained from questionnaires filled in by farmers. The cover of all vascular plant species was analysed in the field margins. Landscape features were mapped within a radius of 1km around herbivore observation points. The study demonstrated that local factors (field habitat quality and land use) had a major influence on herbivore regulation. Field habitat quality was particularly determined by floral resource provisioning. The influence of landscape habitat quality and heterogeneity was smaller and not significant in a bootstrap analysis. Adopting a multi-species approach is a challenge



that must be addressed in order to facilitate policy decision on agricultural landscape management.

Keywords: PLS-path modeling, biological control, field margin vegetation, agricultural landscape, herbivores, natural enemies

1. Introduction

Natural pest regulation, in particular the predation of crop herbivores by their natural enemies, is one of the most valuable ecosystem services (Wilby & Thomas, 2002; Fiedler et al., 2008), illustrating the fundamental role that biodiversity resources (natural enemy diversity and abundance) may play in agriculture (Thrupp, 2000). However, in Europe and in other regions where intensive agricultural production systems prevail, the large proportion of biodiversity comprised in agricultural areas is rapidly declining (Baessler & Klotz, 2006; Fried et al., 2009; Tschamntke et al., 2012). At field scale, natural enemy populations are threatened by intensive land use such as non-selective pesticide use or deep tillage. At a larger scale, they also suffer from the reduction and degradation of semi-natural elements that result in the fragmentation of their habitats within the agricultural landscape (Stoate et al., 2001). Recently, ecological engineering approaches were designed to restore semi-natural habitats close to crop fields (Gurr et al., 2004). The sowing of wildflower or grass strips along field boundaries providing resources to natural enemies represents such an engineering approach that may improve the regulation of herbivore insects by a spillover edge effect (Rand et al., 2006; Blitzer et al., 2012).

In crops, arthropod predators-herbivore population dynamics are affected by individuals dispersing from source populations of the surrounding agricultural landscape (Bianchi et al., 2010) interacting with landscape features, the field margin vegetation and the crop field environment. Hence, natural pest regulation is based on complex interactions including numerous and heterogeneous factors at different spatial and temporal scales. For the three mentioned spatial scales (field, margin, landscape), previous studies allow an identification of the main drivers of natural pest regulation. At field scale, tillage, pesticide treatments and fertilization interact with herbivore insects and predators. Tillage particularly affects soil organisms (Stinner et al., 1988; McLaughlin & Mineau, 1995; Titi, 2003). A reduction in tillage frequency reduces soil disturbance and increases diversity and abundance of epigeic and endogeic arthropods including ground and rove beetles as important predators of crop herbivores (Altieri, 1999; Kendall, 2002). Tillage and herbicide treatments are major drivers of weed diversity and density. Non-crop plants may interact with herbivores and predators either directly by resource provisioning or indirectly by providing alternative prey or shelter against other organisms (Griffiths et al., 2008). Numerous studies have shown the negative effect of insecticides on non-target organisms such as natural enemies of crop herbivores (Chabert & Beaufreton, 2005; Koss et al., 2005; Tietjen & Cady, 2007). Fertilization may also have a negative effect on field diversity since eutrophication limits the survival of less competitive plant species and related arthropods (Billeter et al., 2008). Moreover, crop fertilization may favor crop herbivores



by increasing plant biomass production (Price, 1991).

At field margin scale, plant species composition has rarely been taken into account in studies on landscape effects. However, Schaffers et al. (2008b) showed that the local plant species composition may better explain arthropod species composition than classical landscape features. More specifically, the field margins may exhibit a diversity of spontaneous plant species providing both shelter to ground arthropods and energy resources to flower visitors (Bischoff et al., 2016). Pollier et al. (2016) experimentally confirmed that parasitoids visited flowers and consumed extrafloral nectar in the field margin before foraging for aphid hosts in an oilseed rape field. Floral resources may increase the fitness of several natural enemy groups such as hoverflies or parasitoids (Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) resulting in an improvement of pest control efficiency (Tylianakis et al., 2004; Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2014). Predators may also benefit from alternative prey feeding on field margin plants (Balzan et al., 2014). Although most studies on field margin effects have focused on natural enemies without taking into account herbivore infestation within field, several authors have found a positive plant diversity effect on within field regulation of herbivores (Balvanera et al., 2006; Dassou & Tixier, 2016 and citations therein).

At landscape scale, the regulation of crop herbivores is influenced by the proportion of semi-natural habitats often used as landscape complexity estimate and their spatial distribution (Muller-Landau et al., 2011; Veres et al., 2013). More generally, biodiversity components are strongly affected by landscape heterogeneity (Benton et al., 2003; Tschamntke et al., 2005; Fahrig et al., 2011). A lower plant diversity of arable fields and semi-natural habitats favours crop herbivores due to reduced food research effort and reduced regulation by natural enemies (Altieri & Nicholls, 2004; Rusch, Valantin-Morison, et al., 2012). Since biodiversity of agricultural landscapes is concentrated in non-crop habitats (semi-natural) ("green veins", Billeter et al., 2008) many recent studies focused on hedgerows, woodlands, grasslands, herbaceous strips as their major components (Bianchi et al., 2006; Fahrig et al., 2011). In general, a positive relationship was found between the cover of semi-natural habitats and the abundance of natural enemies potentially regulating crop herbivore populations (Bianchi et al., 2006; Woltz et al., 2012). Crop herbivores and natural enemies respond differently and at different spatial and temporal scales to landscape features of composition and configuration (Tschamntke et al., 2005). Insect traits such as dispersal capacity, size, longevity and degree of specialization may explain these different responses. Land use features (crop succession and cropping operations on every field) represent another factor influencing the crop herbivores and their natural enemies (Ricci et al., 2008; Josso et al., 2013).

While main processes driving herbivore insect regulation at each scale are relatively well known a common framework combining these processes and scales in an integrated conceptual model is still lacking. This complicates the evaluation of relative contributions to the regulation of herbivores. Measuring effects separately also neglects interactions between the main processes. We suggest a change of paradigm from separate testing of effects to the joined evaluation of hypothesized causal



relationships (Lefcheck, 2016). We argue that some of the main processes supporting natural pest control are sufficiently known and described so that they can be converted into general `rules` or `trends` (e.g. landscape heterogeneity affects natural enemies). Hence, we are more interested in testing a general model of pest suppression and estimating its parameters than in discovering any hidden, new phenomenon.

In our study we used an integrative approach including all recorded explanatory variables to evaluate their relative contributions to the regulation of two major crop herbivores, aphids and pollen beetles. Our explanatory variables included (i) semi-natural and crop habitat density at a 1km scale (ii) field margin vegetation, and (iii) land use features at a field scale. We used Partial Least Squares Path Modeling (PLS-PM; (Sanchez, 2013) as suggested by Puech et al. (2015) in their pioneering work. This statistical method combines regression modelling, structural equation modelling (SEM), and multiple table analysis methods (Sanchez, 2013). PLS-PM is based on a priori definition of a general path model of interrelated theoretical concepts (`latent variables`). Every concept is constructed from a unique set of measured variables (`manifest variables`). Model fitting provides estimators for the correlation coefficients between connected latent variables, their effects and the weight associated to each manifest variable. This new method in landscape ecology may help in solving several recurrent drawbacks of classical methods based on linear modelling. PLS-PM allows the integration of numerous explanatory variables. As other SEM methods, complex interactions can be modelled whereby latent variables appear both as predictors and responses (Lefcheck, 2016). PLS-PM allows fitting correlated variables, has no particular requirements for data distribution and can be used for small sample sizes (Tenenhaus et al., 2005; Sanchez, 2013). We used such a PLS-PM approach to develop a general model addressing the following questions:

- (1) What are the major drivers of regulation service and at which scale do they act?
- (2) What is the specific role of field margin vegetation?
- (3) Are major drivers and vegetation effects similar for different crop herbivores?

2. Material and Methods

2.1. Study sites

The study sites were located in the Maine-et-Loire department of Western France where the agricultural landscape is dominated by winter cereals, maize, vegetable fields and permanent grasslands. A total of 32 oilseed rape (*Brassica napus*) fields (16 fields per year) were monitored in 2014 and 2015 for one season.



2.2. Herbivore and predator surveys

Crop herbivores and natural enemies were recorded in each field at a distance of 5m and 50 m from the vegetation survey plot in the field margin. Distances were treated and analysed separately. The survey dates corresponded to peak attack of major crop herbivores.

Oilseed rape was monitored three times a year in April, May and June at stages of flower bud appearance, flowering peak and early fruiting. These stages characterise peak attack by pollen beetles (April) and aphids (May, June). In each oilseed rape field and for each sampling date, 20 randomly chosen plants per distance were observed. In April, pollen beetle (*Meligethes aeneus*) adults were captured using a suction sampler (Stihl sh 86-d) and counted. In April, May and June, aphids (*Brevicoryne brassicae*), adult parasitoids (dominant species: *Diaeretiella rapae*), hoverflies (*Syrphidae* sp.) and ladybugs (*Coccinellidae*, sp.) were counted on the 20 plants. The total number of mummies observed on tillers was also counted. Insect counts were added for each field and distance. As the year effect may bias the PLS-PM analysis, the original datasets were centred and scaled by year and distance.

2.3. Land use at field scale

Surveys on land use were conducted in autumn 2014 and 2015. The standardised questionnaire asked for tillage dates and techniques, ploughing depth, mineral and organic fertilization and pesticide treatments (type, dates, and amount). Study sites included organic and conventional farms.

2.4. Vegetation surveys

Two different protocols were used to analyse the spontaneous vegetation of the crop field and the field margins. The weed community within field was sampled in May of each study year. Plants were identified in five quadrats of 25cm² spaced by 3m in the centre of the crop fields (Barralis, 1976). Species diversity, percentage cover of grasses and broadleaf weeds were estimated. The second protocol was used to analyse field margin vegetation. A 3m-wide margin with predominantly herbaceous vegetation was selected. All vascular plants were recorded in a survey area of 75 m². Additionally, abundant plant species (more than 50 individuals or cover higher than 4 m²) that occurred within a radius of 25 m but outside the survey area were included with the lowest possible score (0.01% cover). Percentage cover of each plant species was observed once per season in May. The percentage of flowering plants was estimated for each species. The cover of flowering plants was calculated by multiplying plant cover and flowering percentage of all recorded plant species and adding these products. An index of nectar availability of field margin (INAFM) for insects (e.g. hoverflies and parasitoids) was developed from a decision tree using fuzzy logic (Ricou et al., 2014). A flower traits database was created for all species recorded in the field margin vegetation surveys. Three insect-plant interaction traits were retained: visual attraction, flower accessibility and floral reward. Trait values were retrieved from the



Bioflor (Klotz et al., 2002) and Tela botanica (<http://www.tela-botanica.org/site:accueil>) databases. After defining a decision tree and fuzzy subsets, the degree of membership to the fuzzy subsets was calculated for each species. In the third step, we used a function minimum for each rule calculation of a membership degree and finally, we calculated a unique indicator value (INAS) for each plant species as the barycenter of the output values weights by the membership degree of each rule:

$$\text{INAS} = \frac{\sum_{i=1}^n \text{min}(V_i) \cdot \text{CI}_i}{\sum_{i=1}^n \text{min}(V_i)}$$

with min(V_i) the function minimum for each rule calculation of membership degree and CI the conclusion of the decision tree.

The final nectar index for the entire field margin (INAFM) was then obtained by adding individual species contributions (INAS) weighted by species cover:

$$\text{INAFM} = \sum_{i=1}^n \text{INAS}_i \cdot \text{Cover}_i$$

2.5. Landscape mapping

Landscape features were observed directly from the ground within a radius of 1000m around each study site and were recorded using 1:10.000 topographic maps in July of both study years. Land cover of six different landscapes categories was recorded focusing on semi-natural habitats: winter cereals, oilseed rape, spring crops, woodlands, grasslands and spontaneous margin vegetation. This last class comprised linear semi-natural habitats of both herbaceous vegetation (e.g. roadside vegetation) and woody elements with multilayer vegetation structure (e.g. hedgerows accompanied by strips of herbaceous vegetation). Only elements larger than 3m were considered. Additionally, hedgerows were included as linear structures without area dimension (length per area). The maps were digitized at a 1:400 scale in Quantum GIS version 2.8.0.

Each of the 32 landscapes was rasterized and examined by a separated selected window analysis using the freeware Choe2012 (Boussard & Baudry, 2014). Landscape composition was characterised by the percentage of area (pixel rate) occupied by each cover class. The area mean and variance of spontaneous vegetation patches, as well as their connectivity were calculated. Connectivity was estimated using Hanski's Connectivity Index, HCI (Hanski, 1994, 1999), based on edge-to-edge distances d_{ij} between all pairs (i,j) of distinct patches among the N spontaneous vegetation patches in the 1km radius area surrounding each study site, weighed by their areas A_i :

$$\text{HCI} = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \frac{A_i \cdot A_j}{d_{ij}}}{\sum_{i=1}^N A_i}$$

Three landscape metrics were calculated to estimate landscape heterogeneity: the Shannon index of land cover diversity, a heterogeneity index and a grain index. The



heterogeneity index was calculated as the proportion of pairs of heterogeneous adjacent pixels within the total landscape. The grain index (Le Floon et al., 2013; Puech et al., 2015) was calculated using distance classes around each hedgerow: 0-50m (class A), 50-100m (class B) and more than 100m (class C). Class areas were computed and grain indexes were obtained from the formula: $(\text{class B} + \text{class C}) / (\text{class A} + \text{class B})$. A high grain value reflects an open configuration of the landscape around the study site.

2.6. Partial Least Squares Path Modelling

The development of the PLS-Path Model is a two-step process. First, a conceptual model (the 'inner model') is designed based on the knowledge of system functioning. This model can be represented as a path diagram in which arrows indicate the hypothesized causal relationships between latent variables, LV ('concepts', Figure 2.1). Our model of natural pest regulation considered seven interrelated latent variables: the pest pressure, the regulation potential, the field habitat quality, the land use intensity, the quality of field margin habitats, the landscape habitat quality and the landscape heterogeneity. We hypothesized that herbivores affect their natural enemies (more herbivores, more predators) and that both of them are directly affected by all the other latent variables. We added an indirect effect by assuming that the field habitat quality depends on land use intensity.

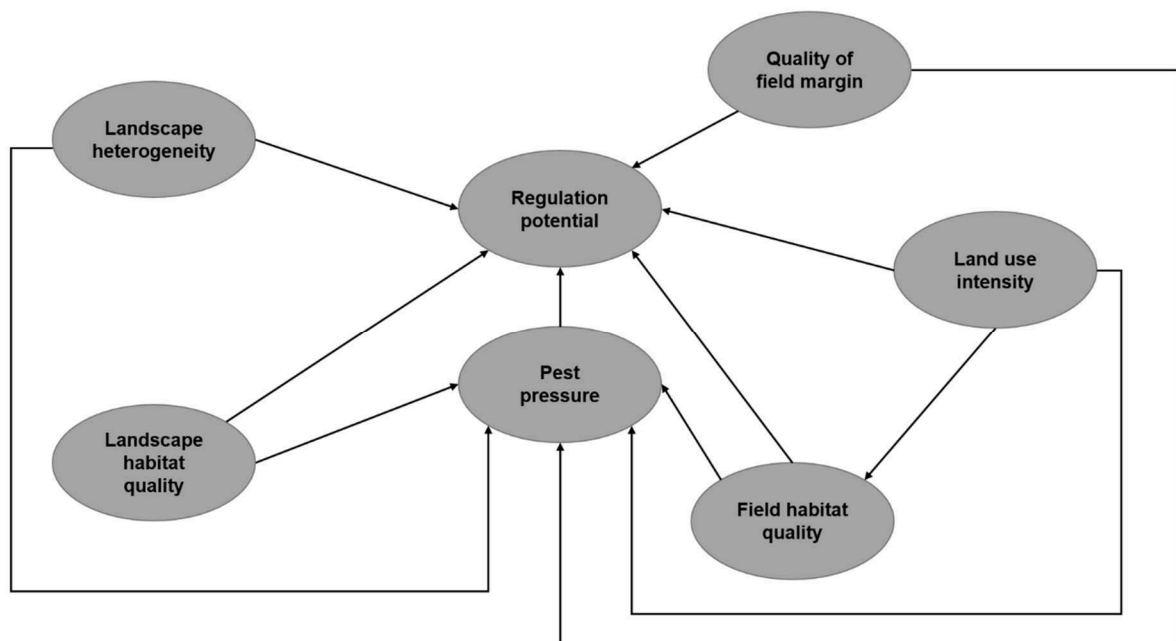


Figure 2.1: the inner model of the PLS-PM with arrows indicating hypothesized causalities (effects).



Second, a measurement model (the `outer model`) links every LV to a unique set of measured variables, MVs (the `manifest variables`), forming `blocks of variables`. Within a block, there are two options for associating the LV to its MVs. In the reflective way, MVs are caused by or reflect their LV. Conversely, in the formative way LV is formed by its MVs. Again, the choice is left to the modeller even if the reflective way offers an interesting panel of model diagnostics (Sanchez, 2013). Our measurement model used the following seven blocks and methods:

- The pest pressure LV, formative, based on a unique MV: herbivore abundance in the field.
- The regulation potential LV, formative or reflective, depending on the herbivore species (see below), based on four MVs: abundance of mummies, parasitoids (adults), ladybugs (adults and larvae) and hoverflies (adults and larvae or just adults depending on the herbivore species).
- The field habitat quality LV, reflective, using four MVs: species diversity, total cover of weeds, cover of grasses and broadleaf weeds.
- The land use intensity, reflective, based on four MVs: deep tillage (yes/no), organic agriculture (yes/no), negative total number of insecticide applications during the cropping season, negative number of spring insecticide treatments.
- The quality of the field margin LV, reflective, based on four MVs: species diversity, cover of entomophilous flowering plants, cover of brassicaceae (same family as the crop), INAFM index.
- The landscape habitat quality LV, reflective, based on three MVs: area proportion of spontaneous vegetation within a radius of 1km, average area of spontaneous vegetation patches, connectivity (HCI).
- The landscape heterogeneity LV, reflective, four MVs: hedgerow density (in m/m²), Shannon diversity index, heterogeneity index, negative grain index.

This last MV illustrates a constraint in PLS-PM development that must take into account by using reflective indicators: the unidimensionality of certain index values. MVs must both reflect their LV's variations and respect their directions (Sanchez, 2013). Taking a negative dimension of positive grain index values guarantees an increase with landscape heterogeneity, which is required to obtain reliable results.

From a technical point of view, the model adjustment relies on an algorithm computing scores for LVs until predictions from the outer and the inner models converge. All the relationships between LVs and within block between an LV and its MVs are linear regressions (see equations in Sanchez, 2013; Puech et al., 2015). The PLS-PM algorithm calculates the path effects (correlation values) between related LVs within the inner model. For every MV in the outer model, its correlation value (`loading`) with LV scores and its communality (squared loading) are computed in analogy to R and R² values of linear regressions. Communalities represent the amount of a MV variability



that is explained by its LV. The model associates to each MV a weight value indicating its contribution to the LV score (hence to the concept strength). As advised by Sanchez (2013), we performed a full model check after fitting the complete model. MVs with load values lower than 0.5 were poorly correlated with their LV (Puech et al., 2015). Poorly correlated MVs were deleted one by one and the model was refitted after each elimination step. We also verified that each MV is more correlated with its LV than with any other block. For the final model, we checked that the reflective blocks are unidimensional with the Dillon-Goldstein's rho parameter being greater than 0.7. The Goodness-of-Fit (GoF) index gave an assessment of model prediction performance. Finally, a bootstrap validation of PLS-PM parameter estimates with 100 resamples was conducted. Path coefficients with confidence intervals including 0 were considered as not significant at a 5% confidence level.

We fitted the same general model separately for aphids and pollen beetles. Sampling distances (5m and 50m in the field) were also treated in separate models. For aphids, the regulation potential LV was formed of natural aphid enemies, hence using the formative way. For pollen beetles, natural enemies can be considered as indicators of the regulation potential LV, we used hence the reflective approach.

For all analyses we used the `pls` package (Sanchez, 2013) in R 3.2.1 (R Core Team 2015), under Rstudio (Version 0.99.467).

3. Results

3.1. PLS-Path modelling of pollen beetle regulation

Two PLS-paths models were fitted to the data of insect abundance recorded in 32 oilseed rape fields, at a distance of 5m and 50m from the field margin respectively. All the other manifest variables were kept the same. Shannon index, mean area of spontaneous vegetation, ploughing and aphid mummies were always discarded from the final model because of their poor correlation with their block variable (loading < 0.5). The cover of entomophilous plants was only retained in the 50m model. All the constructed blocks fulfilled unidimensionality requirements as testified by values of Dillon-Goldstein's rho parameter always greater than 0.77. As expected, cross-loading results (not shown) confirmed that manifest variables were always better correlated with their LV than with any other block. But their loadings and weights showed parameter uncertainty (bootstrap results, not shown). With the 5m data, this was only true for the weights estimated for the hedgerows density and the grain index, both indicators of landscape heterogeneity. With the 50m data, parameters associated to the variables reflecting field margin vegetation and regulation potential were also unreliable. Despite uncertainties on parameters, the Goodness-of-Fit index gave a satisfactory assessment of models' predictive power, with a better performance at 5m than at 50m (GoF=0.54 and 0.40 respectively).



LVs were similarly constructed from their MVs in the models constructed for pollen beetles at 5 and 50 m from the field margin (close parameter values in Table 2.1). MVs weight contributions were generally well balanced within a block. However, landscape heterogeneity was mainly affected by the heterogeneity index and regulation potential was better correlated with adult hoverflies abundance than with other insect data in the 50m model.

Table 2.1: Estimated coefficients for the outer models (measurement models) of pollen beetles regulation, fitted on data recorded at 5m and at 50m from the field margin. All blocks were modelled using the reflective method except for pest pressure (in grey). Black cells indicate manifest variables discarded from the final model (loadings<0.5).

Blocks (LV)	Manifest variables	5m		50m	
		Weights	Loadings	Weights	Loadings
Landscape heterogeneity	Hedgerow Density	0.324	0.738	0.273	0.731
	Shannon index				
	- Grain Index	0.238	0.705	0.301	0.727
	Heterogeneity Index	0.679	0.873	0.670	0.868
Landscape habitat quality	Hanski Connectivity	0.431	0.916	0.421	0.913
	Patches Mean Area				
	Spontaneous Vegetation (%)	0.629	0.962	0.639	0.963
Field margin quality	Species Diversity			0.540	0.567
	Cover of Brassicacea (%)				
	Cover of entomophilous Plants (%)	0.537	0.994	0.382	0.813
	Inafm Index	0.471	0.992	0.448	0.855
Land use intensity	Organic Field	0.463	0.923	0.408	0.892
	Ploughing				
	- Insecticide Frequency	0.387	0.938	0.357	0.921
	- Spring Insecticide Frequency	0.286	0.732	0.388	0.79
Field habitat quality	Cover Of Weeds (%)	0.362	0.956	0.314	0.947
	Cover Of Broadleafs (%)	0.274	0.817	0.275	0.825
	% Cover Of Grasses (%)	0.34	0.731	0.254	0.692
	Species Diversity	0.221	0.822	0.348	0.866
Pest pressure	Pollen Beetle	1	1	1	1
Regulation potential	Aphid Mummies				
	Adult Hoverflies	0.41	0.689	0.714	0.821
	Adult Parasitoids	0.496	0.832	0.427	0.566
	Ladybugs	0.417	0.729	0.241	0.716



Field habitat quality was little affected by land use intensity at both distances ($R^2=0.12$ and 0.13 at 5m and 50m respectively) (Figure 2.2). Variations in insect pest pressure (pollen beetle abundance) were better described by exogenous LVs ($R^2=0.31$ and 0.34 at 5m and 50m respectively) with similar main effects of landscape heterogeneity and land use at both distances. Pest pressure was negatively affected by landscape heterogeneity and field habitat quality but favoured by low intensity systems. Field habitat quality exerted different effects on pest pressure, either positive at 5m from the field margin or negative at 50m. Land use intensity had a double effect on pollen beetles and natural enemies. Low intensity directly favoured insect abundance but exerted a negative indirect effect (except for natural enemies at 50m) through a positive correlation with field habitat quality.

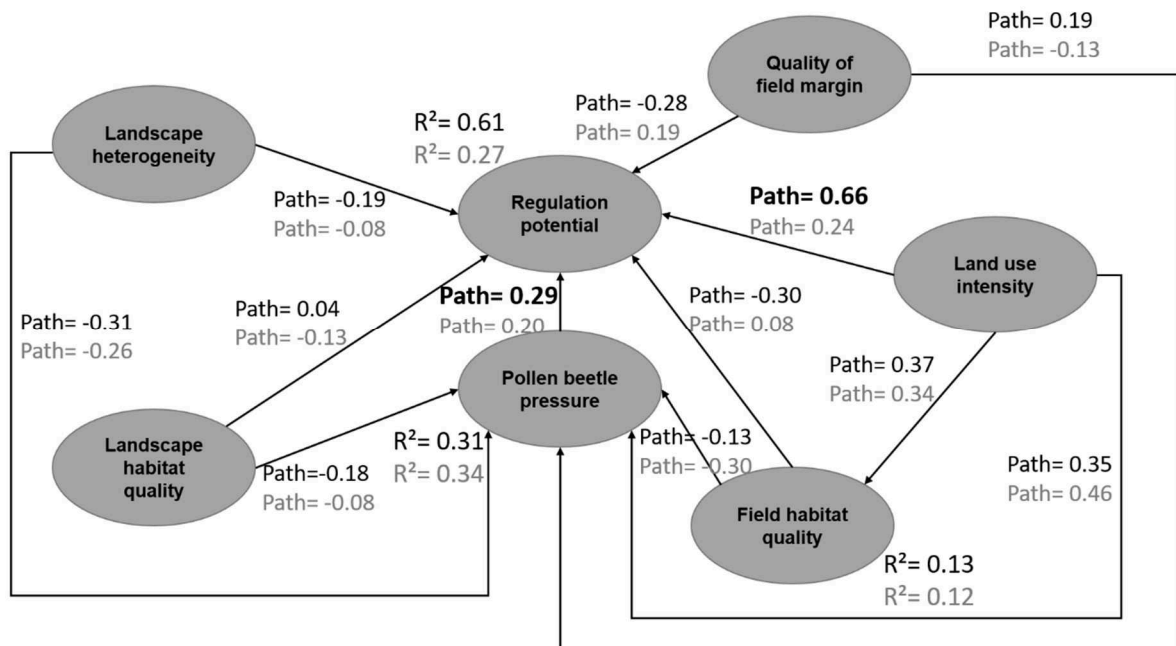


Figure 2.2: PLS-Path Models describing the relationships between endogenous latent variables related to pollen beetle regulation and their exogenous latent variables. Parameters values are given for two models fitted with insect data recorded at 5m (in black) or 50m (in grey) from the field margin respectively. Path: Path-coefficient of the inner model, in bold significant relationships (bootstrap analysis); R^2 amount of endogenous variance explained by exogenous effects.

Using the 6 other LVs, regulation potential was better explained at 5m than at 50m ($R^2=0.61$ and 0.27 respectively). In the 5m model, natural enemy abundance was negatively affected by landscape heterogeneity, field margin quality and field habitat quality. However, these negative effects were compensated by a strong positive effect (path coefficient=0.66) of low intensity systems and, to a lesser degree, by herbivore density (path coefficient=0.3). The land use and the pest density coefficients were the only significant ones in the bootstrap procedure. In the 50m model, regulation potential showed similar relationships with landscape heterogeneity, land use and pest pressure. Compared with the 5m model, opposite results were obtained for all other relationships for the model at 50m.



3.2. PLS-Path modelling of aphid regulation

The mean area of spontaneous vegetation, plant diversity of the field margin, cover of Brassicaceae and ploughing were always discarded from the final model (loading < 0.5). The Shannon diversity index of landscape composition and the abundance of ladybugs were only retained in the 5m model. In the 50m model, adult hoverflies and adult ladybugs showed loading estimates that were little lower than the threshold value but were kept for comparison with the 5m model. All the constructed blocks complied with the unidimensionality requirements. Cross-loadings delivered satisfactory results. Parameter uncertainty was even greater than for pollen beetle models. With the 50m data, only weights estimated for field margin vegetation and agricultural practices variables were significant (bootstrapping). In the 5m model, unreliable weights were attributed to the Shannon index, the heterogeneity index and the regulation potential variables. Despite uncertainties, Goodness-of-Fit were similar to those obtained with models of pollen beetle regulation (GoF=0.48 and 0.39 at 5m than at 50m respectively).

Block construction differed between the two models (Table 2.2). In the 5m model, MVs weight contributions were balanced within a block except for landscape heterogeneity. In the 50m model, some MVs with large weight estimates dominated their respective block while others (weed diversity) hardly affected its related LV (field habitat quality).

Land use intensity showed moderate effects on field habitat quality at both distances ($R^2=0.14$ and 0.12 at 5m and 50m respectively) (Figure 2.3). Variations in insect pest pressure (aphid abundance) were better explained by exogenous LVs at 5m ($R^2=0.31$) than at 50m ($R^2=0.12$). At 5m, pest pressure was positively affected by low intensity systems. Field margin quality showed the strongest negative effect on pest pressure. Both effects were significant in the bootstrap analysis of the 5m model. At 50m, landscape variables played a greater role. Compared with the 5m model, the effects of field margin quality, land use intensity and field habitat quality were reversed. Similarly, to the pollen beetle models, direct effects of land use intensity on aphid abundance were opposite to indirect effects through field habitat quality. The same results were obtained for the regulation potential.

Variations in regulation potential were well explained by the other 6 LVs at 5m and at 50m ($R^2=0.58$ and 0.45 respectively). At 5m, results were very similar to those obtained for pollen beetle regulation, with significant positive effects (path coefficient=0.59) of low intensity systems and, to a lesser degree, of herbivore density compensated by negative effects of the four other LVs. In the 50m model, landscape heterogeneity, field habitat quality and pest pressure favoured natural enemies while landscape quality had a strong negative effect.



Table 2.2: Estimated coefficients for the outer model (measurement model) of aphid regulation, fitted on data recorded at 5m and 50m from the field margin. All blocks were modelled using the reflective method except for pest pressure and regulation potential (in grey). Black cells indicate manifest variables discarded from the final model (loadings<0.5), except for hoverflies and parasitoids.

Blocks (VL)	Manifest variables	5m		50m	
		Weights	Loadings	Weights	Loadings
Landscape heterogeneity	Hedgerows Density	0.12	0.61	0.23	0.68
	S hannon Index	0.36	0.64		
	- Grain Index	0.37	0.73	0.26	0.68
	Heterogeneity Index	0.53	0.81	0.74	0.91
Landscape habitat quality	Hanski Connectivity	0.55	0.95	0.40	0.91
	Patches Mean Area				
	% Spontaneous Vegetation	0.51	0.94	0.66	0.97
Field margin quality	Species Diversity				
	Cover of Brassicacae (%)				
	Cover of entomophilous plants (%)	0.60	0.99	0.44	0.99
	Inafm Index	0.41	0.99	0.57	0.99
Land use intensity	Organic Field	0.46	0.92	0.47	0.92
	Ploughing				
	- Insecticide Frequency	0.37	0.93	0.38	0.94
	- S ring Insecticide Frequency	0.31	0.74	0.30	0.74
Field habitat quality	% Cover Of Weeds	0.34	0.96	0.40	0.98
	% Cover Of Broadleafs	0.29	0.83	0.34	0.87
	% Cover Of Grasses	0.29	0.70	0.30	0.68
	Species Diversity	0.28	0.84	0.14	0.78
Pest pressure	Aphids	1	1	1	1
Regulation potential	Aphid Mummies	0.79	0.76	0.43	0.54
	Adult Hoverflies	0.50	0.47	0.41	0.67
	Adult Parasitoids	0.41	0.40	0.29	0.68
	Ladybugs			0.44	0.69



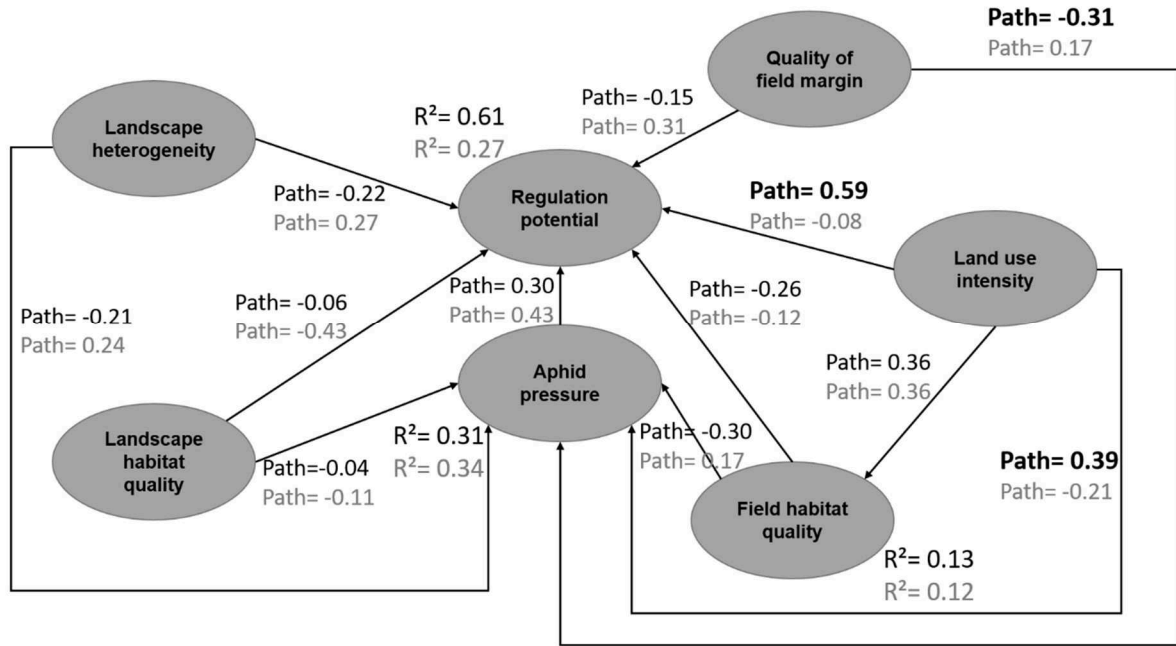


Figure 2.3: PLS-Path Models describing the relationships between endogenous latent variables related to aphid regulation and their exogenous latent variables. Parameters values are given for two models fitted with insect data recorded at 5m (in black) or 50m (in grey) from the field margin respectively. Path: Path-coefficient of the inner model, in bold significant relationships (bootstrap analysis); R²: amount of endogenous variance explained by exogenous effects.

4. Discussion

4.1. Evaluation of the PLS-PM approach

PLS-Path models of herbivore regulation were developed that successfully fitted complex multiple table data. The fitted models included main factors of variation and their interactions at 3 spatial scales (field, field margin and landscape). Factors were theoretical constructs indirectly estimated from observed and calculated variables. This approach allowed taking into account numerous variables. Up to 19 predictive variables were simultaneously included in the same model, with some of them being highly correlated. This would not have been possible with more classical methods such as generalized linear modelling. Lefebvre et al. (2016) recently suggested an alternative approach combining random forest analysis with regression trees. The authors were able to distinguish effects of local and landscape variables on orchard herbivore regulation by an arboreal spider. However, PLS-Path Modelling represents a completely different approach since it is based on a priori knowledge and hypothesized causalities (Lefcheck, 2015). As a predictive method, it seems better adapted to measure relationships between interacting well-founded factors than to test their significance or their interactions.



Our PLS-Path Models were generally well constructed according to diagnostic tools (Sanchez, 2013). However, the aphid model fit on the 50m data was less satisfying and illustrated that the final outer model may be sensitive to the adopted rules of variable deletion. Except for pest pressure, latent variables were always defined by 2, 3 or even 4 measured variables. This result was expected for correlated variables that were intentionally included in the models (e.g. variables describing field weed community). Surprisingly, natural enemy abundances that were weakly correlated also represented a homogeneous block in the models. Hence, regulation potential was well defined by a linear combination of data belonging to different species of three different orders, justifying our conceptual approach. The different models were similar in their outer structure and parameterization, with similar estimates of loadings and/or weights. This is a consequence of fitting models on the same measured variables in each block except for the pest pressure and the regulation potential. It would have been interesting to strengthen the concepts by adding more measured variables per block, for example more predator species associated with potential regulation, but we were constrained by our small sample size. According to Sanchez (2013) that the number of independent observations per MV and per block should be higher than ten.

Parameter uncertainty was the main drawback of our PLS-PM analysis. Over the four model fits (2 herbivores B 2 sampling distances), 41% of the weights and 17% of the loadings estimated in the outer models were not significantly different from 0 according to bootstrap results. The computed confidence intervals were always wide. Uncertainty was much higher for aphids than for pollen beetle outer model, with 39% and 19% of non-significant parameters respectively. Hence, our model structure was better adapted to the regulation of pollen beetles. We also obtained better fits at 5m than at 50m for the two crop herbivore species, with 18% and 40% of non-significant parameters, respectively. Thus, the causal relationships used for model construction better explained herbivore regulation close to the field margin than inside the fields. Recent experimental (Pollier et al., in prep.) and observational (Pollier et al., submitted) studies confirmed that the effect of field margin vegetation on insect populations in the field decreases with the distance to the field margin. Parameter uncertainty affects the predictive quality (Puech et al., 2015) of our models but does not really compromise our approach. More environmental factors need to be included into the models to reduce parameter uncertainty requiring larger data sets.

4.2. Drivers of crop herbivore regulation in agricultural landscapes

The PLS-PM approach enables the relative assessment of the drivers of herbivore regulation.

Land use intensity

We defined land use intensity at field scale but did not consider the heterogeneity of cropping systems at landscape scale (Vasseur et al., 2013). According to the bootstrap results, local land use intensity appeared as the main driver for populations of herbivores and natural enemies in oilseed rape. Puech et al. (2015) also observed a



dominance of local habitat quality over landscape heterogeneity. In our study, six of the 32 fields were under organic farming. The positive effects of organic farming on natural enemies and biodiversity in general are well documented (Hole et al., 2005; Bengtsson et al., 2005; Krauss et al., 2011). These effects can be explained by the proscription of synthetic pesticides, increased and diversified plant resources and a microclimate favouring natural enemies. In oilseed rape, conventional farmers control pollen beetles by spring application of synthetic insecticides (Williams, 2010). Our results show that without such treatments pollen beetle infestation increased at both distances and aphid infestation at 5m. The positive effect of treatment absence was stronger at 5m than at 50m. The result can be explained by a faster colonization of field boundaries after insecticide treatments. The energetic costs of movements and the relative attractiveness of margins may retard the colonisation of inner parts of the crop fields (Heimpel & Jervis, 2005; Wanner et al., 2006). Low land use intensity also improved the field habitat quality as indicated by its positive effect on the weed community. At 5m, an increase in weed species richness and weed cover was always correlated with a decrease in insect abundance. A negative effect on pollen beetles was even predicted at 50m. More diverse weed vegetation and a lower habitat disturbance reduce losses of natural enemies and increases food resources (Landis et al., 2000; Langellotto & Denno, 2004). In particular, spiders and ground beetles that are sensitive to soil disturbance may have benefitted (Driesche et al., 2009).

Field margin quality

PLS-path models also highlighted the effects of field margin quality on populations of herbivores and natural enemies in oilseed rape fields. In our models, the concept of quality was related to insect-plant interaction traits and species diversity. The cover of flowering entomophilous plants and the index of nectar availability were the best predictors of habitat quality. The importance of pollen and nectar as resources for natural enemies of crop herbivores was observed in several studies (Wäckers et al., 2005; Wäckers & van Rijn, 2012, Pollier et al., submitted). In particular, the three natural enemy groups included in our models (parasitoids, ladybugs and hoverflies) depend on or benefit from floral resources. Adult parasitoid longevity and parasitism rates were found to depend on nectar provided by entomophilous plant species (Ganeau et al., 2012; Jamont et al., 2014; Araj & Wratten, 2015). Adult hoverflies rely on nectar and pollen (Wäckers, 2004; Fiedler et al., 2008). A better resource provisioning resulting in higher adult performance increases egg deposition and density of aphidophagous larvae in the field (Laubertie et al., 2012). Gut content analyses and observational studies on ladybugs have shown that adults and larvae also consume nectar and pollen contributing to fitness and predation performance (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005).

Our models predicted a negative effect of field margin quality on the abundance of natural enemies at 5m from the margin but a positive effect at 50m. This result suggests that the attraction of natural enemies by floral resources of field margins may have a negative influence on natural enemy densities in the periphery of the fields and



that these insects are 'trapped' by more attractive field margin structures (associational resistance: Barbosa et al. 2009). An improved quality of field margin resources may also favour intraguild predators attacking the studied natural enemies. Accordingly, such a negative influence of field margin resources on natural enemies was not observed inside the fields at a distance of 50 m from the margin. The dispersal capacity of natural enemies may have increased after feeding on resources in the field margin (Rand et al., 2006).

However, the effect size of the relationships between natural enemy abundance determining regulation potential in our model and field margin quality was relatively small and the relation was not significant in the bootstrap analysis. This may be due to the fact that natural enemy abundance was analysed during the flowering period of oilseed rape when floral resources were available within the crop fields. The effects of spontaneous vegetation on natural enemies are also mediated by their effects on crop herbivores. For example, a higher abundance of crop herbivores in the field margins may attract natural enemies that switch to the crop fields later on (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008). PLS path-models predicted a positive effect of aphid and pollen beetle density on natural enemy density that may be explained by the aggregation of predators on prey patches of high density. Such an aggregation effect is highly desirable for effective regulation of crop herbivores (Bianchi et al., 2010).

Field margin vegetation influenced field populations of aphids in the same way as their natural enemies. Our model predicted a strong negative effect of plant resources on aphids at 5m. This result suggests an indirect effect through the stimulation of natural aphid enemies which is not in agreement with modeled effect on natural enemies (see above). However, other predatory species that were not included in our study may also attack aphids, such as ground beetles and spiders (Ekschmitt et al., 1997; Evans, 2008). The cover of Brassicaceae was never retained as a good predictor of field margin quality in our models. Hence, the effects of margin vegetation on aphids were not mediated by plant species taxonomically related to the crop. Our model predictions do not support the hypothesis that herbivore attack increase by associational susceptibility of crop plants and wild relatives (Le Guigo et al., 2012; Bischoff et al., 2016).

Landscape heterogeneity and quality

In our modelling approach, we tried to resume the effects of landscape features on herbivore regulation by focusing on landscape heterogeneity and habitat quality in 1 km-radius buffers. Heterogeneous landscapes present a higher diversity of land cover types and a better connectivity between habitats, notably the semi natural habitats (Benton et al., 2003). Hence, they generally support a greater biodiversity. We used patches of spontaneous vegetation as a proxy for habitat quality because we already included this type of habitat at field margin scale and were interested in integrating its specific effects at a larger scale.

In general landscape effects were weaker than effects of land use and field margin quality at a local scale. Neither landscape quality, nor landscape heterogeneity had significant effects on regulation potential or crop herbivore densities. We discuss in the



following section the relationships with highest effect size.

The predicted effects of landscape heterogeneity always suffered from parameter uncertainty in our 5m models. This may indicate the dominance of local factors over landscape factors close to field margin. Schaffers et al. (2008) already showed that the local vegetation may better explain arthropod species composition than classical landscape features. In our models, the concept of landscape heterogeneity was mainly driven by a heterogeneity index calculated from land cover configuration and to a lesser extent, by hedgerow length and configuration (grain index). In the study of Puech et al. (2015), these last two variables were the only significant landscape features retained by PLS path-models and positively influenced abundance and species richness of natural enemies. In general, heterogeneity is considered to be positively related to biodiversity because heterogeneity increases the probability of including high quality and complementary habitats (Benton et al., 2003; Tscharrntke et al., 2005; Fahrig et al., 2011). However, the heterogeneity index may also be positively related to landscape fragmentation. The negative effects systematically predicted by our 5m models suggest that oilseed rape herbivores and their natural enemies were negatively affected by habitat fragmentation. At 50m distance, the same result was obtained for pollen beetles but not for aphids. Pollen beetles were predicted to be more susceptible to landscape heterogeneity than to field margin vegetation, at both distances. Several studies have shown that the high mobility of the pollen beetles increase the importance of large-scale landscape structure compared with relatively small-scale features such as margin strips (Thies et al., 2003; Zaller et al., 2008b). Contrary to crop herbivores, the effect of landscape heterogeneity on natural enemies was generally positive. However, not all ladybug species are highly mobile (With et al., 2002), increasing the relative influence of local factors (Bianchi et al., 2010). According to the 5m model of aphid regulation, aphid populations growing near the field margin were more affected by local spontaneous vegetation than by landscape heterogeneity. The density of oilseed rape around our study sites was consistently low (mean cover=3.7%, sd=2.7%). Higher distances between oilseed rape fields limit colonization rates which may explain the negative effect of landscape heterogeneity (fragmentation) on aphid populations at 5m. However, the negative effect predicted for natural aphid enemies at 5m does not support the hypothesis of an improved herbivore regulation in more diverse landscapes (Bianchi et al., 2006).

In our models, the landscape quality variable included habitats of herbaceous vegetation and woody elements (hedgerows) accompanied by strips of herbaceous vegetation. These habitats only accounted for 4.8% (sd=2.3%) of the landscape. Other types of semi-natural elements occupied a much larger area with 19.2% (sd=16.3%) and 12.7% (sd=10.7%) for woodland and grassland respectively. Our study sites showed a huge variability of woodland and grassland cover. Fitting these variables in PLS-path models would have inflated parameter uncertainty. The small area proportion of spontaneous vegetation in our landscape probably may explain the very small effect on aphids and their natural enemies in the 5m model. Interestingly, models developed for pollen beetles predicted moderate negative effects of spontaneous vegetation area at landscape scale and its connectivity on pollen beetles at both distances and on



natural enemies at 50m. These results are in agreement with other studies on relationships between semi-natural habitats and crop herbivores (Bianchi et al., 2006). However, most studies on natural enemies showed a positive relationship to landscape habitat quality (Landis et al., 2000; Veres et al., 2013). Thies et al. (2005) found for example that the proportion of non-crop areas in agricultural landscapes increased aphid parasitism without reducing cereal aphid densities.

4.3. Conclusion

PLS path modelling is a new, promising tool to test complex interactions between crop herbivore regulation and numerous environmental variables affecting regulation. Based on a priori knowledge on interactions, this conceptual and integrative approach summarizes and quantifies causal relationships by estimating relative contributions of involved processes. However, the predictive power of PLS path models may suffer from parameter uncertainty, especially if models are fitted to small data sets showing high variation between observations often occurring in ecological studies. Since largely dependent on a priori assumptions a cautious discussion of model predictions including scientific knowledge on study organisms and systems is required. Thus, PLS path modelling is a complementary approach to less integrative methods.

In our case study, PLS path modelling allowed the assessment of the relative contributions of scale-dependent environmental variables to herbivore regulation in oilseed rape. We demonstrated that local factors such as land use intensity and, to a lesser degree, field margin vegetation are the major sources of variation in the abundance of herbivores and natural enemies. Landscape variables such as heterogeneity and habitat quality measured at a 1km had a smaller influence on these response variables. In the past, interactions between landscape and arthropods have been analyzed for one herbivore group and one associated natural enemy group (Rusch et al., 2010; Thies & Tschardtke, 2010). However, recent reviews (Veres et al., 2013; Schellhorn et al., 2015) highlighted the need to integrate entire herbivore and natural enemy communities to evaluate landscape effects on regulation. Although limited to one crop herbivore group, our PLS path modeling approach was able to integrate a complex set of explanatory variables including several natural enemy groups. We argue that adopting a multi-species approach is a challenge that must be addressed in order to facilitate policy decisions on crop and agricultural landscape management (Benton, 2012).





CHAPITRE 3



CHAPITRE 3 : L'effet de la végétation de bordure de parcelle agricole sur la régulation des ravageurs dans deux cultures d'hiver.

Résumé

La végétation de bordure de parcelle agricole fournit des ressources pour les ennemis naturels des ravageurs des cultures. Cependant, il reste encore à prouver que ces ressources améliorent la régulation des ravageurs dans les champs cultivés et quels sont les espèces végétales et les groupes fonctionnels qui favorisent ce service écosystémique. Une meilleure compréhension des interactions entre la végétation des bordures et la régulation des ravageurs est cruciale pour évaluer les stratégies de gestion et pour concevoir des mélanges de plantes suppressives. Nous avons mené une étude sur 79 champs de blé et de colza dans l'Ouest de la France sur respectivement deux et trois ans (15-16 champs par an et par culture) afin (1) d'analyser les effets de la diversité végétale ou des groupes fonctionnels sur la régulation des ravageurs dans les cultures et (2) d'identifier les espèces au sein des groupes fonctionnels qui améliorent la régulation. Nous avons suivi les ravageurs, les dommages causés par les ravageurs, les taux de parasitisme et les ennemis naturels sur les plantes cultivées à des distances de 5 à 50 m des bordures de parcelles. Le couvert végétal et le stade phénologique de toutes les plantes ont été estimés dans les bordures adjacentes. L'étude a démontré qu'il existait une relation positive entre le couvert des espèces végétales entomophiles en fleurs lors des relevés et les variables réponses liées à la régulation des ravageurs. Cette relation était similaire dans les deux cultures. La diversité végétale et le couvert des espèces végétales taxonomiquement proches de plantes cultivées avaient une plus petite influence sur les ravageurs et les ennemis naturels. Dans le groupe fonctionnel des plantes entomophiles en fleurs, plusieurs espèces étaient significativement corrélées à une meilleure régulation des ravageurs dans les analyses univariées. Les corrélations étaient spécifiques d'un ravageur ou d'un groupe d'ennemis naturels. Pour les techniques d'analyses multivariées, des espèces végétales entomophiles ont été identifiées comme étant liées à plusieurs variables réponses de régulation des ravageurs.

Synthèse et applications. Notre étude a démontré l'importance des espèces entomophiles en fleurs lors des pics d'infestation des cultures par les ravageurs. Les résultats sont utiles pour concevoir des mélanges de semences pour améliorer la régulation des ravageurs dans les cultures. Toutefois, les bordures spontanées riches en espèces entomophiles fournissent également un service écosystémique de régulation important sans besoin d'ensemencement de mélanges coéteux. Ces



espaces ont donc besoin d'être mieux soutenus par les programmes agro-environnementaux pour les maintenir dans les agrosystèmes.

Mots clés

Service écosystémique, interactions plantes-insectes, ennemis naturels, contrôle biologique, végétation de bordure de parcelle agricole



The effect of field margin vegetation on the regulation of herbivores in two winter crops

Anna Pollier ^{1*}, Lucille Guillomo ¹, Yann Tricault ¹, Manuel Plantegenest ², Armin Bischoff ³

¹ UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, anna.pollier@gmail.com, lucille.guillomo@gmail.com, yann.tricault@agrocampus-ouest.fr, ² UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 65 Rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France, manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr, ³ University of Avignon, Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology (IMBE, Aix-Marseille University, CNRS, IRD, University of Avignon), IUT Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon, France, armin.bischoff@univ-avignon.fr

*Correspondence: A. Pollier, Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, Phone : +33 (0) 2 41 22 54 50 ; E-mail : anna.pollier@gmail.com

Key-words: Ecosystem service, plant-insect interactions, natural enemies, biological control, field margin vegetation

Summary

Non-crop vegetation of field margins provides resources for natural enemies of crop herbivores. However, it is still not well known whether resource provisioning improves herbivore regulation within crop fields and which plant species and functional groups favour this ecosystem service. A better understanding of the interactions between field margin vegetation and herbivore regulation is crucial to evaluate management strategies and to design suppressive plant mixtures. We surveyed 79 wheat and oilseed rape fields of Western France for two and three years, respectively (15-16 fields per year and crop) in order (1) to identify plant diversity or functional group effects on herbivore regulation within crop fields and (2) to identify species within functional groups that improve regulation. Herbivores, herbivore damage, parasitism rates and natural enemies were monitored on crop plants at a distance of 5 and 50 m from the field margin. At the same time, the cover and phenological stage of all vascular plants were estimated in the adjacent field margin. The study demonstrated a positive relationship between the cover of entomophilous plant species that were flowering at the survey date and response variables related to herbivore regulation. Although stronger in winter wheat, this relationship was similar in both crops. Plant diversity and the cover of plant species taxonomically close to crop plants had smaller influence on herbivores and natural enemies. Within entomophilous flowering plants, several species were significantly correlated to a better herbivore regulation in univariate analyses. Correlations were specific for just one herbivore or natural enemy group. In multivariate ordination techniques, groups of entomophilous plant species were



identified that are related to several response variables of herbivore regulation. Synthesis and applications. Our study demonstrated the importance of entomophilous species that flowered at peak infestation of crop herbivores. The results are helpful to design seed mixtures improving herbivore regulation. However, spontaneous field margins rich in flowering entomophilous species also provide an important ecosystem service without expensive sowing of seed mixtures and need to be better supported by agri-environmental schemes.

1. Introduction

Agricultural ecosystems are relatively species-poor and biodiversity of agricultural landscapes is concentrated in non-cultivated, semi-natural habitats, such as field margins, meadows, hedgerows and woods (Bianchi et al., 2006; Billeter et al., 2008). As semi-natural habitats provide shelter and resources for natural enemies, crop herbivore regulation is expected to vary with habitat characteristics. While relations between the size and proportion of semi-natural habitats in the surrounding landscape and natural enemy abundance are well documented the role of habitat quality is less well understood (Bianchi et al., 2006; Woltz et al., 2012; Veres et al., 2013). Plant species composition may serve as a proxy of habitat quality for it governs the variation of plant traits mediating plant-insect interactions. In a study on semi-natural grass- and heathlands, the arthropod assemblage composition was better explained by local plant species composition than by the surrounding landscape (Dunning et al., 1992). Plants provide shelter and overwintering sites for natural enemies, and plant species composition determines the herbivore community of field margins representing alternative prey during the absence of crop herbivores (Alhmedi et al., 2006; Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008). Floral resources may increase the fitness of natural enemies that change nutrition during their life cycle (Jacob & Evans, 2000; Siekmann et al., 2001; Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) resulting in an improvement of pest control efficiency (Tylianakis et al., 2004; Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2014). Interactions between plant species and flower visiting natural enemies are often species-specific (Sivinski et al., 2011). So it can be hypothesized that floral resource provisioning for natural enemies strongly depends on plant species composition. Studies testing effects of vegetation composition on pest insects regulation focused on sown wildflower strips (Haaland et al., 2011; Balmer et al., 2013) and grass strips (Lee et al., 2001; MacLeod et al., 2004). Plant species grown in such experimental approaches were selected using expert knowledge on flower attractiveness and results obtained from screening experiments in monospecific stands (Sivinski et al., 2011). However, studies focusing on spontaneous vegetation of semi-natural habitats such as field margins are lacking. Furthermore, previous work was often limited to natural enemy abundances and did not include the effects of floristic composition on crop herbivores and damage (Bianchi et al., 2006; Haaland et al., 2011). Such analyses are needed to test the final outcome of the trade-off between plant-insect interactions favouring natural enemies and those favouring crop herbivores. Wild relatives of crop plants may for example attract crop herbivores and their natural enemies at the same



time. An increase of crop herbivore densities in field margins may increase crop infestation and damage by associational susceptibility (Le Guigo et al., 2012). Bischoff et al. (2016) showed that wild brassicaceae species had a predominantly negative influence on herbivore regulation in brassicaceae crops.

If crop herbivores are better controlled by a diversity of natural enemies (complementarity hypothesis, Dunning et al., 1992), each being attracted and favoured by particular plant species, then a higher diversity of field margin vegetation may improve crop herbivore regulation. Such a positive plant diversity effect on herbivore regulation has been shown in several studies (Balvanera et al., 2006; Dassou & Tixier, 2016 and citations therein). Bischoff et al (2016) found that regulation was even more influenced by the diversity of nectar-producing (entomophilous) plants than by flower density.

A better knowledge on spontaneous vegetation effects is required to identify candidate species for designing wildflower strip seed mixtures. Spontaneously occurring species have already proven to be well adapted to local environmental conditions. So, they present an interesting species pool to expand existing wildflower strip mixtures with often similar and limited species combinations.

In this study, we examine the relationships between the spontaneous field margin flora and the abundance of natural enemies, pest insects and crop damage in two winter crops (wheat and oilseed rape). We focus on (1) the cover of entomophilous, nectar producing plants, (2) the cover of wild relatives of crop plants (same family) and (3) plant species diversity.

We address the following questions:

1. Do plant species composition (functional groups) and diversity of field margins affect crop herbivores and their natural enemies in the field?
2. Are we able to identify species or species groups associated with a better regulation of different herbivores?
3. Are relationships between field margin vegetation and crop herbivore regulation similar in two winter crops often grown in succession and are they also detectable at larger distances from the field margin?

2. Materials and methods

2.1. Study sites and experimental design

The study sites were located in the Maine-et-Loire department of Western France. The agricultural landscape is dominated by wheat, oilseed rape, maize, vegetable fields and permanent grasslands. We used wheat (*Triticum aestivum* and *Triticum durum*) and oilseed rape (*Brassica napus*) as model systems. We selected two taxonomically distant crops with different associated herbivore species to evaluate whether they still share plant species that show similar regulating effects on dominant crop herbivores. A total of 32 winter wheat fields (16 fields in 2014 and 2015) and 47 oilseed rape fields



(15 fields in 2013, 16 fields in 2014 and 2015) was monitored for two and three years, respectively.

2.2. Vegetation surveys

We selected at least 1 m wide field margins with predominantly herbaceous vegetation. All vascular plants were recorded in a survey area of 75 m². Additionally, abundant plant species (more than 50 individuals or cover higher than 4 m² that occurred within a radius of 25 m but outside the survey area were included with the lowest possible score (0.01% cover). Percentage cover of each plant species was observed once per season in May for oilseed rape and in June for wheat. The percentage of flowering plants was estimated for each species. The cover of flowering plants was calculated by multiplying plant cover and flowering percentage of all recorded plant species.

2.3. Arthropod observations and surveys

Crop herbivores, related damage and natural enemies were recorded in each field at a distance of 5 and 50 m from the vegetation survey plot in the field margin (Fig. 1). The survey dates corresponded to the main phenological stages of crops and peak attack of major crop herbivores.

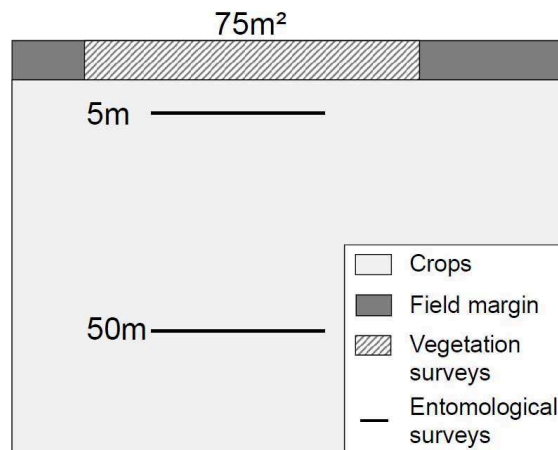


Figure 3.1: Experimental design

Wheat was monitored twice a year in early and late June, at stages of spikelet emergence and early milk ripening. These two stages usually coincide with the peak occurrence of two major pests, cereal leaf beetles (*Oulema* sp., larvae) and cereal aphids (*Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*). In each wheat field and for each sampling date, 50 randomly chosen tillers per distance were observed. Pests and predators, ladybugs (*Coccinellidae* sp.) and hoverflies (*Syrphidae* sp.), were counted on each tiller. Aphid parasitism rate (Hymenoptera, various species) was estimated for each of the two distances, by dividing the total number of mummies observed on tillers by the sum of aphid and mummy numbers. Crop damage was assessed for cereal leaf beetles as the mean percentage of defoliation.

Oilseed rape was monitored three times a year in April, May and June at stages of flower bud appearance, flowering peak and early fruiting. These stages characterise



peak attack by pollen beetles, aphids and pod midges often following pod weevil attack. In each oilseed rape field and for each sampling date, 20 randomly chosen plants per distance were observed. In April, pollen beetle (*Meligethes aeneus*) adults were captured using a suction sampler (Stihl sh 86-d) and counted. In May, stem weevil damage (*Ceutorhynchus napi*) was recorded (yes/no) and the main flowering stem of the 20 observed plants per distance was harvested to count pollen beetle larvae. Larvae were dissected to check for the presence of parasitoid eggs. In June, aphids (*Brevicoryne brassicae*), adult parasitoids (dominant species: *Diaeretiella rapae*), hoverflies (*Syrphidae* sp.) and ladybugs (*Coccinellidae*, sp.) were counted on the 20 plants. Aphid parasitism was calculated from aphid and mummy numbers as for wheat. Pod damage (yes/no) caused by fruit weevils (*Ceutorhynchus assimilis*) and pod midges (*Dasineura brassicae*) were recorded on the main inflorescence of the 20 observed plants per distance.

2.4. Data analysis

The relationships between the floristic composition of field margins and the abundance of pests and natural enemies, the parasitism rates and the crop damages were tested using generalised linear models (GLM). Analyses were run separately for the two crop species (wheat, oilseed rape) and distances (5m, 50m). Observation dates within the same year were pooled if the same insects or damage types were observed twice. Only sufficiently represented response variables (>50% of the fields) were included in the analyses. In order to avoid overparametrisation of statistical models, the analyses were run in two steps. In a first step, plant species number (diversity), the cover of entomophilous flowering plants and the cover of taxonomically related plants (poaceae for wheat and brassicaceae for oilseed rape) were used as explanatory variables. The bioflor database (Klotz et al., 2002) was used to identify entomophilous plants. Only species flowering at the survey date were included in this category. Year was fitted as a blocking factor to account for potential variation between years. This variation includes potentially different climatic and site conditions since fields within crops were not the same. In a second step, we analysed relationships between response variables and individual plant species within the plant functional group providing the best model fit in the first step. Plant species occurring in less than one third of the field margins were omitted from this analysis. In both steps, we applied a stepwise backward procedure (step AIC in RStudio, Version 0.99.473, MASS package) to identify the best models using Akaike's Information Criterion (AIC). The percentage damage of cereal leaf beetle was $\arcsin[\sqrt{x/100}]$ -transformed to improve normality. GLM was then fitted assuming a normal distribution and an identity link. For presence/absence data such as aphid and pollen beetle parasitism and oilseed rape fruit and stem damage, a GLM assuming a binomial distribution with a logit link function was fitted. Count data such as the abundance of crop herbivores or their natural enemies were analysed using a poisson distribution with log link function. When overdispersion was detected, models were fitted using a negative binomial or quasibinomial distribution for count and presence/absence data, respectively.



Plant species tested in the second step of the factorial analyses were also used to build up multivariate models analysing relations between plants (explanatory variables) and the entire set of response variables. This approach allows a synthetic evaluation of potential plant species effects on herbivore regulation and facilitates comparisons between wheat and oilseed rape crops. Since effects were stronger at a distance of 5m from the field margin, we only present ordination plots for this shorter distance. In order to decide whether a linear or a unimodal approach is better adapted to the data set, a Detrended Correspondence Analysis (DCA) was ran on response variables (Canoco 5). The gradient length was much lower than 3 standard deviations (1.3 for wheat, 1.6 for oilseed rape), advocating for a unimodal approach (Braak & Smilauer, 2012). We finally used a Redundancy Analysis (RDA) as a method constraining explanatory variables in a unimodal model. Count data were log-transformed and percentage values were arcsin[sqrt(x/100)]-transformed prior to analysis in order to improve normality.

3. Results

3.1. Effects of plant diversity and functional groups

We found 302 plant species in total of which 153 species were common to both crops. No substantial differences in plant diversity and cover of entomophilous species were found between years and crops (Fig. 2). The cover of crop-related plants was much higher in wheat field margins (poaceae) than in oilseed rape margins (brassicaceae).

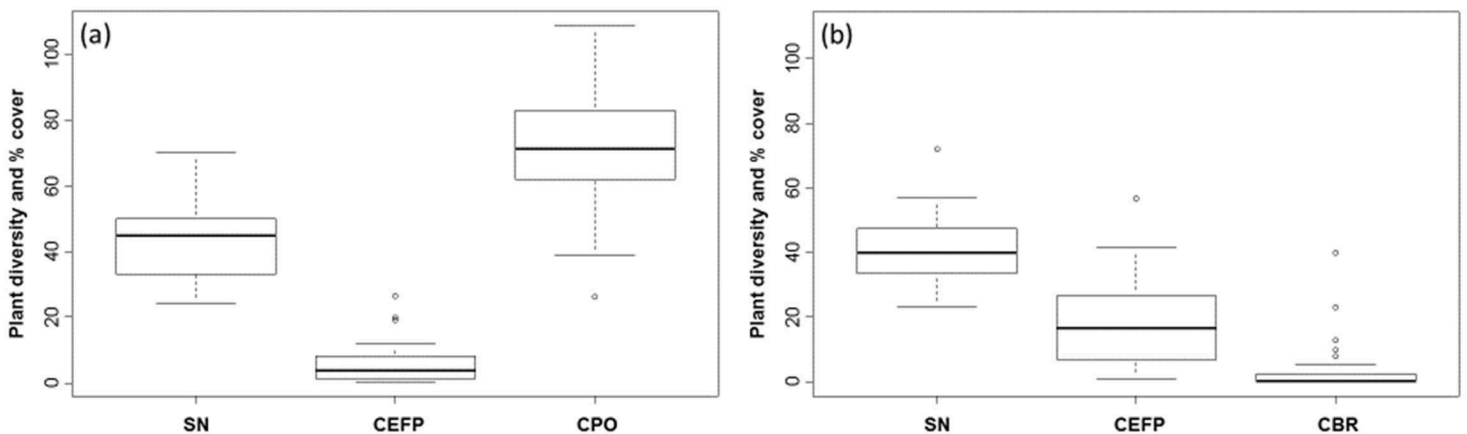


Figure 3.2: Cover of plant functional groups (CEFP: entomophilous flowering plants, CPO: Poaceae, CBR: Brassicaceae) and diversity (SN) in wheat (a, 2014 and 2015) and oilseed rape fields (b, 2013, 2014 and 2015).

In both crops (Tables 1, 2), the number of significant correlations between field margin vegetation and response variables was greater at 5m than at 50m indicating a dilution of vegetation effects with increasing distance from field margins. However, for three response variables (ladybug abundance in both crops, aphid abundance in oilseed



rape) vegetation effects only occurred at a distance of 50 m. In both crops, the cover of entomophilous species best explained crop herbivore regulation with predominantly positive correlations to natural enemy abundances and negative correlations to crop herbivore abundance or damage (Tables 1,2; Fig. 3). In winter wheat, neither total diversity nor the cover of wild crop relatives were correlated to response variables. In oilseed rape, diversity and the cover of wild crop relatives showed some significant correlations with response variables but diversity effects on crop herbivore regulation were predominantly negative.

Table 3.1: Relations between plant species composition and crop herbivore/natural enemy abundance, parasitism and crop damage in wheat fields at a distance of 5 and 50m from field margins. Estimates and significance levels of explanatory variables are presented for the best model (lowest AIC). -: not retained by step AIC, P<0.05 * P<0.01 ** P<0.001 ***, ns: not significant.

Distance 5m	Plant species number	Cover of entomophilous flowering plants	Cover of poaceae	Year
Aphids	-	-	-	-2.432***
Leaf beetle larvae	-	ns	-	-
Leaf beetle larvae damages	-	-	-	ns
Ladybugs	-	-	-	-1.322*
Hoverflies	-	0.066*	-	-
Aphid parasitism	-	0.011**	-	0.289***
Distance 50m	Plant species number	Cover of entomophilous flowering plants	Cover of poaceae	Year
Aphids	ns	-	-	-2.796***
Leaf beetle larvae	-	-	-	-
Leaf beetle larvae damage	-	-	-	ns
Ladybugs	-	0.059**	-	-
Hoverflies	-	-	-	-
Aphid parasitism	-	-	-	0.224**



Table 3.2: Relations between plant species composition and crop herbivore/natural enemy abundance, parasitism and crop damage in oilseed rape fields at a distance of 5 and 50m from field margins. Estimates and significance levels of explanatory variables are presented for the best model (lowest AIC). -: not retained by step AIC, P<0.05 * P<0.01 ** P<0.001 ***, ns: not significant.

Distance 5m	Plant species number	Cover of entomophilous flowering plants	Cover of brassicaceae	Year
Pollen beetles	-	-	-	-0.976*
Pollen beetle larvae	-	-	ns	0.619**
Aphids	ns	-0.099**	ns	2.581***
Pod damage	-	-	-	-
Stem damage	-0.021*	-	-0.024*	-
Ladybugs	-	-	-	-
Parasitoids	-	ns	-	-
Aphid parasitism rate	-	-	-	ns
Pollen beetle larvae parasitism	-0.011*	-0.012*	0.021**	0.403***
Hoverflies	ns	-	-	-0.62*
Distance 50m	Plant species number	Cover of entomophilous flowering plants	Cover of brassicaceae	Year
Pollen beetles	-	-	-	-1.014*
Pollen beetle larvae	-	-	-	0.514*
Aphids	0.104***	-	-	1.975***
Pod damage	ns	-	-	-
Stem damage	-	ns	ns	0.405***
Ladybugs	-	0.0567*	ns	-
Parasitoids	-	-	-	-0.924*
Aphid parasitism rate	-	-	-	ns
Pollen beetle larvae parasitism	-0.022***	-	-	-
Hoverflies	-	-	-	ns

In winter wheat, the cover of entomophilous flowering plants was positively correlated with aphid parasitism and hoverfly abundance at 5m and with ladybug abundance at 50m suggesting a better control of aphids (Tab. 1, Fig 3a). However, aphid abundance was not significantly related to any of the tested plant functional groups. In oilseed rape, the cover of entomophilous flowering plants was positively correlated with ladybug abundance at 50m and negatively with aphid abundance at 5m again suggesting a positive effect on aphid control. However, the correlation to pollen beetle larvae parasitism at 5m was negative (Fig. 3b). Stem damage decreased and pollen beetle parasitism (all at 5m) increased with the cover of wild brassicaceae species. Plant diversity was positively correlated with aphid abundance (50m) and negatively correlated with stem damage (5m) and pollen beetle parasitism (5 and 50m).



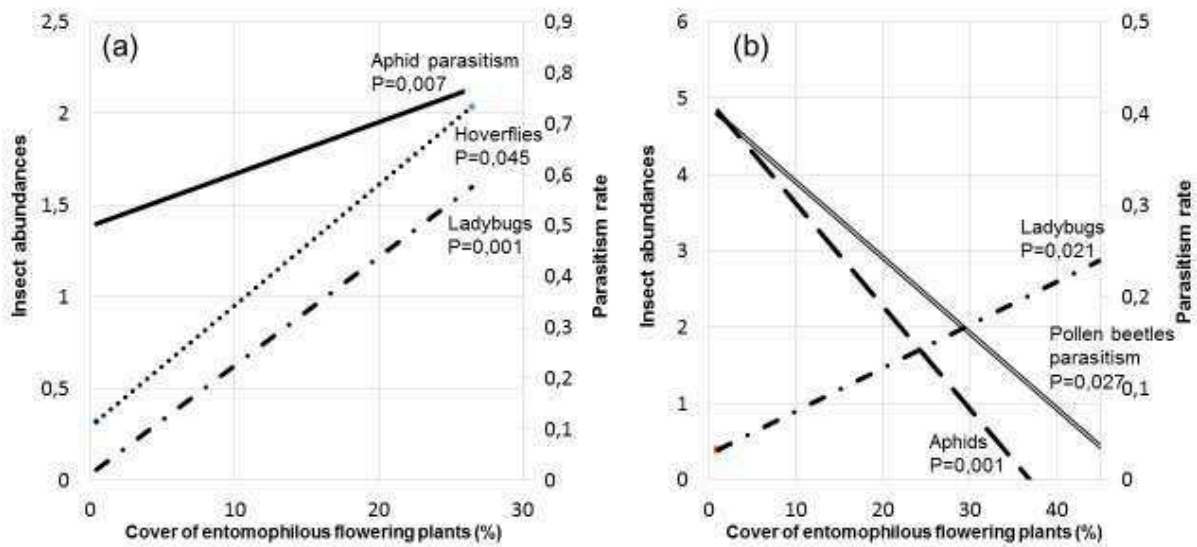


Figure 3.3: Relationships between flowering entomophilous plants and response variables using parameter estimates of Generalized Linear Models (GLM). a) Winter wheat, b) Oilseed rape. P: P-value of GLM.

3.2. Identification of plant species related to herbivore regulation

Since the cover of entomophilous flowering plants was best related to herbivore regulation in both crops, we tested which species within this group contributed most to regulation. Wheat and oilseed rape margins shared five species among the most frequently surveyed. Five other species were different or very rare in the margins of one of the two crops. Only *Papaver rhoeas* cover showed a significant correlation to response variables in both crops (Table 3) with a positive correlation to hoverfly abundance in wheat and a negative correlation to aphid abundance in oilseed rape, suggesting a role in aphid control. *Galium mollugo* and *Rosa canina* cover was positively correlated to aphid parasitism in winter wheat and *Sonchus asper* cover to pollen beetle parasitism in oilseed rape.



- Chapitre 3 -

Table 3.3: Relationships between entomophilous flowering plants species, natural enemy abundance and parasitism rate in wheat (A) and oilseed rape (B) fields. The model was only applied to response variables significantly correlated to the total cover of flowering entomophilous species. Estimates and significance levels of explanatory variables are presented for the best model (lowest AIC). -: not retained by step AIC, P<0.05 * P<0.01 ** P<0.001 ***, ns: not significant.

A) Wheat	G.aparine	G.mollugo	G.dissectum	P.rhoeas	V.sativa	B.perennis	L.vulgare	R.bulbosus	R.canina	T.pratense
Hoverflies 5m	ns	ns	-	0,837*	-	-	ns	-	-	-
Ladybugs 50m	-	-	-	ns	-	-	-	ns	-	-
Aphid parasitism 5m	-	0,087**	-	-	ns	-	-	-	0,284*	-
B) Oilseed rape	G.aparine	G.mollugo	G.dissectum	P.rhoeas	V.sativa	G.molle	S.latifolia	S.arvensis	S.asper	V.persica
Aphids 5m	-	-	-	-0,639*	-	-	-	-	-	ns
Ladybugs 50m	-	-	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
Pollen beetle parasitism 5m	-0,018**	-	ns	ns	ns	ns	-	-	0,036**	-

These relationships were also visible in multivariate analyses taking into account the whole community of entomophilous flowering plants and the entire set of response variables (Fig. 4). However, the DCA did not always separate response variables that are positively and those that are negatively related to crop herbivore regulation. For example, in winter wheat aphid and ladybug abundance as well as hoverfly and leaf beetle abundances occurred together in the explanatory - response variable biplot. Nevertheless, some general trends can be identified. In winter wheat, a group of four species increased aphid parasitism and reduced aphid abundance (but also ladybug abundance) at the same time: *Galium mollugo*, *Rosa canina*, *Trifolium pratense* and *Leucanthemum vulgare*. *Papaver rhoeas* was positively related to hoverfly abundance (but also to leaf beetle abundance) and negatively to leaf beetle damage. In oilseed rape, the overlap of response variables representing crop herbivory with those representing natural enemies was even stronger than in winter wheat. A group comprising *Veronica persica*, *Galium aparine*, *Silene latifolia* and *Geranium molle* favoured aphid parasitism and was negatively correlated with pollen beetle abundance (larvae and adults). The influence on parasitoids and pollen beetle parasitism was, however, negative. *Papaver rhoeas* correlated negatively to three major crop herbivores: pollen beetles (larvae), stem weevils (damage) and aphids.

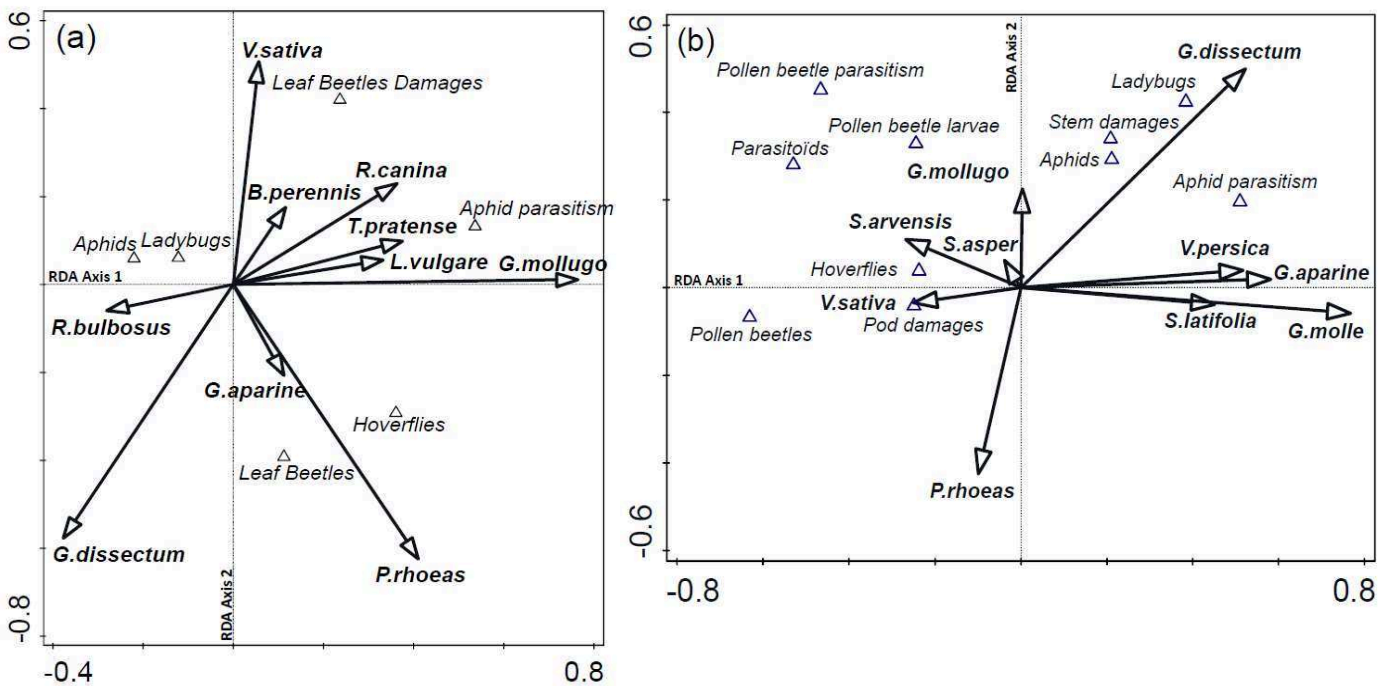


Figure 3.4: Ordination biplots (first and second axis) of Redundancy Analysis (RDA) showing relations between explanatory (entomophilous plant species) and response variables (crop herbivores, crop damage and natural enemies). a) Winter wheat, explained variation: 16.5%, b) Oilseed rape, explained variation: 23.9%.



4. Discussion

4.1. Plant diversity and functional groups

In both crops field margins, we found a similarly high plant diversity but considerable variation in plant species composition between fields and between crops. The total number of plant species was as high as in a previous study on field margins of the same region but bordering brassicaceae vegetables (Bischoff et al., 2016). Margin vegetation may be influenced by adjacent habitats such as wetlands, dry meadows or mesophilic grasslands but also by soil cultivation favouring Annuelle weeds. This ecotone character of margins increases species richness compared to adjacent non-ecotone habitats (Cordeau et al., 2012).

Plant diversity and functional groups of field margins significantly influenced insect communities (natural enemies, crop herbivores, parasitism and damages) in the adjacent field. In agreement with Schaffers et al. (2008), the results showed that the local plant community is an important predictor of arthropod communities. Correlations were in general weaker at a distance of 50m than close to the margins, at 5 m. Such a dilution of vegetation effects on arthropods and on crop herbivore regulation had also been found in other studies (Collins et al., 2002; Tylianakis et al., 2004). It may be explained by the energetic costs of movements and the relative attractiveness of margins preventing natural enemies from moving into the field (Heimpel & Jervis, 2005; Wanner et al., 2006). However, some correlations occurred at a distance of 50m only, notably the positive relationship between ladybug abundance in both crops and the cover of flowering entomophilous species. Indirect effects, such as competition with other natural enemy groups, resulting in a lower availability of prey, may have contributed to the absence of significant effects close to the field margin.

Entomophilous plant species that flowered at the survey dates showed the strongest correlations with the tested response variables. Relations to crop herbivores and damage were negative and those to natural enemy abundance or attack (parasitism) were generally positive except for pollen beetle parasitism. These results confirmed the findings of Bischoff et al. (2016) obtained for phytometer crop plants placed into the field margins. The present study showed that positive effects (or correlations) of entomophilous plant species on the regulation of crop herbivores can also be detected within the crop fields. In particular, positive correlations were found between entomophilous plants cover and aphid parasitism rate (wheat), and the abundances of two major groups of natural enemies of aphids: hoverflies (wheat) and ladybugs (both crops). It is well known that adult hoverflies rely on nectar resources (Wackers, 2004; Fiedler et al., 2008). A better resource provisioning resulting in higher adult performance increases egg deposition and density of aphidophagous larvae in the field (Laubertie et al., 2012). Recently, similar results were obtained for parasitoids also feeding on nectar. Adult longevity and parasitism rates were found to depend on nectar provided by entomophilous plant species (Gineau et al., 2012; Jamont et al., 2014; Araj & Wratten, 2015). In contrast to hoverflies and parasitoids, adult ladybugs are



predominantly predators and the consistently positive correlation of ladybug abundance and entomophilous plant cover seems to be surprising. However, gut content analyses and observational studies have shown that adult and larval ladybugs also consume nectar and pollen contributing to fitness and predation performance (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005). Additionally, ladybugs may have been attracted by aphids feeding on flower stalks of entomophilous plant species and representing alternative prey (Griffiths et al., 2008).

Our results did not confirm the hypothesis that plant species taxonomically related to the crops increase pest attack and damage by associational susceptibility (Le Guigo et al., 2012; Bischoff et al., 2016). Whereas no significant correlations were found between wild poaceae cover and response variables in wheat, a positive influence of wild brassicaceae on the regulation of two crop herbivores was observed in oilseed rape, close to the field margin. Such a contribution to natural pest control may be explained by associational resistance (Barbosa et al., 2009; Le Guigo et al., 2012). The wild congeners of oilseed rape may be more attractive to herbivores preventing them from moving into the crop fields. A higher abundance of crop herbivores in the field margins may also attract natural enemies that switch to the crop fields later on (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008).

Also against our expectations, we found few and predominantly negative correlations between plant diversity and crop herbivore regulation in oilseed rape, and no significant correlations for wheat. In most studies of a recent meta-analysis, predators responded positively to plant diversity and specialist herbivores showed a corresponding negative response ((Dassou & Tixier, 2016). Niche complementarity may explain such a positive relationship. Flower visiting natural enemies of crop herbivores often use different plant species as a resource (Heimpel & Jervis, 2005; Stang et al., 2006) and higher plant diversity results in a higher natural enemy diversity increasing the regulation potential (Campbell et al., 2012). In our study, the quantity of flowering entomophilous plants clearly overruled diversity effects in a multifactorial analysis suggesting that the quantity of floral resources is more important than plant diversity.

4.2. Identification of plant species related to herbivore regulation

Within entomophilous flowering plants, several species could be identified that are linked to a better herbivore regulation such as *P. rhoeas* in both crops, *G. mollugo* and *R. canina* in wheat and *S. asper* in oilseed rape. However, correlations were specific for just one herbivore or natural enemy group. Positive effects of *P. rhoeas* on natural enemies have already been shown in early studies. A screening experiment testing 52 plant species in monospecific stands close to winter wheat revealed a good overall score of the species hosting generalist and specialist enemies of wheat herbivores (Frei & Manhart, 1992). A recent study comparing the resource provisioning for pollinators showed that this species produces high pollen quantity (volume) whereas nectar sugar reward is rather low (Hicks et al., 2016). The *Sonchus* species *S. oleaceus*, *S. asper* and *S. arvensis* are on the other hand highly nectar rewarding and in particular *Sonchus asper* considerably contributed to the total nectar production of



a tested plant community (Hicks et al., 2016). So there is some evidence that positive interactions between crop herbivore regulation and flowering plants are mediated by the provisioning of floral resources. However, no particular trait can be linked to all four plant species and a complementarity of different traits seemed to be more important to improve herbivore regulation.

The multivariate analysis allowed drawing more general conclusions on plant species effects in a plant and animal community context. In winter wheat, positive effects of three already mentioned plant species (*P. rhoeas*, *G. mollugo*, *R. canina*) on aphid regulation (hoverfly abundance and aphid parasitism respectively) were also apparent in DCA biplots. Additionally, *Leucanthemum vulgare* and *Trifolium pratense* were correlated to higher aphid parasitism rate and lower aphid number. Both species received good scores in the screening experiment of Frei & Manhart (1992). *L. vulgare* produces high quantities of floral resources whereas *T. pratense* is much less rewarding Hicks et al. (2016) suggesting that the positive influence of *T. pratense* is related to other habitat functions.

Contrary to aphid parasitism and hoverflies abundance in winter wheat, the position of natural enemies and crop herbivore abundance or damage is often not clearly separated in oilseed rape DCA biplots. Natural enemies occur together with their prey/host such as pollen beetle larvae and pollen beetle parasitism, aphids and aphid parasitism or aphids and ladybugs (also in winter wheat). These correlations complicate the interpretation of results, in particular the evaluation of causality. A higher abundance of natural enemies may result from better resource provisioning by the adjacent vegetation but also from a higher prey (crop herbivore) density. In focussing on damage and crop herbivore abundance as response variables more closely linked to crop yield, some general trends are also visible in oilseed rape. *P. rhoeas* cover was negatively correlated to aphid infestation and stem damage, and a group of four species (*V. persica*, *G. aparine*, *S. latifolia*, *G. molle*) was opposite to pollen beetle (adult and larvae) abundance and pod damage.

4.3. Conclusions and implications

Our study demonstrated the importance of entomophilous species, flowering at peak infestation of crop herbivores suggesting that the amount of floral resources is a key factor in herbivore regulation. Contrary to previous studies, this effect was not limited to field margins and could be shown inside crop fields (Frei & Manhart, 1992; Sivinski et al., 2011; Bischoff et al., 2016). It was apparent down to the trophic level of crop plants and their herbivores and it was demonstrated for spontaneous field margin vegetation in contrast to wildflower strip studies using artificial plant communities or monospecific stands (Sivinski et al., 2011; Balmer et al., 2013; Tschumi et al., 2015). Although stronger in wheat, the positive relationship between variables of crop herbivore regulation and the cover of flowering entomophilous plants was found in both tested crops. We identified plant species within this functional group improving herbivore regulation but in most cases the relationship was limited to one response variable. The result highlights the importance of plant diversity offering complementary



floral traits although relationships between total diversity and herbivore regulation were relatively weak or negative.

A correlative approach relating vegetation characteristics and herbivore regulation is useful to identify candidate species for designing seed mixtures improving regulation services. Contrary to classical wildflower strip studies using monospecific stands or early successional stages of sow mixtures (Haaland et al., 2011; Sivinski et al., 2011; Tschumi et al., 2015), it allows testing plant species and functional group effects in a late successional, semi-natural community context. Our study showed that spontaneous field margins rich in flowering entomophilous species provide an important biocontrol service without expensive sowing of seed mixtures. Denys & Tschamtké (2002) found that arthropod species richness and predator-prey ratios were as high in spontaneous field margin vegetation as in sown wildflower strips. The high regulation potential of spontaneous field margin vegetation needs to be better supported in agri-environmental schemes currently focussing on wildflower strips (Haaland et al., 2011). Financial support should be linked to an appropriate management protecting margins from early cutting (until peak infestation of crop herbivores), shrub encroachment, fertiliser input and pesticide drift.

5. Acknowledgements

We thank E. Chenu for her technical assistance and T. Sollet, A. Saphore and S. Le Barazer for their help in the field. We also thank all farmers who participated in our study for hospitality and information provided. The project was funded by the French National Research Agency (ANR, 'PEERLESS') and the chair Ecologically Intensive Agriculture (AEI).





CHAPITRE 4



CHAPITRE 4 : Utilisation de l'isotope stable ^{13}C pour étudier l'absorption du nectar extrafloral par les parasitoïdes dans des conditions contrôlées et sur le terrain.

Résumé

Les hyménoptères parasitoïdes sont des ennemis naturels importants des ravageurs des cultures. Ils se nourrissent durant le stade adulte sur les ressources florales (nectar, pollen et/ou miellat). Le nectar extrafloral est une autre source de sucre facilement accessible aux parasitoïdes adultes. Nous avons développé une méthode originale de marquage de nectar basée sur l'injection d'une solution sucrée marquée dans la tige de la plante afin d'analyser l'absorption du nectar par les parasitoïdes (méthode du cotton wick). Cette méthode a été utilisée pour enrichir artificiellement le nectar extrafloral (EFN) des bleuets, *Centaurea cyanus* L. (Asteraceae), avec l'isotope stable ^{13}C . Nous avons analysé (1) le transfert du ^{13}C de la solution sucrée au nectar extrafloral, (2) l'absorption du nectar marqué par des parasitoïdes dans des conditions de laboratoire, et (3) la capacité de la méthode à discriminer, dans un champ de colza (*Brassica napus* L., Brassicacées), des parasitoïdes marqués (i.e. ceux qui se sont nourris sur les bleuets marqués situés en bordure du champ) et non marqués afin de suivre les mouvements des parasitoïdes à partir de la bordure du champ. Le nectar extrafloral de toutes les plantes tests était marqué au ^{13}C . La plupart des parasitoïdes (66%) ont été identifiés comme marqués après 96 h d'exposition aux plantes marquées dans le laboratoire. On a aussi détecté des parasitoïdes marqués dans le champ de colza, mais le taux de détection était de seulement 1%. Les expériences démontrent clairement que la méthode cotton wick est appropriée pour marquer le nectar extrafloral et les parasitoïdes se nourrissant de ce nectar marqué. Des recherches supplémentaires sont nécessaires concernant la quantité de nectar extrafloral à marquer pour obtenir un niveau de marquage suffisant pour suivre les mouvements des parasitoïdes dans les champs.

Mots clés

Agroécosystème, bande fleurie, méthode de marquage, *Diaeretiella rapae*, *Centaurea cyanus*, *Brassica napus*, Hyménoptera, Braconidae, Asteraceae, colza, EFN



Using the stable isotope marker ^{13}C to study extrafloral nectar uptake by parasitoids under controlled conditions and in the field

Anna Pollier^{1*}, Simon Dosdat¹, Yann Tricault¹, Armin Bischoff², Manuel Plantegenest³ & Bruno Jaloux¹

¹Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, Angers, France, ²University of Avignon, UMR IMBE Aix-Marseille University, CNRS 7263, IRD 237, Avignon, France, and ³Agrocampus Ouest, UMR 1349 IGEPP, Rennes, France

*Correspondence: A. Pollier, Agrocampus Ouest Centre d'Angers, 2 rue Le N \times tre 49045, Angers Cedex 1, France. E-mail: anna.pollier@agrocampus-ouest.fr

Accepted: 16 May 2016

Abstract

Parasitic wasps are prominent natural enemies of crop pests. They usually feed on floral resources during the adult stage (nectar, pollen, or honeydew). Extrafloral nectar is an alternative source of sugar easily accessible to adult parasitoids. We developed an original method of nectar labelling based on the injection of labelled sugar solution into the plant stem in order to analyze the nectar uptake by parasitoids (cotton wick method). This method was used to artificially enrich extrafloral cornflower, *Centaurea cyanus* L. (Asteraceae), nectar with the stable isotope ^{13}C . We analyzed (1) the transfer of ^{13}C from the sugar solution into extrafloral nectaries, (2) the uptake of labelled nectar by parasitoids under laboratory conditions, and (3) the ability of the method to discriminate, in an oilseed rape (*Brassica napus* L., Brassicaceae) field, between labelled (i.e., those who have fed on labelled cornflowers located adjacent to the field) and unlabelled parasitoids to track parasitoid movements from the margin into the field. The extrafloral nectar of all test plants was ^{13}C -labelled. Most (66%) of the parasitoids were identified as marked after 96 h of exposure to labelled plants in the laboratory. We could also detect labelled parasitoids inside the field, but the detection rate was only 1%. The experiments clearly demonstrate that the cotton wick method is appropriate to label extrafloral nectar and parasitoids feeding on this labelled nectar. Further research is needed on the amount of labelled extrafloral nectar required to obtain a sufficient marker level to track parasitoid movements in the field.

Key words: agroecosystem, flower strips, labelling method, *Diaeretiella rapae*, *Centaurea cyanus*, *Brassica napus*, Hymenoptera, Braconidae, Asteraceae, oilseed rape, EFN



1. Introduction

Many parasitic wasps mainly use nectar and, to a lesser degree, pollen as food resources (Wäckers, 2000). Adult parasitoids foraging in the field switch between host-searching and feeding on plant-derived sugar sources depending on their nutritional state (Desouhant et al., 2010; Rusch, Suchail, et al., 2012). In order to meet their energetic needs (sugar, amino acids), many parasitoid species visit floral resources at least once a day (Lee et al., 2004; Venzon et al., 2006). Feeding on floral resources increases fecundity, longevity, and dispersal capacity of the females (Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) and may, therefore, be beneficial for pest control efforts (Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2013, 2014). Hence, sowing nectar-producing plants at the edge of crop fields is expected to facilitate floral resource provisioning of adult parasitoids searching for larval hosts in the crop field, in particular before or after the flowering period of the crop, or if the floral nectar of the crop plant is not accessible to parasitoids. Sown wildflower strips have the potential to increase local parasitoid abundance and parasitism rate inside the field (Lee & Heimpel, 2005) but effects decrease with distance to floral sources (Tylianakis et al., 2004; Lavandero et al., 2005).

Nectar can be produced inside flowers (floral nectar, FN) or in extrafloral nectar glands on leaves, cotyledons, stems, stipules, or bracts (extrafloral nectar, EFN) (Pacini & Nepi, 2007). Compared to FN, EFN is more accessible to parasitoids because feeding on exposed nectar droplets does not require specialized mouthparts (Koptur, 1992; Jamont et al., 2013). Production of EFN and the development of additional extrafloral nectaries may be induced by herbivore damage or contact (Mondor & Addicott, 2003; Pulice & Packer, 2008; Escalante-Pérez et al., 2012; Heil, 2015). Several species also produce non-inducible EFN, not requiring herbivory signals (Heil, 2015), such as some Fabaceae (Jamont et al., 2013) and the cornflower *Centaurea cyanus* L. (Asteraceae) (Offenberg, 2000). EFN is produced for a longer period and earlier in the season than FN (Pacini et al., 2003; Rose et al., 2006). EFN consumption by adult parasitoids may increase their longevity, reproduction success (Gagnéau et al., 2012; Jamont et al., 2013), and local abundance resulting in a higher parasitism rate (Jamont et al., 2014). However, these results were obtained under laboratory or greenhouse conditions. It has rarely been tested whether parasitoids foraging in the field had actually fed on FN and/or EFN in the field margins. Efficient marker techniques are required both to provide evidence of nectar consumption and to identify nectar sources in field margins (plant species). Stable isotope markers appear to be appropriate for field studies on parasitoids (Hood-Nowotny & Knols, 2007). Stable isotopes are rare types of chemical elements that occur naturally and that do not decay with time. Unlike radioactive isotopes that may affect non-target organisms and even humans, they are safe for the environment and easy to handle. The elements most commonly used are ^{15}N (Steffan et al., 2001; McCutchan et al., 2003; Mahieu et al., 2009), ^{13}C (Lavandero, Wratten, Hagler, & Tylianakis, 2004; Lavandero, Wratten, Hagler, & Jervis, 2004), and ^{18}O or ^2H (Hobson et al., 1999). Artificial enrichment of a rare isotope beyond the natural values leads to a detectable change in the isotopic ratio (e.g., $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ or $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). In



the present study, we tested the suitability of a rare stable isotope enrichment method for labelling the EFN produced by plants and tracking its consumption by parasitoids. We analyzed all steps from enrichment of plants and EFN to uptake by parasitoids under laboratory and field conditions.

We used *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae), a generalist parasitoid attacking aphids in brassica crops, as a model species. The cornflower was chosen as an EFN source plant because it produces non-inducible EFN easily accessible to parasitoids (Kopta et al., 2012; Gagnieu et al., 2012). A novel method of EFN and parasitoid labelling based on the injection of a labelled-sugar solution into the plant stem was developed using a modified cotton wick method (Russell & Fillery, 1996; Mahieu et al., 2009). A glucose solution containing the rare isotope ^{13}C was used to enrich cornflower EFN. We hypothesized that the ^{13}C is carried from the lower stem parts to the extrafloral nectaries, and then acquired by the parasitoid through nectar consumption.

This study aims at testing (1) whether the isotopic marker is carried to extrafloral nectaries providing a sufficient concentration of labelled EFN, (2) whether it can be transmitted to the parasitoid *D. rapae* feeding on extrafloral nectar, and (3) whether the method can be used to track parasitoids, fed on labelled plants of the field margin, in oilseed rape (*Brassica napus*) fields.

2. Materials and methods

2.1. Insect and plant rearing

Diaeretiella rapae parasitoids used in the laboratory experiment were taken from Agrocampus Ouest Angers laboratory colonies reared on cabbage aphids. Cabbage aphids were fed on *Brassica oleracea* L. cv. Bonanza (Brassicaceae) grown in a climate chamber at 18 ± 1 °C, $70 \pm 10\%$ r.h., and L16:D8 photoperiod. All parasitoids used in the experiments were naive, newly emerged, and mated *D. rapae* females and males. They were grown on a 5% honey solution and a mixture of pollen, honey, and yeast. Cornflower was used as a nectar source in both experiments. Seeds of cornflower (Phytosem, Gap, France) were sown in a plastic container and placed in a climate chamber at 20 ± 2 °C, $70 \pm 10\%$ r.h., and L16:D8 photoperiod and the seedlings were individually transplanted 17 days later. In this species, the extrafloral nectaries are on the bracts of the buds and flowers (Koptur, 1992). Plants used in the experiment were 40 days old and had 3-6 floral buds or flowers producing EFN.

2.2. Choice of the labelled compound for ^{13}C enrichment of EFN

Nectar is a sugar-rich solution mainly composed of one disaccharide (sucrose, $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$) and two hexoses (glucose and fructose, $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Other sugars and fatty acids occur in lower concentrations (Nicolson & Thornburg, 2007). Labelled ^{13}C -glucose, ^{13}C -fructose, and ^{13}C -sucrose are commercially available in different varieties, depending on the position of ^{13}C in the molecule. In plants, sugars are transported as sucrose in the phloem. In nectaries, the enzyme invertase partially



hydrolyzes sucrose into fructose and glucose (Nicolson & Thornburg, 2007). Sucrose should therefore be the best choice to label nectar by injection into the stem phloem. However, ^{13}C -sucrose is much more expensive than the ^{13}C -hexoses; thus, we decided to test whether ^{13}C -glucose is carried to nectaries and provides sufficient labelling of nectar and parasitoids.

2.3. Choice of the method for enriching plant tissues with ^{13}C

Various plant enrichment techniques have been developed, using soil watering and plant culture in isotopically enriched soil (Unsicker et al., 2005), gas-tight labelling chambers (Hood et al., 2004), foliage spraying (Hood & Blair, 2001), foliage brushing (Putz et al., 2011), and stem injection (Russell & Fillery, 1996; Mahieu et al., 2009). These methods vary in the dynamics of marker absorption, the ability to label a particular plant species, the loss of labelling solution, and the required amount of marker. For several reasons, we selected a stem injection method using a cotton wick device (Russell & Fillery, 1996; Mahieu et al., 2009). This method, routinely used in plant physiology studies, consists of continuously injecting a labelled solution into the lower plant stem part. Unlike external enrichment techniques, this method prevents contamination of other organisms in the vicinity of the target plant. It can be set up either in the laboratory or in the field, requires a low quantity of enriched solution, and solution uptake by the plant can be followed during the whole experiment. In a former study using ^{15}N and ^{13}C (Jamont et al., 2014), the cotton wick method was already adapted to label oilseed rape plants, cabbage aphids feeding on these plants and aphid parasitoids developing inside their hosts.

2.4. ^{13}C enrichment process

The cotton wick method was used to label *C. cyanus* EFN. The cotton wick device consisted of an Eppendorf tube (2 ml) with 3 holes (0.6 mm diameter) in the cap, a 100% hydrophilic cotton wire (0.4 mm diameter, 16 cm long), and two transparent silicone tubes (1.2 mm diameter; Figure 4.1). A hole (0.6 mm diameter) was drilled through the stem 1 cm above the ground, and the cotton wire was passed through the hole using a needle of 0.6 mm. The two ends of the wire were pushed through the holes of the Eppendorf tube to the bottom of the tube. A sealant placed on the Eppendorf tube holes and at the junction between the silicone tubes and the stem ensured the impermeability of the system. A syringe was used to inject 2 ml of a 1.5% ^{13}C -glucose solution (D-glucose- $^{13}\text{C}6$, 99% atom ^{13}C , prepared with extra pure water; Cortecnet, Voisins-Le-Bretonneux, France) into the free hole and the hole was sealed after injection. The plants absorb the solution due to the capillary force, and the labelled sugar is then carried with the phloem stream (Pacini et al., 2003). The tube was continuously refilled during the experiment.



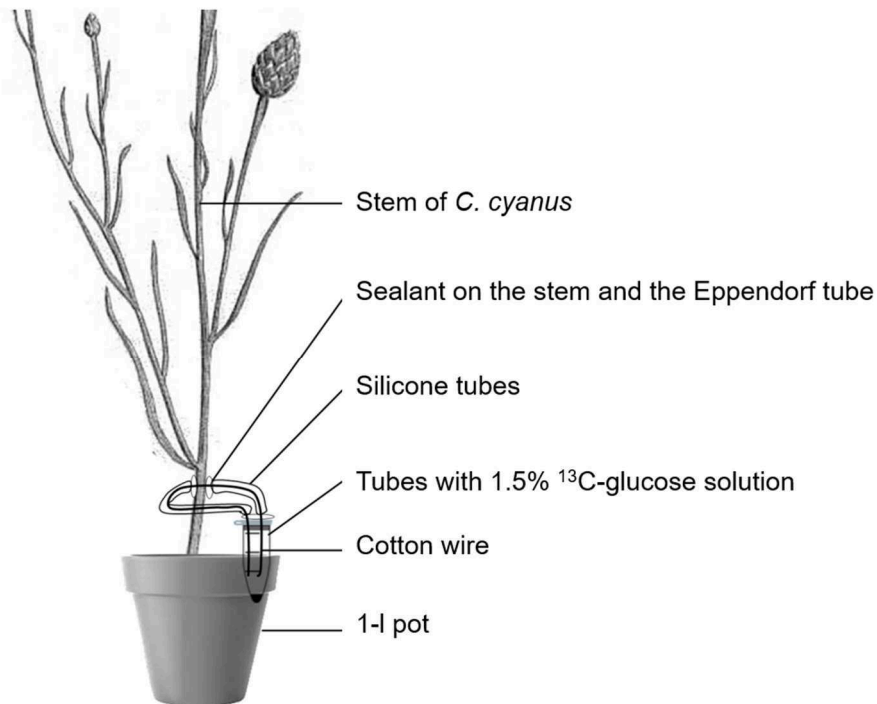


Figure 4.1: The cotton wick device with *Centaurea cyanus* (modified from Lindman, 1905) comprising an Eppendorf tube with holes in the cap, a 100% hydrophilic cotton wire and a transparent silicone tube. A hole was drilled through the lower stem, and the cotton wire was passed through the hole using a needle. The two ends of the wire were pushed through the holes of the Eppendorf tube to the bottom of the tube. A 1.5% ^{13}C -glucose solution was injected into the tubes and absorbed by capillary force.

2.5. ^{13}C -labelling of EFN and parasitoids in the laboratory experiment

For the EFN labelling experiment, nine cornflowers were labelled using the cotton wick method. After 48 and 96 h, the EFN of all plants was collected using an unlabelled cornflower leaf (18 samples). The use of plant tissue as wiping material allowed homogenous drying, grinding, and combustion of the sample as required for mass spectrometry. Three other unlabelled cornflowers were also sampled in the same way (six control samples). The EFN collected on every bud and flower was combined into one bulk sample per plant.

The parasitoid labelling experiment was carried out in cylindrical Plexiglas cages (60 B 20 cm) closed at both ends by an insect-proof net and comprising one cornflower plant with 2-3 flowers and 2-3 flower buds. Nine cages contained a ^{13}C -labelled plant and three cages a control plant (unlabelled). Forty-eight h after the positioning of the cotton wick device, four parasitoids were released in each cage; 96 h later, parasitoids were recaptured using a mouth aspirator. Twenty-seven and nine parasitoids were recovered in the labelled and control cages, respectively. Parasitoids that died during the experiment due to prior manipulation or drowning were excluded from the analyses.



2.6. Field experiment of parasitoid labelling

The field experiment (Figure 4.2) was set up in the margin of an oilseed rape field close to the city of Angers, France (47°28'42"N, 0°33'47"W). On 7 May 2014, 20 ¹³C-labelled cornflowers harboring a cotton wick device were transplanted with their peat pots to a wildflower strip (30 m long, 3 m wide) sown 2 months before adjacent to the field and composed of 32 plant species. The flower strip was situated at the south of the crop field, and the prevailing wind direction was west. Most of the wildflower strip species were perennial and did not flower in the 1st year. The dominant sown flowering species were *Sinapis arvensis* L. (Brassicaceae) and to a lesser degree *C. cyanus*. The labelled *C. cyanus* plants were in the same phenological stage as the ones sown with the wildflower strip. The objective was to test the EFN uptake by parasitoids in a typical wildflower strip community context. ¹³C-labelled plants were placed 1.5 m apart, close to the crop. Adult parasitoids were captured at seven dates (on 12, 14, and 26 May, and on 3, 5, 12, and 19 June) at five distances (0, 5, 10, 15, and 20 m) from the sown strip, corresponding to the range of parasitoid dispersal distances based on results of (Tylanakis et al., 2004), using a suction sampler (sh 86-d; Stihl, Waiblingen, Germany). In the field, insects were aspirated from 20 consecutive oilseed rape plants at each distance. For suction within the wildflower strip (0 m), all plants were sampled along a line corresponding to the same length as the 20 oilseed rape plants in the field (5 m). All captured *D. rapae* were isolated from the suction sample and kept separately for isotope analysis. In order to obtain an unlabelled control group, 12 *D. rapae* individuals were collected on 22 September from cabbage fields in the surroundings (>2 km from the oilseed rape field).

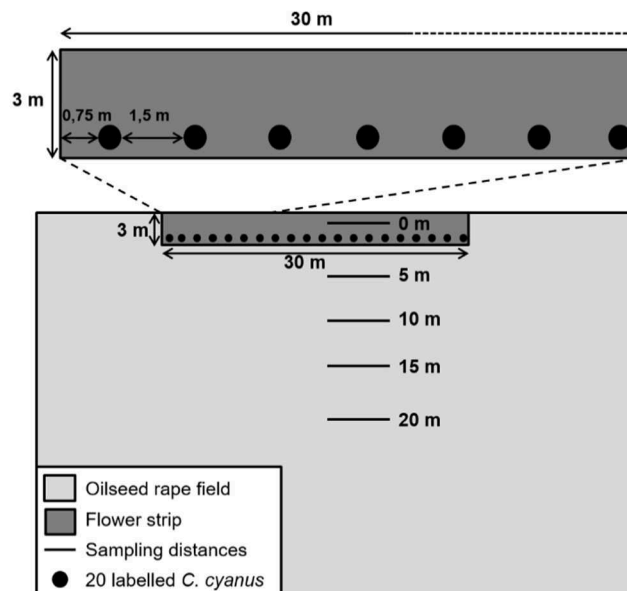


Figure 4.2: Design of the field experiment. Twenty pots comprising one cornflower each and a cotton wick device constantly providing ¹³C-labelled glucose were transplanted into a wildflower strip. The objective was to test the EFN uptake by parasitoids in a typical wildflower strip community context. ¹³C-labelled plants were placed 1.5 m apart, close to the crop. Adult parasitoids were captured at seven dates and at five distances (0, 5, 10, 15, and 20 m) from the sown strip using a suction sampler.



2.7. Sample preparation and analysis

The cornflower leaves used to collect EFN were dried for 48 h at 70 °C and weighed afterwards. The dried samples were ground in a ball mill. Parasitoids were kept for 1 h in a freezer at -80 °C and then dried for 2 h at 70 °C. After drying, each parasitoid was individually weighed. As the weight of an individual dried parasitoid is below the detection limit of isotope-ratio mass spectrometry (IRMS), a known quantity of unlabelled parasitoid powder of known isotopic ratio was added to each individual sample. It was obtained by grinding unlabelled parasitoids from our own culture. This powder was also added to the nine control parasitoids of the laboratory experiment, and to the 12 control parasitoids of the field experiment. All samples were enclosed in tin capsules (8 B 5 mm, Sercon, Crewe, UK) and sent for isotope analysis by mass spectrometry (IsoPrime spectrometer and EA3000 analyzer) to the Platin laboratory (Caen, France).

2.8. Statistical analysis

Results of the IRMS analysis were expressed as the percentage of ¹³C (¹³C rate) in the whole sample (D. rapae + unlabelled D. rapae powder or C. cyanus nectar).

We calculated the ¹³C rate in each D. rapae individual using the known relative weights of control powder and of the captured D. rapae mixed in one sample, and the known mean isotopic ratio of the control powder, using the following equations:

$$\begin{aligned}
 & \left(\frac{w_{control}}{w_{total}} \right) \cdot \bar{r}_{control} + \left(\frac{w_{sample}}{w_{total}} \right) \cdot r_{individual} = \bar{r}_{total} \\
 & \text{with } \bar{r}_{control} = \text{mean } ^{13}\text{C rate of control powder, } \bar{r}_{total} = \text{mean } ^{13}\text{C rate of the mixture, and } r_{individual} = \text{ } ^{13}\text{C rate of the individual.}
 \end{aligned}$$

The discrimination between labelled and unlabelled material requires defining a threshold value above which individuals are assumed to be labelled. A common method consists in setting the decision threshold at three standard deviations above the mean marker level of unlabelled controls (Stimmann, 1974). Under Gaussian assumptions, this leads to a proportion of 1.35 among 1 000 individuals (0.00135) exhibiting a higher value by chance. However, this method does not take into account the number of individuals (n) tested for labelling. For n = 100, the probability of a sample to contain at least one individual above the threshold, hence misclassified as labelled, is 12.6%.

To reduce the risk of false positives, we then applied a more conservative approach. We set the individual error level at $\alpha = 0.01$ and we corrected the decision threshold according to the sample size by dividing the desired error level by n (Bonferroni-like correction). Accordingly, we calculated the threshold under the inverse Gaussian distribution, using the mean and the standard deviations of control samples, for an



error level set at $0.01/n$. For nectar samples, the resulting individual error level was close to the commonly used 3 standard deviations threshold ($\alpha = 0.0011$), for parasitoids the individual error levels were much lower (laboratory: $\alpha = 0.0004$; field: $\alpha = 0.00009$). Although not used for the threshold calculations, the standard deviations are still given for all samples (i.e., nectar and parasitoids). Additionally, the exact probability of being unlabelled, P_{NL} , while exceeding a given ^{13}C rate, x , was calculated as:

$$P_{NL} = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \int_x^{\infty} \exp\left(-\frac{(\mu - t)^2}{2\sigma^2}\right) dt,$$

where μ and σ are the mean and the standard deviation, respectively, of the observed distribution in the control population.

3. Results

3.1. Transfer of ^{13}C to extrafloral nectaries and uptake by parasitoids in the lab

Under controlled conditions, EFN was produced by *C. cyanus* plants throughout the whole experiment (Figure 4.3A). The artificial enrichment of the extrafloral nectar was detected 48 h after the start of the experiment. All plant samples were labelled except one (^{13}C rate = 1.08%, 48 h after injection; threshold: 1.08%, mean control ^{13}C rate \pm SD = 1.08 \pm 0.001%; Figure 4.4), but variation in labelling level was relatively high (^{13}C rate between 1.08 and 1.19%, SD = 0.028). The probability that the labelled EFN with the minimum ^{13}C rate was misclassified (false positive) was $P_{NL} = 1.9 \times 10^{-4}$.

Diaeretiella rapae fed on the EFN produced by *C. cyanus* (Figure 4.3B). The average ^{13}C rate of *D. rapae* feeding on labelled *C. cyanus* was 1.15 \pm 0.17%, compared with 1.07 \pm 0.004% for control parasitoids. Eighteen among 27 parasitoids (66%) were identified as labelled (threshold: 1.09%, ^{13}C rate between 1.06 and 1.92%; Figure 4.5). Therefore, ^{13}C rate of several parasitoids was higher than the maximum rates of extrafloral nectar. The probability that the labelled parasitoid with the minimum ^{13}C rate was misclassified (false positive) is $P_{NL} = 2.2 \times 10^{-4}$.

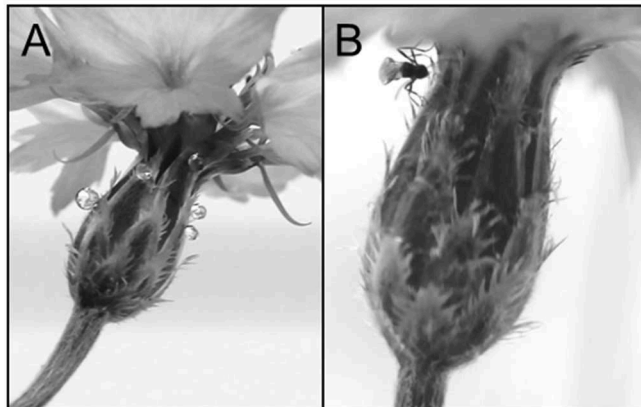


Figure 4.3: (A) Flowerhead of *Centaurea cyanus* with extrafloral droplets. (B) *Diaeretiella rapae* feeding on an extrafloral nectar droplet.



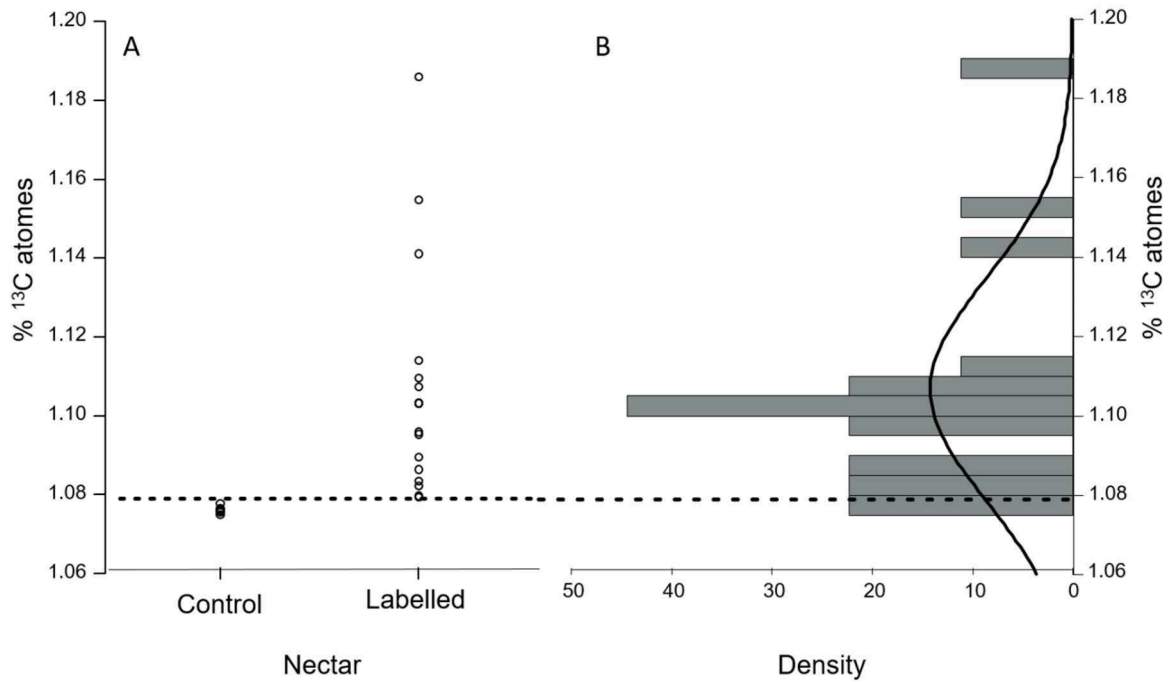


Figure 4.4: (A) ^{13}C rate of extrafloral nectar from labelled *Centaurea cyanus* plants and from unlabelled controls. The dotted line represents the threshold above which the samples are assumed as labelled. (B) Distribution of the ^{13}C rates.

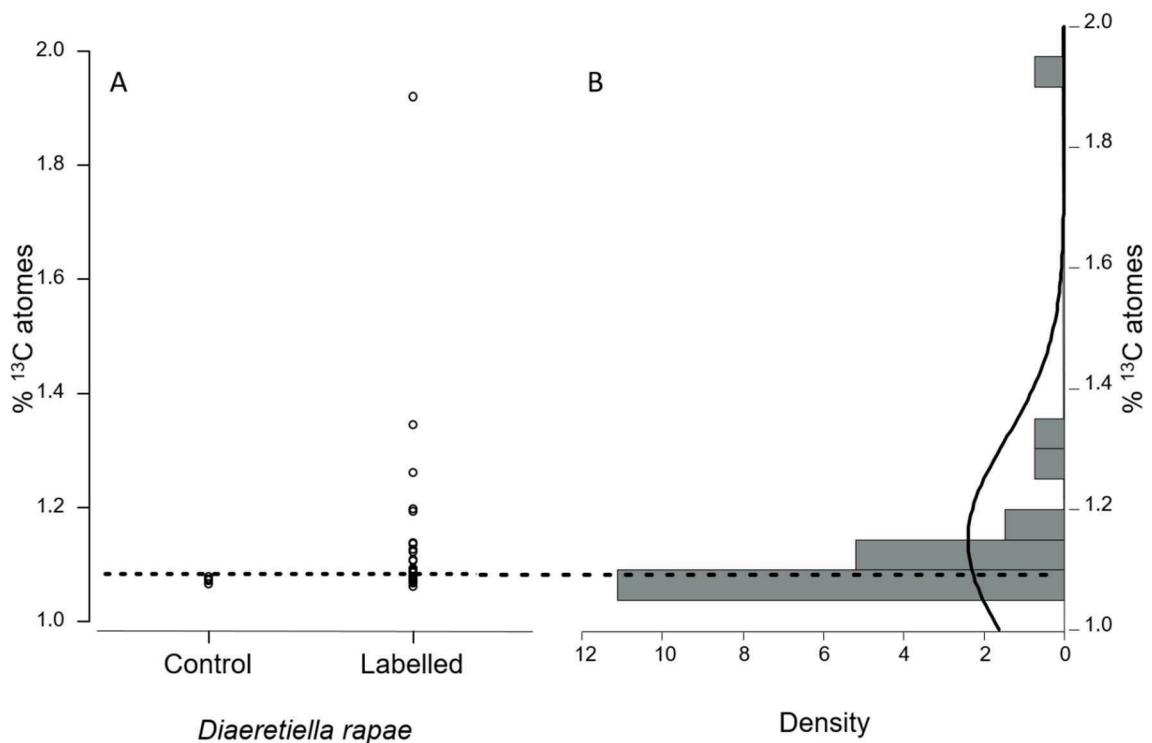


Figure 4.5: (A) ^{13}C rate of *Diaeretiella rapae* fed on labelled plants and on unlabelled controls in the laboratory. The dotted line represents the threshold above which the samples are assumed as labelled. (B) Distribution of the ^{13}C rates.



3.2. Field experiment

On average, the 20 *C. cyanus* individuals planted in the flower strip took up 1.86 ± 0.52 ml of the labelled sugar solution. From May to June 2014, 107 *D. rapae* were captured in the experimental field. The number of captured parasitoids was 15 at 0-2 m, 40 at 5 m, 9 at 10 m, 13 at 15 m, and 30 at 20 m from labelled *C. cyanus* plants. The mean ^{13}C rate of control parasitoids ($n = 12$) captured from cabbage fields in September 2014 was $1.07 \pm 0.004\%$, resulting in a labelling threshold of 1.09%. Only one sample from the experimental field was above this threshold (Figure 4.6), with a ^{13}C rate = 1.095% which corresponds to the range of values recorded for labelled parasitoids in the lab. The only labelled parasitoid was captured at a distance of 15 m from the flower strip on 12 May 2014. A typical hump-shaped distribution characterizes the ^{13}C rate of presumably unlabelled parasitoids whereas the labelled specimen was clearly distinct. The probability of this sample to be unlabelled but misclassified is $P_{\text{NL}} = 1.53 \times 10^{-7}$.

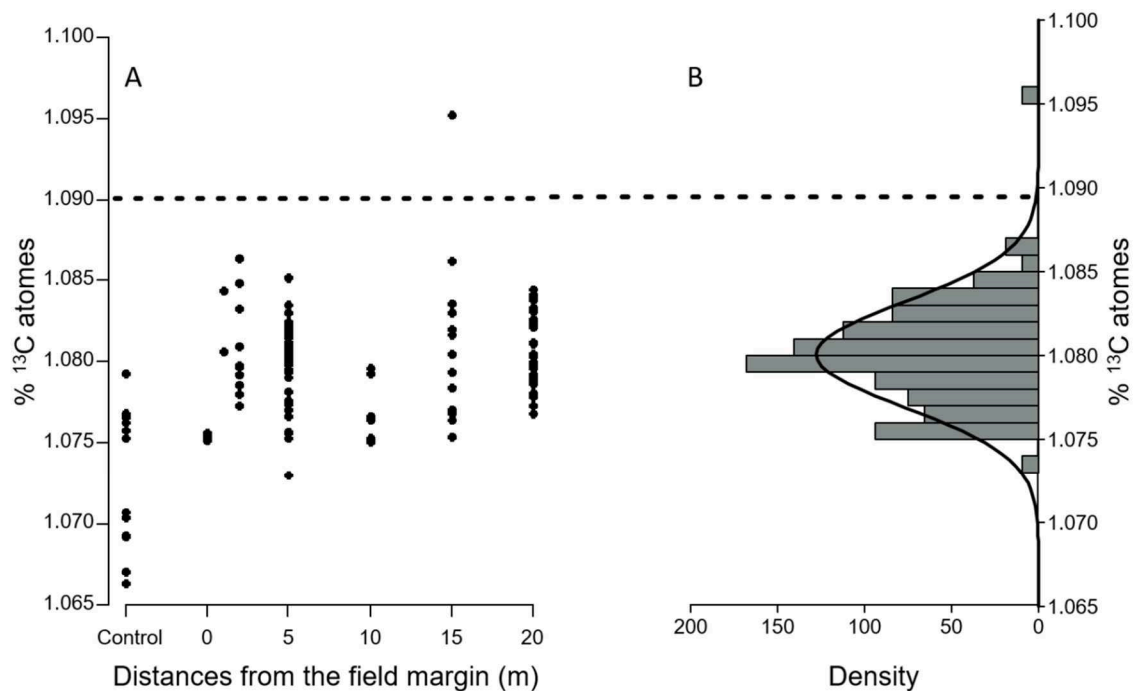


Figure 4.6: (A) ^{13}C rate in *Diaeretiella rapae* captured in the field at different distances from labelled *Centaurea cyanus* plants of a wildflower strip. The dotted line represents the threshold above which the samples are assumed as labelled. (B) Distribution of the ^{13}C rates.



4. Discussion

The laboratory experiments clearly demonstrate that the cotton wick method is appropriate to label the nectar produced by a plant and the parasitoids feeding on this labelled nectar. To our knowledge, this study is the first successful isotopic enrichment of EFN using ^{13}C -labelled sugar, and the first proof of isotopic self-marking of insects consuming this nectar. The ^{13}C -labelled glucose was absorbed at the lower stem of plants and then carried to the nectaries, probably by the phloem sap. Our results demonstrate that ^{13}C -glucose may be an alternative to the more expensive sucrose. The only unlabelled sample received the marker solution for 48 h instead of 96 h, which was apparently not sufficient to reach the labelling threshold. However, there was still considerable variation in the EFN marker level of the labelled plants. In general, two mechanisms may be responsible for the transport of ^{13}C -glucose to the nectaries. First, ^{13}C -glucose combines with fructose to form sucrose, which is then transported, whereas ^{13}C -glucose itself remains immobile (Liu et al., 2012). Second, ^{13}C -glucose is directly carried to nectaries (Bel & Hess, 2008). Thus, variation in EFN labelling may be the result of different combination rates with fructose and/or of different quantities of ^{12}C -glucose synthesized by the plants and also carried to nectaries. Because sugar transport in the phloem is multidirectional, losses to the root system are likely (Patrick, 1997; Farrar & Jones, 2000), which may have also contributed to the observed variation in nectar labelling.

A quite large variation in the ^{13}C rate of parasitoids fed on labelled plants was observed. Thus a threshold approach was the most appropriate way to distinguish between labelled and unlabelled parasitoids. Most (66%) of the parasitoids displayed ^{13}C rate above the threshold. One-third of the parasitoids, identified as unlabelled, did probably not consume sufficient amounts of nectar, or the ^{13}C ratio of the nectar was too small to exhibit a significant labelling. The ^{13}C rate of parasitoids was higher than maximum rates of EFN indicating a concentration effect in parasitoid tissues. McCutchan et al. (2003) suggest that consumers, such as parasitoids, are typically enriched by about $0.5 \text{‰} \pm 0.13\Delta \text{‰}^{13}\text{C}$ (mean \pm SE), where $\Delta^{13}\text{C}$ denotes the change in isotope ratio (standardized to a defined reference) between diet (EFN) and consumer.

In the field experiment, 107 parasitoids were captured and only one was identified as labelled. As no aphids were observed on labelled cornflowers, and as no other ^{13}C -enriched food sources were available in the surroundings, we assume that this labelled individual acquired the isotopic labelling by feeding on extrafloral nectar of the labelled cornflowers in the field margin and then moved into the adjacent oilseed rape field. This result indicates that our method may also be applied in the field. However, the majority of captured parasitoids were identified as not labelled. There may be various explanations for this low proportion of labelled parasitoids captured in the field. First, only 20 plants were ^{13}C -enriched by the cotton wick method representing 25% of total cornflower (labelled + unlabelled) and 0.4 % of total flowering plant cover. Thus, the quantity of non-labelled nectar produced by other cornflowers or by other plant species was high compared with the provided labelled nectar (dilution effect: Veddelar et al., 2006). In particular, Apiaceae, Asteraceae, or Fabaceae species are known to produce



floral nectar easily accessible for parasitoids (Wäckers, 2004). Second, *D. rapae* may have preferred other species of the wildflower strip than cornflower and thus the uptake of labelled nectar was too low. The laboratory experiment indicated that *D. rapae* feed well on cornflower nectar, but this result was obtained in a no-choice situation. In the field, other nectar producing plants may be more attractive. *Diaeretiella rapae* displays an innate attraction towards species of the Brassicaceae (Blande et al., 2007; Pope et al., 2008), and may have preferred *S. arvensis*, which was also sown in the wildflower strip, or other Brassicaceae which spontaneously emerged from the soil seed bank. Third, the largest amount of nectar was produced by oilseed rape. Normally, the long corolla (Bauer-Weston et al., 1993) excludes parasitoids from feeding on such flowers (Campbell et al., 2012). However, parasitoids may have fed on honeydew (Vollhardt et al., 2010) of aphids, such as *Brevicoryne brassicae* (L.), that are abundant in oilseed rape and that may also provide an alternative sugar resource (but see Jamont et al., 2013). Fourth, several parasitoids may have never fed. Indeed, theoretical models analyzing foraging strategy predict that adult parasitoids save energy required for food search when nectar is scarce in the environment (Sirot & Bernstein, 1996). Fifth, our design does not account for the influence of wind on parasitoid movement. The prevailing western wind may have drifted labelled parasitoids to the east, while captures took place north of the flower strip. And sixth, the statistical approach that we used is quite conservative. On one hand, it reduced the rate of false positives, thus enabling the authentication of individuals classified as labelled, but on the other hand, it may have increased the number of false negative results. Confidence intervals used in similar studies (Wanner et al., 2006) are less conservative and would have led to an identification of a higher number of labelled parasitoids. However, this approach would also increase the number of false positive results.

The developed labelling method seems to be appropriate to label tiny insects such as parasitoids that are difficult to label by other techniques (Wanner et al., 2006). The labelled ^{13}C -glucose does not affect movement, physiology, and behavior of parasitoids (Nicolson & Thornburg, 2007). The cotton wick device can be set up easily in the laboratory and under field conditions. The continuous provisioning of the labelled solution results in a high concentration of ^{13}C in the nectar, allowing a more efficient labelling of parasitoids than concentrated pulses (Mahieu et al., 2009). Thus, we are confident that the plants were labelled throughout the entire field experiment. The major advantage of the cotton wick method is the efficient and precise adjustment of the amount of transferred ^{13}C . This amount can be controlled by the choice of concentration and volume of the injection of labelled solution as well as by application frequency and length (Russell & Fillery, 1996). The method allows to precisely label individual plants without contamination of the environment (Mahieu et al., 2009) which may be a problem with other plant-enrichment techniques such as soil labelling and subsequent uptake from the soil (Unsicker et al., 2005). Gas-tight labelling chambers (Hood et al., 2004) provide an alternative method to prevent environmental contamination but the set-up is more complex and costly, in particular in the field. Foliage spraying (Hood & Blair, 2001) and foliage brushing (Putz et al., 2011) are more adapted to the field, but marker acquisition by the plant is more variable, solution



uptake cannot be monitored, the rain can rinse out the labelling solution, and insects could acquire the marker just by walking on plants. The numerous advantages of ^{13}C enrichment using the cotton wick method may outweigh the higher costs of the labelled solution and ^{13}C analysis of the plant and insect samples (Hood-Nowotny & Knols, 2007).

The applied ^{13}C enrichment technique provides a unique way to study resource foraging strategies and movement of parasitoids under laboratory and field conditions. This has already been shown for parasitoid labelling through the labelling of hosts (labelled aphids; Jamont et al., 2014) and vice versa (labelled parasitoid eggs; Wanner et al., 2006). Our study suggests that ^{13}C enrichment is a useful tool to analyze nectar consumption by parasitoids and may also be efficient in tracking the movement of parasitoids from the nectar source. However, protocols and experimental setups need to be improved to increase the number of labelled parasitoids in field studies. In particular, further research on the amount of labelled EFN required to obtain a sufficient marker level in the field is needed. Our results show that 40 ml of 1.5% ^{13}C -glucose solution distributed on 20 source plants is far too low to draw conclusions on parasitoid movements. Once this technical problem is solved, our new tool may help to improve our mechanistic understanding of interactions between field margin vegetation and regulation of pest insects by parasitoids or other nectar-consuming natural enemies. Complementary studies are needed to investigate the rate of EFN intake per unit time and the amount of EFN consumed at each meal in order to evaluate the optimal density of EFN sources required to feed the adult parasitoids foraging in a field. Long-term observation of parasitoid feeding on EFN and dissection of the parasitoids immediately after a meal to determine the distension of the foregut crop may improve precision in estimating the required amount of labelled nectar in such studies. Such a better understanding is crucial to improve biological control through habitat creation and management at field and landscape level using a conservation biological control approach (Gurr et al., 2004).

5. Acknowledgments

We are most grateful to the Plateau d'Isotopie de Normandie (PLATIN, MP. Bataillon and A. Ourry) core facility for all isotope analyses performed in this study. We thank S. Aligon and E. Chenu for their technical assistance, and members of the laboratory Anjou Recherche Semence (ARES) and the research unit Légumineuses, Ecophysiologie Végétale, Agroécologie (LEVA) for their explanations and lending their precision balance. We acknowledge the financial support of the Agence Nationale de la Recherche (PEERLESS project) and the chair Agriculture Ecologiquement Intensive.





CHAPITRE 5



CHAPITRE 5 : Les bandes fleuries sembleraient-elles plus efficaces pour le service de régulation des ravageurs des cultures que la végétation spontanée ou les mélanges de graminées commercialisés ?

Résumé

La végétation de bordure fournit des ressources pour les ennemis naturels des ravageurs des cultures. Concevoir des mélanges de plantes pour améliorer l'approvisionnement en ressources semble être une approche prometteuse pour améliorer la régulation des ravageurs des cultures. Nous avons mis en place une expérimentation sur le terrain pour évaluer l'effet de trois traitements de la bordure sur les ennemis naturels, les ravageurs des cultures et leurs dégâts dans les parcelles agricoles. Répliquée dans sept champs et pendant deux années consécutives dans un colza suivi d'un blé, ces traitements comprenaient (1) une bande fleurie optimisée pour l'approvisionnement en nectar, (2) une bande enherbée et (3) la végétation spontanée (contrôle). Outre les effets des traitements, nous avons également analysé l'attrait des espèces végétales cultivées et spontanées pour les ennemis naturels. Le couvert d'espèces végétales entomophiles était utilisé comme proxy de ressources florales, celui-ci était deux fois plus élevé dans les bandes fleuries par rapport aux autres traitements, qui n'ont pas montré de différences significatives entre eux. L'abondance des ennemis naturels (syrphes : les deux années, coccinelles : la deuxième année et carabes : la première année) était généralement plus élevée à l'intérieur et à proximité des bandes fleuries dans la parcelle (5 mètres). Un effet correspondant sur la prédation des pucerons et sur l'infestation par les pucerons des céréales a été observé. Des corrélations négatives significatives entre l'abondance des ennemis naturels de la bordure et les infestations de pucerons dans les champs ont confirmé le lien de causalité. Dans la plupart des cas, les différences entre les bandes enherbées et la végétation spontanée n'étaient pas significatives mais dans l'ensemble, un effet de régulation inférieure était observé dans le traitement bande enherbée. L'effet positif du traitement bande fleurie sur la régulation des ravageurs disparaît à une distance de 30 mètres de la bordure. Les espèces des bandes fleuries sembleraient être plus attractives pour les ennemis naturels que la végétation spontanée, mais plusieurs espèces qui poussent spontanément ont également obtenu des scores élevés. Les résultats démontrent que les bandes fleuries optimisées pour l'approvisionnement en nectar favorisent la régulation des ravageurs des cultures au-delà des effets régulateurs de la végétation spontanée et des bandes enherbées. D'autres recherches sur la dynamique spatiale et temporelle des interactions sont



nécessaires pour analyser pourquoi tous les ravageurs des cultures ne répondent pas à une augmentation des ennemis naturels dans les bordures.

Mots clés

Service écosystémique, interactions plantes-insectes, ennemis naturels, contrôle biologique, bandes fleuries, végétation spontanée, bande enherbée



Are wildflower strips optimized for nectar provisioning more efficient in crop herbivore regulation than spontaneous vegetation or commercial grass mixtures?

Anna Pollier¹, Yann Tricault¹, Manuel Plantegenest², Armin Bischoff³

¹ UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, anna.pollier@gmail.com, yann.tricault@agrocampus-ouest.fr

² UMR 1349 Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP), Agrocampus Ouest, 65 Rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France, manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr

³ University of Avignon, Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology (IMBE, Aix-Marseille University, CNRS, IRD, University of Avignon), IUT Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon, France, armin.bischoff@univ-avignon.fr

Corresponding author : Anna Pollier, Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, Phone : +33 (0) 2 41 22 54 50 ; e-mail : anna.pollier@gmail.com

Abstract

Field margin vegetation provides resources for natural enemies of crop herbivores. Designing plant mixtures to improve resource provisioning appears to be a promising approach to improve crop herbivore regulation. We set up a field experiment to assess the effect of three different margin strip treatments on natural enemies, crop herbivores and their damage in the field. Replicated in seven crop fields and for two consecutive years in an oilseed rape - wheat rotation, these treatments were (1) a wildflower strip optimised for nectar provisioning, (2) a grass strip and (3) spontaneous vegetation (control). Apart from treatment effects, we also analysed the attractiveness of sown and spontaneous plant species for natural enemies. The cover of entomophilous plant species as a proxy of floral resource provisioning was twice as high in wildflower strips compared to the other strip treatments that did not show significant differences. Natural enemy densities (hoverflies: both years, ladybugs: second year, ground beetles: first year) were generally higher within and close to wildflower strips in the field (5m). A corresponding effect on aphid predation and cereal aphid infestation was observed although aphid predation was not higher within first year wildflower strips. Significant negative correlations between natural enemy abundance in the margin and aphid infestation in the fields confirmed a causal relationship. In most cases, differences between grass strips and spontaneous vegetation were not significant but overall, a lower regulatory effect was observed in the grass strip treatment. The positive effect of the wildflower strip treatment on herbivore regulation disappeared at a distance of 30m from field margins. The sown wildflower strip species were more attractive to natural enemies than spontaneous vegetation but several spontaneously occurring species also obtained high scores. The results demonstrated that wildflower strips optimised



for nectar provisioning increased regulation of crop herbivores beyond regulatory effects of spontaneous vegetation and grass strips. Further research on spatial and temporal dynamics of interactions is needed to analyse why not all crop herbivores respond to an increase of natural enemies in field margins.

Key-words: Ecosystem service, plant-insect interactions, natural enemies, biological control, wildflower strip, spontaneous vegetation, grass strip

1. Introduction

Biological control of crop herbivores by natural enemies is an important ecosystem service that may help reducing the use of pesticides. This is considered as the most important service provided by biodiversity (Wilby & Thomas, 2002; Fiedler et al., 2008). Crop herbivores reduce productivity and increase production costs (Zhang et al., 2007). The widespread intensification of agriculture including pesticide use and the destruction of semi-natural habitats has decreased the abundance and diversity of natural enemies in agroecosystems and thus regulation of crop herbivores (Koss & Snyder, 2005). Strengthening these natural regulation functions of agroecosystems may contribute to a reduction in herbivore infestation and pesticide use (Wilby & Thomas, 2002).

Semi-natural habitats such as field margins provide shelter, overwintering sites and floral resources (pollen, nectar) for natural enemies of crop herbivores (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008; Bischoff et al., 2016). Most of these habitat functions are related to the vegetation and its plant species composition. Floral resources may increase the fitness of several natural enemy groups such as hoverflies or parasitoids (Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) resulting in an improvement of pest control efficiency (Tylianakis et al., 2004; Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2014). Predators may also benefit from feeding on alternative prey on field margin plants (Balzan et al., 2014). Parasitoid performance was found to depend on floral resources and alternative prey, since both finally increase reproduction (Marino & Landis, 1996). Such an attraction and resource provisioning of natural enemies by field margin vegetation may reduce herbivore infestation and damage in adjacent crop fields. Although most studies on field margin effects have focused on natural enemies without taking into account herbivore infestation within field, several authors have found a positive plant diversity effect on within field regulation of herbivores (Balvanera et al., 2006; Dassou & Tixier, 2016 and citations therein). In particular, floral resources were shown to increase regulation and/or to reduce the crop damage by crop herbivores such as aphids or leaf feeders (Bischoff et al., 2016; Pollier et al., submitted). The potential reduction of crop herbivore abundance and damage by resource provisioning for natural enemies in field margins has resulted in different approaches to improve regulation service by a specific margin management, conservation biological control (Landis et al., 2000; Gurr et al., 2003). The most widespread approach is the use of



seed mixtures to establish wildflower strips at the field edge that provide floral resources and other habitat functions for natural enemies (Pfiffner & Wyss, 2004; Haaland et al., 2011; Tschumi et al., 2015). Many studies have confirmed that sown wildflower strips are efficient in increasing the diversity and abundance of natural enemies compared to neighbouring fields. However, few studies demonstrated a corresponding reduction of crop herbivores and their damage on crop plants (Pfiffner & Wyss, 2004; Tschumi et al., 2015). Wildflower strips may also provide resources for pest insects and thus increase crop damage (Koji et al., 2007). So plant species selected for wildflower strips need to favour natural enemies without increasing pest insect abundance (Lee & Heimpel, 2005). Despite an insufficient knowledge on regulation efficiency, sown flower strips have been developed and implemented in agri-environmental schemes of several European countries in order to increase biodiversity of agro-ecosystems (Haaland et al., 2011).

A second common conservation biological control approach relies on the sowing of grass strips, also known as beetle banks (Marshall & Moonen, 2002; Collins et al., 2002). They provide less floral resources but generalist predators such as ground beetles, rove beetles and spiders may benefit from their shelter function (Collins et al., 2002). Grass strips prevent the spread of problematic weed species but allow an establishment of herbaceous grassland vegetation (Cordeau et al., 2012) that may also contribute to herbivore regulation (Al Hassan et al., 2013). Since seed material comprises few grass and/or legume species – or is even monospecific, the sowing costs are much lower than for wildflower strips. In France sowing grass strips is mandatory at the edges of crop fields adjacent to water bodies in order to prevent soil erosion and water pollution by fertilizer and pesticide runoff (Cordeau et al., 2012). In our study, we compared three different field margin types on two successive winter crops. The first margin type was a wildflower strip comprising 30 plant species and optimised for floral resource provisioning. The mixture consisted of species producing a high quality and quantity of nectar (Hicks et al., 2016), early and late flowering species as well as species with a long-lasting flowering period. Additionally, plant species providing extrafloral nectar, which is easily accessible to parasitoids (Jamont et al., 2013; Heil, 2015), were included. The second margin type is a grass strip sown with two species. As a control and third margin strip we used spontaneous vegetation emerging from the soil seed bank. A previous study showed that spontaneous field margins rich in entomophilous flowering species provided an important biocontrol service without the need to sow expensive seed mixtures (Bischoff et al. 2016). We focused on herbivore regulation within crop fields and correlations between field and margin strip abundance in order to evaluate the final outcome of the trade-offs between (1) natural enemy and crop herbivore facilitation and (2) trapping of natural enemies by attractive margins and spilling over into adjacent crop fields.



We address the following questions:

- (1) Do wildflower strips, grass strips and spontaneous vegetation differ in the attraction of natural enemies of crop herbivores?
- (2) Does the attraction of natural enemies by field margin vegetation result in higher densities in the field?
- (3) Do higher natural enemy densities in field margins result in a better crop herbivore regulation?
- (4) Which plant species contribute to crop herbivore regulation and are sown wildflower strip species more efficient than spontaneously emerging plants?

2. Material and Methods

2.1. Study sites and experimental design

The study sites were located in the Maine-et-Loire and Ille-et-Vilaine, two departments of Western France. We monitored two crops in rotation: oilseed rape (*Brassica napus*) in 2014 and wheat (*Triticum aestivum* and *Triticum durum*) in 2015 as model systems. We selected two taxonomically distant crops to evaluate whether our strip treatments have similar regulating effects on associated crop herbivores and their natural enemies. The study was set up on eight fields of which one was lost in the second year. In March 2014, three strip treatments were established at the edge of each of eight oilseed rape fields: (1) a wildflower strip mixture (WS) with 30 flowering vascular plant species (Table 5.1) optimised for amount and period of nectar production. Apart from nectar provisioning, the life cycle was considered to select plant species. Annuals, biennials and perennials were included to guarantee a sufficient cover in the first and subsequent years and to avoid expensive re-sowing, (2) a commercial grass strip mixture (GS) with the perennial grasses *Lolium perenne* (28%) and *Festuca arundinacea* (72%), a typical combination used in France to protect water bodies from pesticide and fertilizer runoff, (3) an unsown control strip allowing natural colonisation by spontaneous vegetation (SV). The soil of all treatments was ploughed and harrowed (February 2014) prior to sowing. Strips were each 30m x 3m and positions of the 3 strips within the 90m long margins of each fields.

2.2. Vegetation analysis

All vascular plants were recorded in a survey area of 60m² (20m x 3m). Percentage cover of each plant species was observed twice per season in May and June for oilseed rape and in June for wheat. The percentage of flowering plants was estimated for each species. The cover of flowering plants was calculated by multiplying plant cover and flowering percentage of all recorded plant species and adding these products.



Table 5.1: Sown species in the flower strip.

Family	Species	type	Flowering period
Apiaceae	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Perennial	June-October
Apiaceae	<i>Foeniculum vulgare</i>	Perennial	May-August
	<i>Heracleum</i>		
Apiaceae	<i>sphondylium</i>	Biennial	April-June
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	Perennial	May-August
Asteraceae	<i>Arctium minus</i>	Biennial	July-September
Asteraceae	<i>Bellis perennis</i>	Perennial	June-October
Asteraceae	<i>Centaurea cyanus</i>	Annual	January-November
Asteraceae	<i>Centaurea jacea</i>	Perennial	January-December
	<i>Leucanthemum</i>		
Asteraceae	<i>vulgare</i>	Perennial	May-October
Asteraceae	<i>Matricaria recutita</i>	Annual	June-November
Asteraceae	<i>Tanacetum vulgare</i>	Perennial	May-July
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	Biennial	May-July
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i>	Biennial	April-September
	<i>Capsella bursa-</i>		
Brassicaceae	<i>pastoris</i>	Annual	June-July
Brassicaceae	<i>Hesperis matronalis</i>	Perennial	July-September
Brassicaceae	<i>Sinapis arvensis</i>	Annual	May-June
Clusiaceae	<i>Hypericum perforatum</i>	Perennial	June-September
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia cyparissias</i>	Perennial	May-July
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i>	Perennial	July-August
Fabaceae	<i>Securigera varia</i>	Perennial	June-October
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i>	Perennial	June-October
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	Perennial	May-June
Lamiaceae	<i>Ajuga reptans</i>	Perennial	June-September
Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i>	Perennial	May-July
Papaveraceae	<i>Papaver rhoeas</i>	Annual	May-August
Poaceae	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Perennial	June-August
Poaceae	<i>Dactylis glomerata</i>	Perennial	May-October
Poaceae	<i>Festuca arundinacea</i>	Perennial	July-September
Rosaceae	<i>Potentilla erecta</i>	Perennial	June-August
Rubiaceae	<i>Galium odoratum</i>	Perennial	May-August
	<i>Verbascum</i>		
Scrophulariaceae	<i>densiflorum</i>	Perennial	July-September
Scrophulariaceae	<i>Veronica hederifolia</i>	Annual	March-May



2.3. Herbivores and natural enemies in field margins and crop fields

Major crop herbivores, related damage, parasitism rate and natural enemies were recorded in the margin strips and in the field at a distance of 5 and 30m from the centre of the strips. The survey dates corresponded to the main phenological stages of crops and peak abundances of major crop herbivores. The observation time was between 10am and 4pm under favourable weather conditions (sunny, not windy, no rain).

Oilseed rape was monitored twice in April and June 2014 at flower bud appearance and early fruiting. In each oilseed rape field and at each sampling date, 20 randomly chosen plants per distance were observed. In April and June, aphids (dominant species: *Brevicoryne brassicae*), adult parasitoids (dominant species: *Diaeretiella rapae* and *Tersilochus heterocerus*), hoverflies (*Syrphidae* sp., adults and larvae) and ladybugs (*Coccinellidae* sp., adults and larvae) were counted on each plant. In June, pod damage (yes/no) caused by fruit weevils (*Ceutorhynchus assimilis*) and pod midges (*Dasineura brassicae*) were additionally recorded on the main inflorescence. Pollen beetle (*Meligethes aeneus*) adults were captured and counted in April using a suction sampler (Stihl sh 86-d). Within margin strips, all flying and easily visible insects such as pollen beetles, adult parasitoids, ladybugs and hoverflies were counted by visual observation from outside the strip for 10 min at both survey dates. Afterwards aphids (all species), hoverfly and ladybug larvae were recorded inside the strips.

Wheat was monitored twice in early and late June 2015 at stages of spikelet emergence and early milk ripening. In each wheat field and for each sampling date, 50 randomly chosen tillers per distance were observed. Cereal leaf beetles (*Oulema* sp., larvae), cereal aphids (dominant species: *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*), aphid mummies, ladybugs and hoverflies, were counted on each tiller. Aphid mummies indicate parasitoid attack. Aphid parasitism rate was estimated by dividing the total number of mummies observed on tillers by the sum of aphid and mummy numbers. Within the margin strips, leaf beetle larvae, aphids (all species), parasitoids, ladybugs (adults and larvae) and hoverflies (adults and larvae) were counted. Counting method and time was the same as in the previous year for oilseed rape.

In both crops and in their margin strips, aphid predation was evaluated using bait aphids glued to sand paper (predation cards). In assuming that natural enemies and attack rates are similar to that of aphids attacking wheat and oilseed rape we used the commercially available pea aphid *Acyrtosiphon pisum* as sentinel prey. Predation cards consisted of three aphids glued on 5cm x 5cm black sand paper pieces. The cards were attached to the leaves of oilseed rape and wheat (height= 50cm), respectively. We placed one card at each distance (0, 5m, 30m) and treatment resulting in a total of nine cards per field and 45 cards per year and crop. Aphid predation was evaluated after 24h. An aphid was considered as predated when damaged or missing.



Under each plant carrying a predation card, we placed a pitfall trap to analyse the abundance and diversity of carnivorous ground beetles. Trap content was sampled five days after placement to identify beetles to species level (Roger et al., 2012).

2.4. Attractiveness of margin plants

In order to evaluate the role of individual plant species in crop herbivore regulation, we recorded insect number on all plant species that were visited by the most abundant crop herbivores and natural enemies. We focused on aphid regulation and counted on each plant species the number of aphids, predators (hoverflies, ladybugs) and parasitoids. We did not distinguish aphid species since we were mainly interested in alternative prey provisioning. The counts include sown and spontaneously emerging plant species in order to evaluate the contribution of sown wildflower strip plants to herbivore regulation.

2.5. Data analysis

Plant species number (diversity) and cover of entomophilous flowering plants were analysed as a proxy of floral resource provisioning. The bioflor database (Klotz et al., 2002) was used to identify entomophilous plants. Only species flowering at the survey date were included in this category. Herbivores, herbivore damage, natural enemies and parasitism rates were included as response variables in the analyses if at least half of the plots were occupied in each year (values ≥ 0). For response variables occurring at both survey dates, we used the date of peak value. Only if peak abundance was too low data of both survey dates were added (hoverfly and ladybug abundance).

We used generalized linear models (glmer function of lme4 package in RStudio, version 0.99.902) to test the strip treatment effect on plant diversity, the cover of flowering entomophilous plant species, the diversity of flowering entomophilous plant species, the number of aphids, the aphid parasitism rate, the number and presence of natural enemies, aphid predation (predation cards) and ground beetle abundance. The basic statistical model included strip treatment as a fixed and field as a random effect. Analyses were run separately for the two crop species (wheat, oilseed rape) and the three distances (0m=within strips, 5m, 30m). Vegetation data and aphid parasitism rates were normally distributed and thus analysed using a Gaussian distribution and identity link. For count data, we fitted a Poisson distribution with log-link function. When overdispersion was detected, models were fitted using a negative binomial error distribution. The glht function (multcomp package) was used to run multiple comparisons within significant effects.

We additionally tested the influence of herbivores and natural enemy abundances in the field margin on their abundances and damages within crop fields in 2015. Using generalised linear models (GLM, RStudio, Version 0.99.473, MASS package) margin abundances were used as explanatory and field abundances as response variables. Again, analyses were run separately for the two distances. The distributions and link functions were the same as in the basic model.



Descriptive statistics was used to compare the attractiveness of different plant species. In order to standardise plant abundance, the insect counts were divided by plant cover.

3. Results

In both years (corresponding to different crops) the number of plant species and the cover of flowering entomophilous species (floral resources) were significantly higher in wildflower strips than in spontaneous vegetation and in grass strips (Figure 5.1). The average number of sown species was 11 (8.4 in 2014, 14 in 2015). They represented 37.5% of the total vegetation cover in wildflower strips. The differences between spontaneous vegetation and grass strips were not significant. In wildflower strips, plant diversity and the cover of flowering entomophilous species increased from 2014 to 2015 corresponding to the development of the sown biennial and perennial species only developing and/or flowering from the second year on. In the other strip treatments number of plant species increased but not the cover of flowering entomophilous species.

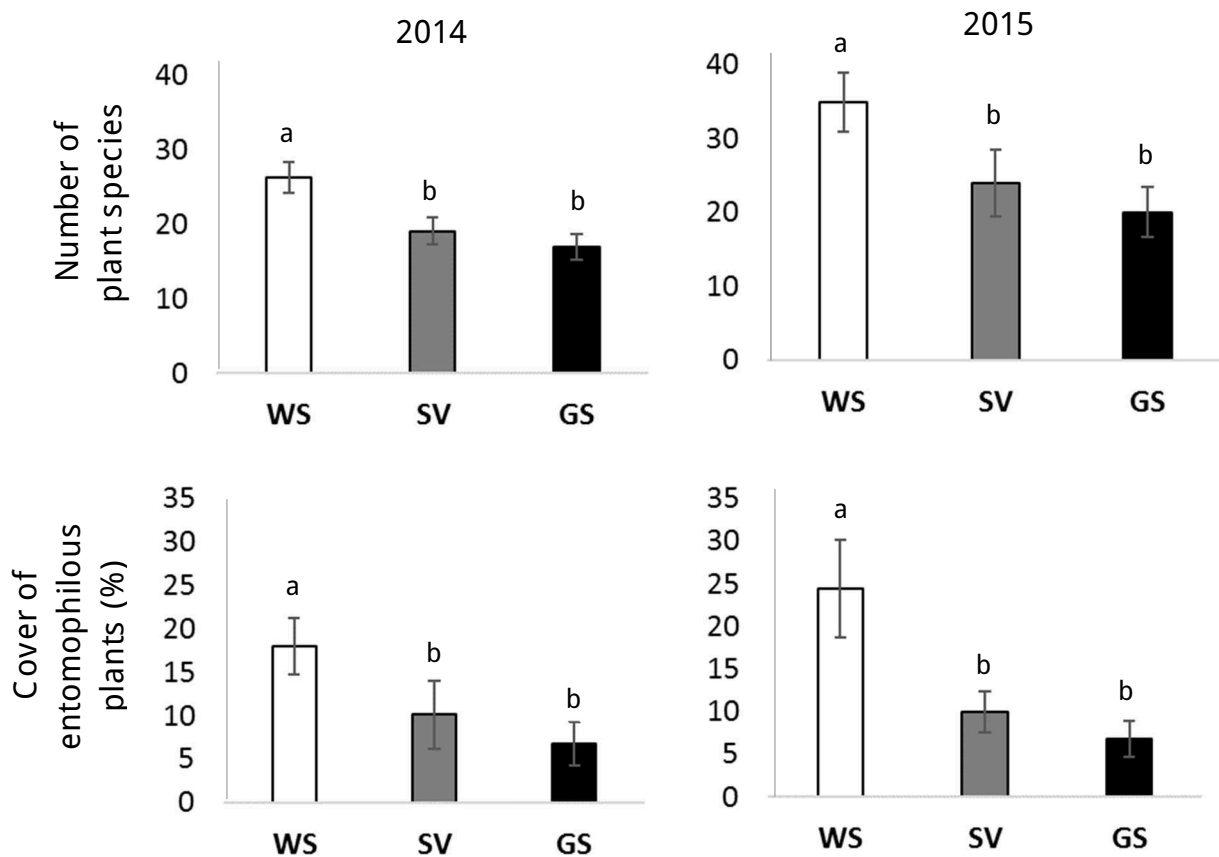


Figure 5.1: Mean (±SE) number of plant species and percentage cover of entomophilous plants of three field margin types in 2014 (left, oilseed rape) and 2015 (right, winter wheat). WS, wildflower strip; SV, spontaneous vegetation; GS, grass strip; P<0.05 (glmer model).



In oilseed rape fields, the dominant crop herbivores were pollen beetles and aphids (Figure 5.2). Pollen beetle abundance was not significantly different between the strip treatments. Pollen beetles were nearly absent in the strips precluding statistical comparison. Total aphid number including species not feeding on oilseed rape was higher in wildflower than in the other strips. In the crop field, cabbage aphid infestation was lower close to wildflower strips than close to the other strips (but only significant compared to spontaneous vegetation). At a distance of 30m, aphid infestation was lower in the wildflower strip treatment than in the grass strip treatment. Aphid predation was higher in the wildflower strip treatment inside margins and at 5m than in other treatments (significant for wildflower strip - grass strip comparison) whereas no significant differences occurred at 30m where predation was generally low. Hoverflies were the predominant aphid predators observed in the margin strips. Hoverfly density was significantly higher in wildflower strips than in the other strips. A similar difference was also observed at 5m in the crop fields (versus grass strips) as well as at 30m (versus wildflower strips). Ladybug abundance was not significantly different between strip treatments. Pod damage was only different at a distance of 30m being higher in the wildflower strip treatment. Carnivorous ground beetles showed a higher abundance in and close to wildflower strips (5m) but at 30m, abundance was higher in the control treatment. Parasitoids as natural enemies of pollen beetles and aphids were less abundant close to wildflower strips at 5m. At 30 m, parasitoid abundance was higher in grass strip than in control (SV) treatment whereas no significant differences occurred with the wildflower strip treatment times higher in the grass strip treatment.

In wheat fields (Figure 5.3), leaf beetles and aphids were the major crop herbivores. Leaf beetle abundance significantly differed at 30m only being higher in the control than in the grass strip treatment. Contrary to the previous year total aphid abundance was highest in spontaneous vegetation. Close to the margin (5m), the number of cereal aphids was significantly lower in the wildflower strip treatment than in the control strip whereas at 30m cereal aphid infestation was highest in this treatment. Aphid parasitism was not different between treatments at 5m but highest in the wildflower strip treatment at 30m not explaining the aphid abundance patterns. Corresponding to cereal aphid abundance at 5m, aphid predation was higher in the wildflower strip treatment at 5m than in the grass strip treatment but at 30m no differences were found. However, within margins aphid predation was higher in grass strips than in wildflower strips. Hoverflies and ladybugs were the predominant aphid predators observed in the margin strips. Hoverfly density was significantly higher in wildflower strips treatments both within the strips and at a distance of 5m whereas no differences occurred between the two other treatments (SV and GS). Similar results were obtained for ladybugs showing a significantly higher abundance in the wildflower strip treatment. However, also differences between grass strips (lower abundance) and spontaneous vegetation were significant. Both predators showed no treatment effect at 30m inside the wheat fields. Carnivorous ground beetles occurred in higher numbers in the control with spontaneous vegetation. However, the treatment effect was not significant in the field.



2014: oilseed rape

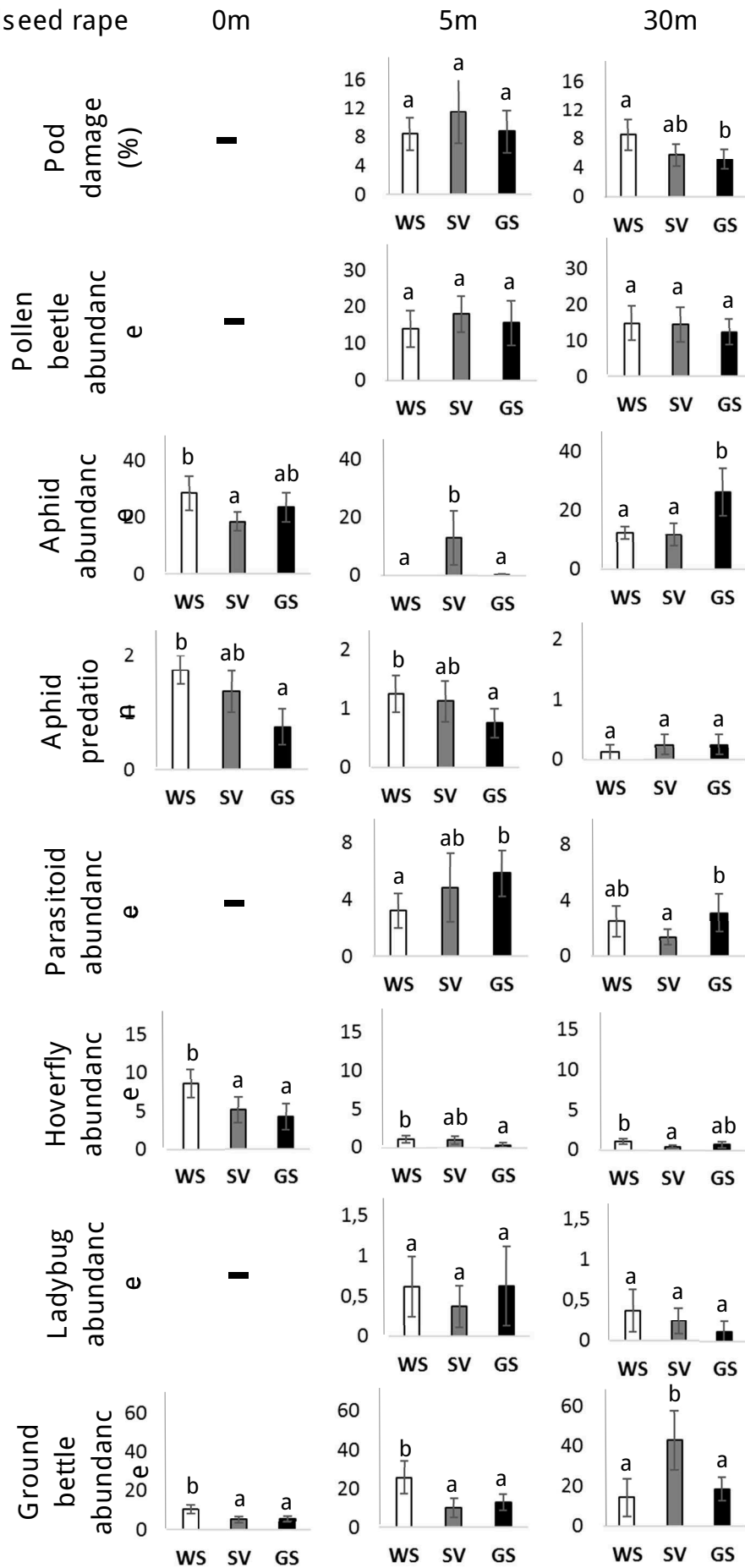


Figure 5.2: Oilseed rape 2014: pod damage, number of pollen beetles, aphids, parasitoids, hoverflies and ladybugs, aphid predation, and ground beetle abundance in pitfall traps of three field margin types. WS, wildflower strip; SV, spontaneous vegetation; GS, grass strip; means \pm SD; different letters indicate significant differences with $P < 0.05$ (glmer model). - : not analysed.

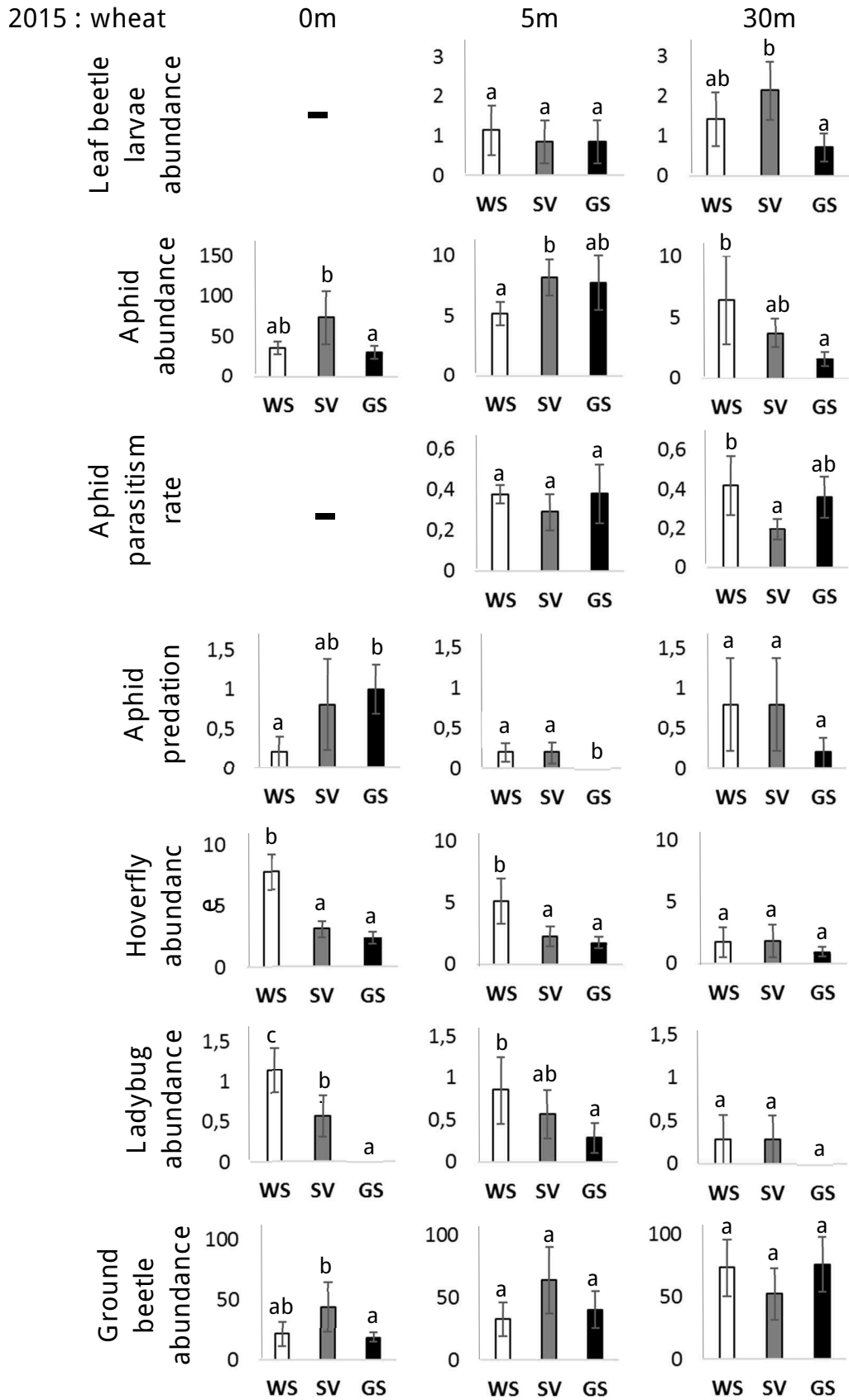


Figure 5.3: Winter wheat 2015, number of leaf beetle larvae, aphids, hoverflies and ladybugs, aphid parasitism, aphid predation (predation cards), and ground beetle abundance in pitfall traps of three field margin types. WS, wildflower strip; SV, spontaneous vegetation; GS, grass strip; means \pm SD; different letters indicate significant differences with $P < 0.05$ (glmer model). - : not analysed.



Significant effects of insect abundance in field margin (pooled for treatments) on abundance in crop fields (herbivores and natural enemies) were only found at a distance of 5m from the (Table 5.2). At 5m distance, aphid abundance was negatively influenced by parasitoid and ladybug abundance in margin strips indicating a positive effect of margins on aphid regulation. No correlations were observed between aphids of margin strips and cereal aphid in crops fields suggesting limited exchanges between margins and the field and/or a dominance of non-crop aphid species in the margins. Correlations between hoverfly abundance in field margins and in crops were not significant whereas ladybug abundances of margins and fields were positively correlated.

Table 5.2: Relations between crop herbivores and natural enemies observed in field margins (explanatory variables, lines) and in wheat fields at a distance of 5 and 30m from field margins (response variables, columns) in 2015. Estimates and significance levels of explanatory variables are presented for the GLM model. P<0.1 . P<0.05 *P<0.01 **P<0.001 ***, ns: not significant. - : not analysed.

Field, 5m				
Field margin	Cereal aphids	Hoverflies	Ladybugs	Aphid parasitism
Parasitoids	-0.214.	-	-	ns
Total aphids	ns	ns	ns	ns
Hoverflies	ns	ns	-	-
Ladybugs	-0.542*	ns	0.577*	-

Field, 30m				
Field margin	Cereal aphids	Hoverflies	Ladybugs	Aphid parasitism
Parasitoids	ns	-	-	ns
Total aphids	ns	ns	ns	ns
Hoverflies	ns	ns	-	-
Ladybugs	ns	-	ns	-

In wildflower strips adjacent to wheat fields, we found more aphids on spontaneously occurring species than on sown species (Figure 5.4). The relation is similar after correction for different plant cover indicating that species of the spontaneous vegetation are more attractive to aphids. The majority of the aphids was found on four spontaneous species *Vicia sativa* (Fabaceae), *Rumex obtusifolius* (Polygonaceae), *Galium aparine* (Rubiaceae) and *Cirsium vulgare* (Asteraceae) and are thus not cereal aphids (Table 5.3). The only host of cereal aphids was wheat (*Triticum aestivum*) accidentally sown into the margin or emerged as volunteer of previous crops. Sown species were more attractive for the three analysed natural enemy groups indicating that selection of plant species was successful in increasing regulatory potential. The difference was even greater after correction for plant cover since spontaneous vegetation was more abundant than sown plants. Corrected for percentage cover,



parasitoids were most attracted by the sown *Leucanthemum vulgare* and *Tanacetum vulgare*, and ladybugs by *Centaurea cyanus* (Asteraceae) and *Dactylis glomerata* (Poaceae). Hoverflies occurred on a higher number of sown than of spontaneous species but two spontaneous species, *Hypochaeris radicata* (Asteraceae) and *Holcus lanatus* (Poaceae), were the most attractive ones.

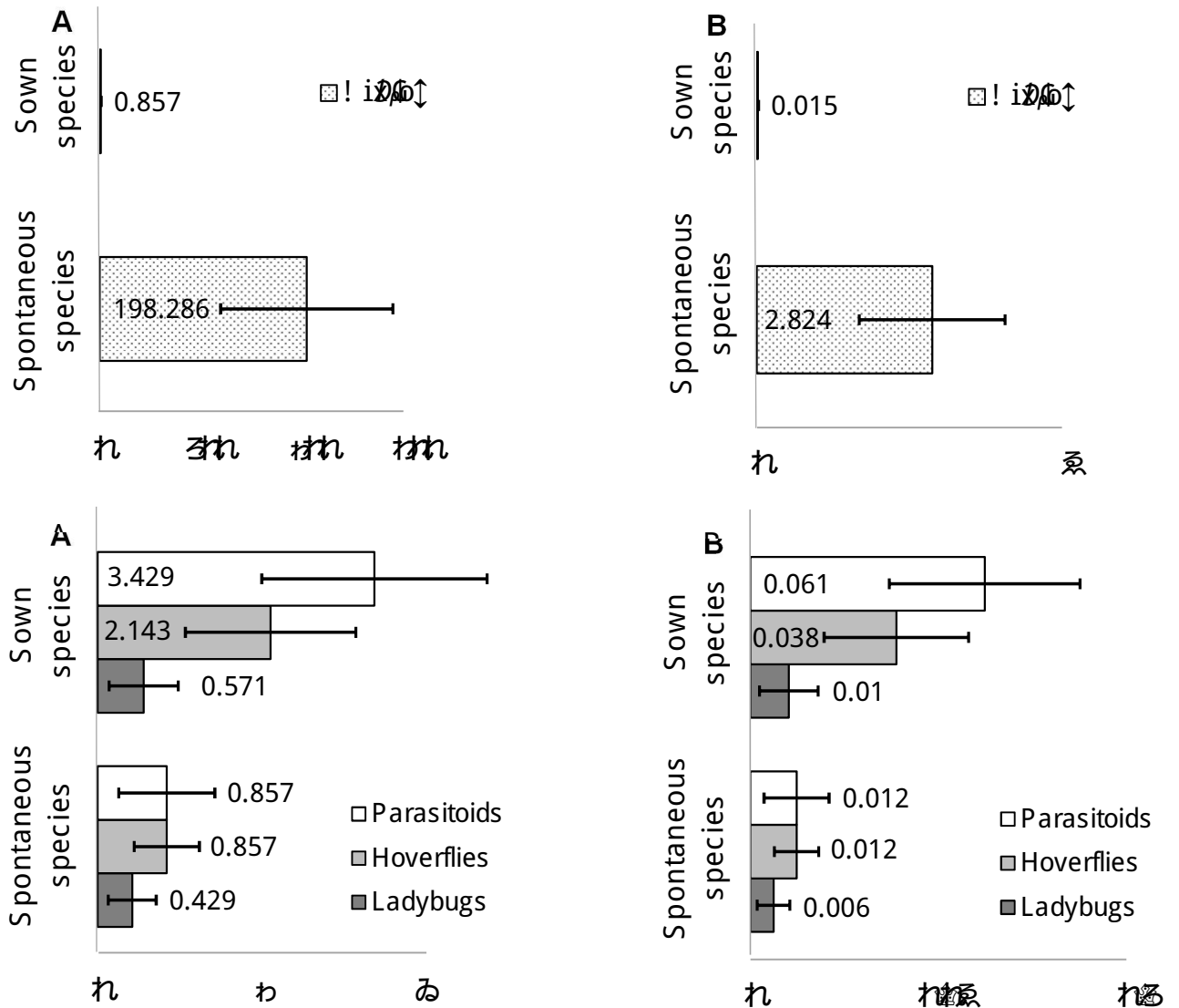


Figure 5.4: Attractiveness of sown and spontaneous species in wildflower strips to herbivores and natural enemies observed in June 2015. A) Mean number (\pm SD) of aphids and natural enemies per plot and B) mean number (\pm SD) of aphids corrected for total cover of each group (sown, spontaneous) and natural enemy abundance corrected for cover of flowering plants.



- Chapitre 5 -

Table 5.3: Aphid abundance corrected for total vegetation cover (%) and natural enemy abundance corrected for the cover of flowering plants (%) of wildflower strips observed in June 2015 (means +/-SD).

	Plant species	Aphids	Parasitoids	Hoverflies	Ladybugs	Species cover	
Sown species	Achillea millefolium	0	0	0.14(+/-0.05)	0	1.59(+/-0.27)	
	Centaurea cyanus	0	0.71(+/-0.27)	0.14(+/-0.05)	0.14(+/-0.05)	0.29(+/-0.07)	
	Dactylis glomerata	0	0	0	0.57(+/-0.22)	8.36(+/-1.15)	
	Echium vulgare	0	0	0.05(+/-0.02)	0	1.31(+/-0.17)	
	Heracleum sphondylium	0	0.14(+/-0.05)	0.09(+/-0.03)	0	0.71(+/-0.27)	
	Hesperis matronalis	0	0	0.01(+/-0.01)	0	3.09 (+/-0.78)	
	Leucanthemum vulgare	0	2.98(+/-1.07)	0.03(+/-0.01)	0	9.59(+/-1.24)	
	Malva sylvestris	0.09 (+/-0.04)	0	0.33(+/-0.11)	0	1.72(+/-0.19)	
	Matricaria recutita	0	0	0.04(+/-0.01)	0	0.74 (+/-0.21)	
	Tanacetum vulgare	0	1.43(+/-0.54)	0	0	1.87(+/-0.29)	
	Trifolium pratense	0.57 (+/-0.22)	0	0	0	2.9(+/-0.77)	
	Trifolium repens	0	0	0	0.01(+/-0.01)	4.93(+/-0.79)	
	Spontaneous species	Ammi majus	0	0.09(+/-0.04)	0	0	0.43(+/-0.16)
		Cirsium vulgare	11.14(+/-2.14)	0	0	0	1.07 (+/-0.13)
Euphorbia helioscopia		0	0	0.07(+/-0.03)	0	0.57(+/-0.14)	
Galium aparine		12.57(+/-4.75)	0	0	0	0.51(+/-0.11)	
Holcus lanatus		0	0	1.43(+/-0.54)	0	3.59(+/-1.35)	
Hypochaeris radicata		0	0	2.86(+/-1.08)	0	0.46(+/-0.07)	
Ranunculus repens		0	0	0.05(+/-0.02)	0	2.57(+/-0.8)	
Raphanus raphanistrum		0	0	0	0	0.071(+/-0.03)	
Rumex obtusifolius		15.26(+/-4.08)	0.03(+/-0.01)	0	0.05(+/-0.02)	2.14(+/-0.42)	
Triticum aestivum		1.71(+/-0.65)	0	0	0	0.29(+/-0.07)	
Verbascum thapsus		2.14(+/-0.81)	0	0.07(+/-0.03)	0	0.43(+/-0.11)	
Vicia sativa		22.49(+/-6.09)	0	0	0.06(+/-0.02)	1.66(+/-0.33)	

4. Discussion

According to our expectations, wildflower strips showed a higher plant diversity and cover of flowering entomophilous plants used as a proxy of floral resource provisioning. The differences were stable for the two study years demonstrating that the mixture of annual and perennial species was efficient without re-sowing and associated soil disturbance. No differences occurred between grass strips and spontaneous vegetation indicating that grass strips did not prevent the development of non-sown species in the first years (Cordeau et al., 2012).

4.1. Strip treatment effects on crop herbivores and natural enemies

In agreement with other studies, sown wildflower strips comprised a greater abundance of natural enemies than spontaneous vegetation and wildflower strips (Pfiffner & Wyss, 2004; Haaland et al., 2011). In particular, hoverflies occurred consistently (both years) in higher numbers in wildflower strips. It is well known that adult hoverflies rely on nectar resources (Fiedler, Landis, & Wratten, 2008; Wäckers, 2004). A better resource provisioning resulting in higher adult performance increases egg deposition and density of aphidophagous larvae in the field (Laubertie et al., 2012). In other natural enemies such as ground beetles and ladybugs, a positive effect of wildflower strips was only observed in the first year or in the second year, respectively. Both groups do not directly depend on floral resources. However, gut content analyses and observational studies on ladybugs have shown that adults and larvae also consume nectar and pollen contributing to fitness and predation performance (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005). Both ladybugs and ground beetles may have also been attracted by aphids feeding on flower stalks of entomophilous plant species (i.e. *Vicia sativa*) and representing alternative prey (Griffiths et al., 2008). A similar, clearly positive effect of entomophilous plant species on ladybug abundance has also been shown in a correlative study on spontaneous field margin vegetation in the same study area (Pollier et al., submitted).

Inside the fields, a higher natural enemy abundance was observed close to wildflower strips than close to the other strip treatments at a distance of 5m. Higher densities of hoverflies (both years), ground beetles (2014) and ladybugs (2015) were also observed in the corresponding margins. The results suggest that the attraction of natural enemies by floral resource of field margins had a positive influence on natural enemy densities in the fields and that they are not trapped by more attractive field margin structures (associational resistance: Barbosa et al., 2009). However, the positive wildflower strip effect was not significant any more at a distance of 30m. Such a dilution of field margin resources effects on natural enemies was also observed in several other studies (Collins et al., 2002; Tschumi et al., 2015; Pollier et al., submitted; Pollier et al., in prep.).

Effects on crop herbivore abundance and predation corresponded in several cases to natural enemy responses to the strip treatment. According to higher hoverfly and ground beetle density in wildflower strips and at a distance of 5m (first year), aphid



predation was also higher. Corresponding to higher predation, cabbage aphid abundance was always lowest in the wildflower strip treatment at a distance of 5m and 30m. Aphid abundance in the strips did not show such pattern but it has to be taken into account that the majority of aphids counted in the strips do not attack oilseed rape. This is one of the first studies demonstrating a positive effect of wildflower strips on natural enemies, predation rates and aphid abundance in the same experiment. Tschumi et al. (2016, 2015) found similar results for cereal leaf beetles and natural enemies but they compared wildflower strips with cereal strips as control treatment. In a study on cabbage herbivory, Bischoff et al. (2016) observed a positive influence of floral resources on ladybugs and aphid parasitism but no corresponding influence on aphid populations. In our experiment, the wildflower strip effects on cereal aphid regulation (second year) were less strong but still visible. The positive effect of the wildflower strip treatment on ladybugs and hoverflies resulted in a higher predation but only at a distance of 5m. There was no corresponding effect on cereal aphid abundance suggesting that other factors had a stronger influence on aphid populations. Such a lack of crop herbivore response to an increase of natural enemies and predation rates close to semi-natural habitats seems to be quite common in agroecosystems (Bianchi et al., 2006; Haaland et al., 2011; Chaplin-Kramer et al., 2011). Thies et al. (2005) found for example that the proportion of non-crop areas in agricultural landscapes increased aphid parasitism without reducing cereal aphid densities.

Similarly, we did not observe consistent treatment effects for other dominant crop herbivores of oilseed rape and wheat. In particular, pollen beetle density as a major oilseed rape herbivore was not influenced by the treatments. Several studies have shown that the high mobility of the beetles increase the importance of large-scale landscape structure compared with relatively small-scale features such as margin strips (Thies et al., 2003; Zaller et al., 2008b). Apart from aphids, leaf beetles were the second major crop herbivores in winter wheat. In contrast to Tschumi et al. (2015), we did not find any evidence for a positive wildflower strip effect on cereal leaf beetle regulation. This seems to be surprising because two important natural enemy groups, hoverflies and ladybugs (Tschumi et al., 2015) occurred in higher abundances in and close to wildflower strips. The magnitude of treatment effects on natural enemies may not have been sufficient to decrease leaf beetle density or the regulatory effect may have been compensated by positive wildflower strip effects on leaf beetles. Cereal leaf beetles also feed on wild grass species and they use semi-natural habitats for overwintering (Evans et al., 2013).

4.2. Interactions between strip and crop populations

Comparisons of margin strip and field abundance depend on temporal and spatial dynamics. High mobility may increase spatial scales of interactions between field and non-crop structures beyond field margins as already discussed for pollen beetles (Thies et al., 2003; Zaller et al., 2008b). The spread from margins into the field may take some time and after migration into the field insect populations may decline in the



margin strips (Collins et al., 2002 for ground beetles) diluting correlations between margin and field abundances. Additionally, the energetic costs of movements and the relative attractiveness of margins may prevent natural enemies from moving into the field (Heimpel & Jervis, 2005; Wanner et al., 2006). In our study, we found a positive correlation between field (at 5m) and margin abundance of ladybugs and a negative correlation between aphid field abundance and margin abundance of ladybugs. The result fits well to the observed positive effect of the wildflower strip treatment on margin and field abundance of ladybugs, on corresponding aphid predation and on a lower aphid abundance in the field (at 5m) confirming a causal relationship between increase of natural enemy and decrease of the crop herbivore population. No correlations were observed between parasitoid abundance and aphid parasitism. There is a time lag of about two weeks between parasitoid attack and mummy development (Le Guigo et al., 2011). It is thus possible that parasitoids that moved from the margins into the field to attack aphids did not occur any more in the field margins when mummies were visible. Relationships between hoverfly populations of margins and fields, and between hoverflies and aphids were not significant suggesting that margins had a relatively small influence on aphid regulation by hoverflies. Hoverflies are highly mobile and their field abundance may not that strongly influenced by field margins (Watten et al., 2003). However, the consistently higher hoverfly abundance in wildflower strips and at a distance of 5m compared with grass strips and spontaneous vegetation still indicates an influence of margins on hoverfly field populations. Probably due to the dilution effect, none of the correlations between field margin and field populations was significant at 30m.

4.3. Attractiveness of sown and spontaneous species

In our study, plants used in the wildflower strip mixture were clearly more attractive for the three tested natural enemy groups (hoverflies, ladybugs, parasitoids) than the spontaneous vegetation emerging from the soil seed bank. Thus, our approach to select plant species improving floral resource provisioning was successful in increasing the regulatory potential of the strips. The study highlights the importance of pollen and nectar as resources for natural enemies of crop herbivores also observed in other studies (Wäckers et al., 2005; Wäckers & van Rijn, 2012). In particular, parasitoid abundance was much higher on sown plants. Parasitoids were mainly attracted by the Asteraceae species *Leucanthemum vulgare*, *Tanacetum vulgare* and *Centaurea cyanus*. Their flowers are known to be accessible to parasitoids that have only short mouthparts limiting access to deep flowers with long corollas (Patt et al., 1997; Vattala et al., 2006; Williams & Hendrix, 2008). *Centaurea cyanus* additionally produces extrafloral nectar easily exploitable by parasitoids (Balzan et al., 2014 ; Pollier et al., 2016). However, spontaneously occurring species also hosted high numbers of natural enemies. The spontaneous *Hypochaeris radicata* and *Holcus lanatus* showed a higher hoverfly abundance than any of the sown species. *Holcus lanatus* is a non-providing nectar grass species. The high attractiveness may result from pollen provisioning as a second important floral resource (Laubertie et al., 2012) or by the presence of alternative hosts attracting adults for egg deposition. The role of alternative hosts was



confirmed by the attraction of ladybugs on a sown grass species *Dactylis glomerata*. Although sometimes feeding on pollen and nectar (Ricci et al., 2005), the high abundance of ladybugs on grass species is more likely the result of alternative host provisioning or other habitat functions (Griffiths et al., 2008). The aphids observed in high numbers on spontaneous plant species also represent alternative hosts not attacking crops. Cereal aphids are specialised on grass species (Poaceae) and cabbage aphids on Brassicaceae (Le Guigo et al., 2012; Evans et al., 2013) both not hosting aphids in our field margins (except for several wheat plants as contaminants). The most attractive plant species for aphids was *Rumex obtusifolius*, a problematic grassland weed. As grass species it is wind pollinated and does not provide any nectar (Cavers & Harper, 1964). The observed attraction of parasitoids not feeding on pollen and of ladybugs was most likely the result of the high aphid abundance. However, the higher provisioning of non-crop aphids as alternative hosts of the three tested natural enemy groups did not compensate for a lower floral resource provisioning as finally the sown plants were more attractive than the spontaneously occurring plants.

4.4. Conclusions and implications

Our study demonstrated that the approach to increase floral resource provisioning by sowing plant species that produce a high quantity and quality of nectar was successful in attracting natural enemies of crop herbivore. Observations of natural enemies on different plant species confirmed a clear preference of sown nectar providing plants although alternative prey or hosts may also attract natural enemies. For aphids, the only major crop herbivore group occurring in both tested crops, a corresponding regulatory effect was confirmed down to aphid predation and aphid infestation in the field at least at a distance of 5m from the margin strips. Such efficiency in regulation has rarely been demonstrated so far since most studies on wildflower strips have been limited to natural enemies or have not shown any significant effect on herbivores (Haaland et al., 2011). The negative correlations between natural enemy abundance in margin strips and aphid abundance in the field confirmed the causal relationship between natural enemy attraction by floral resources of the margins and biocontrol. However, several major crop herbivores did not respond to our treatments despite an increase of natural enemy abundance in wildflower strips. Such an absence of crop herbivore response suggests that other factors than natural enemy abundance determine herbivore population dynamics (Thies et al., 2005; Haaland et al., 2011; Chaplin-Kramer et al., 2011). As in previous studies, most strip treatment effects were only significant close to the field margin and not at a distance of 30m indicating a limited mobility of natural enemies (Collins et al., 2002; Wanner et al., 2006). Further research is needed on regulatory effects down to crop herbivore level and on natural enemy movements between fields and margins, in order to evaluate the potential contribution of field margin management to the control of crop herbivores in the field.

Grass strips did not improve regulation service of margins. Natural enemy densities were in general lower than in wildflower strips and sometimes even lower than in spontaneous vegetation with a corresponding absence of crop herbivore regulation.



The more positive evaluation of grass strips in other studies (Collins et al., 2002; Al Hassan et al., 2013) was probably the result of using the complete absence of margin strips as a control. Compared with spontaneous vegetation the planting of grass strips may have a negative effect because competitive grasses limit the development of more attractive entomophilous species emerging from the soil seed bank. The use of less attractive control treatments (absence of vegetation, crop strips) may also be the reason for stronger effects of wildflower strips on crop herbivore regulation occasionally observed in other studies (Haaland et al., 2011; Tschumi et al., 2015). However, we believe that an efficient ecological engineering approach such as wildflower strip sowing needs to demonstrate a better regulatory effect than spontaneous vegetation not requiring any sowing or preparation costs. The advantage of wildflower strips may have been even smaller if older margins of spontaneous vegetation would have been used as a control. The high regulatory potential of old margins of herbaceous perennial plant communities has already been demonstrated (Denys & Tscharntke, 2002; Pollier et al., submitted). Existing older field margins of spontaneous vegetation should therefore not be replaced by wildflower strips. Instead, strips should be sown to the edge of crop fields.

5. Acknowledgements

We thank E. Chenu for her technical assistance and T. Sollet and S. Le Barazer for their help in the field. We also thank all farmers who participated in our study for hospitality and information provided. The project was funded by the French National Research Agency (ANR-12-AGRO-0006, 'PEERLESS') and the chair Ecologically Intensive Agriculture (AEI).





DISCUSSION
GENERALE ET
PERSPECTIVES



DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. Bilan de l'étude et retour sur les objectifs du travail

Comme de nombreux facteurs influencent le contrôle naturel des ravageurs au sein des agrosystèmes, notre première question de recherche portait sur les contributions respectives de la flore, du paysage et des pratiques pour le service de régulation biologique. Il s'agissait de réaliser une analyse prenant en compte des facteurs majeurs – différentes échelles pouvant influencer la régulation des ravageurs des cultures de colza. L'enjeu était de faire émerger l'importance de travailler sur les paysages environnant les parcelles, les pratiques agricoles mais aussi la végétation spontanée pour comprendre ce service écosystémique. Dans cette étude il a été montré que l'intégration dans un modèle des différents facteurs pouvant influencer le service de régulation (ici 19 variables), fait ressortir les variables les plus puissantes et les plus attendues (pratiques agricoles, relations ravageurs-auxiliaires). Les pratiques agricoles au champ sont apparues comme le principal moteur influençant les populations de ravageurs et ennemis naturels dans le colza. Dans nos résultats, la suppression des produits chimiques était favorable aux mulligthes aux deux distances (5 et 50 mètres) et aux pucerons – 5 mètres. Les ennemis naturels ont été plus favorisés – 5 mètres qu'– 50 mètres. Les modèles PLS-PM ont mis en évidence des effets de la qualité des bordures sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels dans les champs de colza. Le couvert des espèces entomophiles en fleurs et l'indice de la disponibilité du nectar (INAFM) étaient les meilleurs prédicteurs de la qualité des bordures. Les modèles PLS-PM ont prédit systématiquement un effet positif de l'abondance des ravageurs sur l'abondance d'ennemis naturels qui pourrait être expliqué par l'agrégation des prédateurs sur patches de proies les plus denses. Dans notre approche de modélisation, nous avons regardé les effets des caractéristiques du paysage sur la régulation des ravageurs des cultures, dans un rayon de 1 kilomètre, en mettant l'accent sur l'hétérogénéité du paysage et la qualité des habitats. L'influence des paramètres paysagers était moins forte que celle des paramètres locaux et souvent non-significative dans les analyses bootstrap. Les effets prévus de l'hétérogénéité du paysage ont toujours souffert de l'incertitude des paramètres dans nos modèles – 5 mètres. Cela peut indiquer la prédominance des facteurs plus locaux sur les facteurs de paysage près des bordures. Selon le modèle – 5 mètres, les populations de pucerons ont été plus influencées par la végétation spontanée locale que par l'hétérogénéité du paysage. Fait intéressant, les modèles développés pour les mulligthes ont prédit des effets négatifs de la végétation spontanée incluse dans le paysage sur ces ravageurs aux deux distances et sur les ennemis naturels – 50 mètres. L'intégration des différents facteurs pouvant influencer le service de régulation dans un même modèle nous a permis de



mettre en évidence la prédominance des facteurs locaux (pratiques agricoles peu intensives) et permet d'identifier la végétation de bordure de parcelles agricoles (couvert des espèces entomophiles et indices d'attractivité) comme source de variation de l'abondance des ravageurs et des ennemis naturels au champ.

Notre deuxième question de recherche portait sur le rôle de la végétation spontanée de bordure sur le contrôle biologique, et plus précisément sur les groupes fonctionnels et/ou les espèces végétales impliqués dans ce service. Pour y répondre, nous avons cherché à expliquer les variations d'abondances des ravageurs, des auxiliaires, les dégâts causés par les ravageurs aux cultures (blé et colza) et les taux de parasitisme subis par les ravageurs, à partir de variables explicatives décrivant la diversité végétale et certains traits fonctionnels des plantes. Dans cette étude, il a été démontré que la végétation de bordure peut influencer la régulation des ravageurs des cultures et surtout les communautés d'insectes qui sont proches de la bordure (5 mètres par rapport à 50 mètres). Le couvert en plantes entomophiles – fleurs était corrélé avec un grand nombre de variables réponses (abondance des insectes, dégâts et taux de parasitisme) dans les cultures. Les relations entre ce groupe fonctionnel, les ravageurs et leurs dégâts étaient souvent négatives alors que les relations avec les ennemis naturels et les taux de parasitisme étaient positives. Cependant l'effet était plus fort sur les ennemis naturels que sur les ravageurs et leurs dégâts, ce qui suggère que d'autres facteurs que la régulation par les ennemis naturels jouent un rôle dans la dynamique des populations de ravageurs. Nous n'avons pas trouvé d'effet du couvert sur le service de régulation lorsque les plantes étaient de la même famille que la culture en place. De plus, il y avait très peu d'effet de la diversité végétale sur les insectes présents dans les cultures. Certaines espèces entomophiles en fleurs jouaient un rôle important dans cette régulation comme *P. rhoas*, *G. mollugo*, *R. canina* et *S. asper*. Les corrélations étaient spécifiques d'un ravageur ou d'un groupe d'ennemis naturels. Des analyses multivariées ont mis en évidence des relations entre des groupes de plantes (plusieurs espèces entomophiles) et certains insectes. L'étude de l'effet de la composition de la végétation des bordures sur le service de régulation nous a permis de mettre en évidence l'importance de cette végétation et surtout du couvert en plantes entomophiles en fleurs qui supplante clairement les autres groupes fonctionnels retenus, ce qui suggère que la quantité de ressources florales est plus importante que la diversité des plantes.



Notre troisième question de recherche portait sur l'utilisation par les ennemis naturels fréquentant les champs cultivés, des ressources alimentaires offertes par la flore de bordure. Nous avons mis en place une technique de marquage au ^{13}C (cotton wick) d'une ressource alimentaire pour les adultes parasitoïdes (nectar extrafloral), afin d'analyser si ces insectes s'alimentaient bien sur les plantes. L'objectif était d'observer si les insectes qui s'alimentaient étaient marqués pour ensuite transposer cette technique – des plantes sur le terrain pour le suivi au champ des parasitoïdes. Dans un premier temps, en laboratoire, nous avons perfusé des bleuets avec du glucose marqué au ^{13}C . Nous avons placé dans des cages des parasitoïdes, et, à la suite de cette expérience, des analyses de détection de ^{13}C ont été conduites sur le nectar extrafloral des plantes et sur les parasitoïdes. Le nectar extrafloral et les parasitoïdes étaient bien marqués au ^{13}C (Figure D.1). La méthode du cotton wick est donc appropriée pour marquer le nectar des plantes et les parasitoïdes qui s'alimentent sur ces plantes.

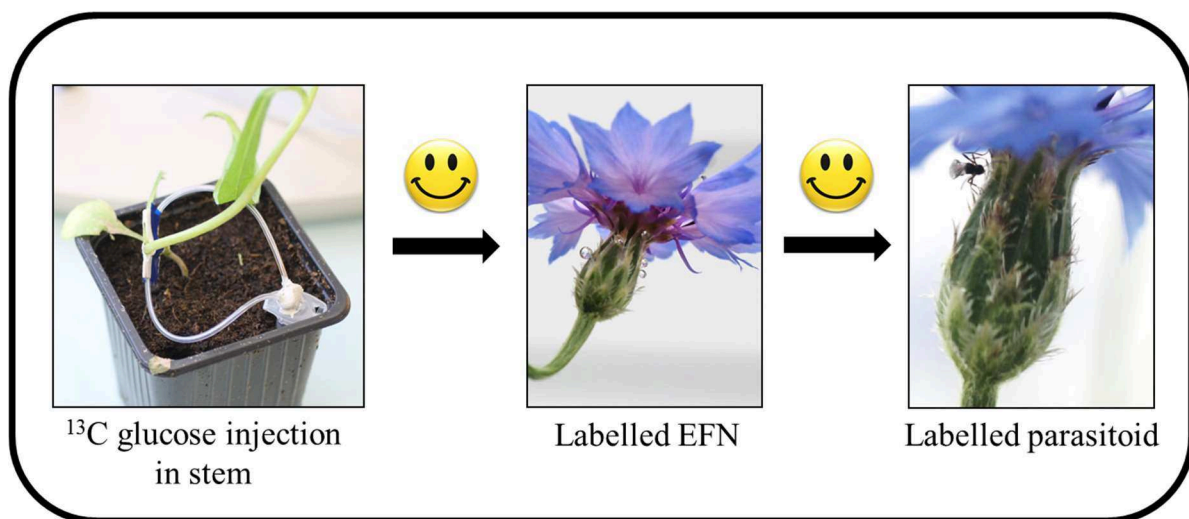


Figure D.1: Vérification de la méthode du cotton wick pour marquer le nectar extrafloral des bleuets et les parasitoïdes qui s'alimentent dessus.

Nous avons par la suite transposé cette méthode au champ sur 20 bleuets installés en bordure de colza et capturé 107 parasitoïdes – l'intérieur du champ sur plusieurs campagnes de relevés. Un parasitoïde capturé – 15 mètres était marqué. Les expérimentations en laboratoire démontrent clairement que la méthode du cotton wick est une méthode appropriée pour marquer du nectar extrafloral et des parasitoïdes qui se nourrissent de celui-ci. Cette méthode peut, être mise en place dans des expérimentations de terrain. Cependant il faut augmenter la quantité du nectar marqué dans le système afin d'obtenir des résultats plus concluants sur le déplacement des parasitoïdes en parcelles agricoles.

Notre quatrième question de recherche portait sur les effets d'une bande fleurie optimisée pour l'approvisionnement des ressources florales (pollen et nectar) sur le service de régulation. Les effets de ces bandes fleuries sur les populations d'insectes dans les champs ont été comparés aux effets de bandes enherbées



(graminées) et de la végétation spontanée. Il s'agissait de réaliser une étude comparative au champ pour tester l'effet de trois traitements différents de la bordure sur les ennemis naturels, les ravageurs des cultures et leurs dégâts. Les différents traitements étaient (1) une bande de fleurs sauvages optimisée pour amener une importante quantité de nectar sur une longue période et 2 années de succession végétale et culturale, (2) une bande de graminées type bande enherbée et (3) la végétation spontanée (contrôle). Outre les effets du traitement, nous avons également analysé l'attrait d'espèces végétales semées et spontanées pour les ennemis naturels et les pucerons. Le couvert d'espèces végétales entomophiles en fleurs (ressource florale) était deux fois plus élevé dans les bandes fleuries par rapport aux deux autres traitements. L'abondance des ennemis naturels était généralement plus élevée à l'intérieur et à proximité (5 mètres) des bandes fleuries. Des corrélations négatives significatives entre l'abondance des ennemis naturels de la bordure et les infestations de pucerons dans les champs ont été trouvées. De plus, la prédation sur les pucerons était supérieure avec le traitement bande fleurie. Dans la plupart des cas, les différences entre les bandes enherbées et la végétation spontanée n'étaient pas significatives mais dans l'ensemble, un effet moindre sur la régulation a été observé avec le traitement bande enherbée. L'effet positif du traitement de la bande fleurie disparaissait à une distance de 30 mètres de la bordure. L'effet sur les ennemis naturels était plus fort que sur les ravageurs des cultures ce qui confirme les résultats obtenus dans l'analyse des effets de la végétation spontanée (voir ci-dessus). Nous avons pu démontrer un déplacement des ennemis naturels des pucerons de la bordure vers l'intérieur de la parcelle (corrélation significative entre populations dans la bordure et l'intérieur du champ) mais les ravageurs n'ont pas tous répondu à une augmentation des ennemis naturels en bordure. Nous avons constaté que les espèces de la bande fleurie étaient généralement plus attractives pour les ennemis naturels que la végétation spontanée, ce qui confirme la pertinence de notre approche. Les parasitoïdes ont été plus attirés par le *Leucanthemum vulgare* et *Tanacetum vulgare*, et les coccinelles par *Centaurea cyanus* et *Dactylis glomerata*. Les syrphes ont été observés sur de nombreuses espèces semées mais deux espèces spontanées : *Hypochaeris radicata* et *Holcus lanatus*, étaient les plus attractives. Les résultats ont démontré que les bandes fleuries optimisées pour l'approvisionnement en nectar (quantité de ressources florales) ont amplifié la régulation des ravageurs des cultures au-delà des effets de la végétation spontanée et des bandes enherbées. Cependant la flore spontanée joue aussi sur le potentiel de régulation confirmant les résultats de la deuxième étude.



2. Importance de la végétation de bord de champ pour la régulation des ravageurs

2.1. Contribution de la végétation spontanée à la régulation des ravageurs des cultures par rapport au paysage environnant et aux pratiques agricoles

La méthode PLS-PM a été utilisée afin d'intégrer de nombreux facteurs pouvant expliquer simultanément la régulation des ravageurs dans un même modèle. Cette approche a mis en évidence l'importance de certaines niches et variables dans la régulation des mites et pucerons du colza. Le tableau D.1 résume les effets des différents facteurs sur l'abondance des ravageurs et des auxiliaires dans les deux modèles utilisés lors du chapitre 2.

Tableau D.1: Résumé des effets des pratiques agricoles (bio vs conventionnel et nombre d'insecticides) de la végétation spontanée de bordure (CEFP et INAFM et nombre d'espèces (50m seulement/modèle 1)), de la végétation spontanée dans le paysage (surface et connectivité) et de l'hétérogénéité du paysage (diversité et fragmentation) sur l'abondance des mites (modèle 1), des pucerons (modèle 2) et des ennemis naturels (mites (modèle 2), syrphes, parasitoïdes et coccinelles (modèles 1 et 2)). En rouge les relations les plus fortes et entre parenthèses les plus faibles.

a) Ixybis 3	t) L'impact de la végétation de bordure		1) Diversité et fragmentation du paysage		5) Surface et connectivité de la végétation de bordure		! Ennemis naturels	
	β	α	β	α	β	α	β	α
a) Diversité de la végétation de bordure	+	+	+	□	□	□	□	□
9) Hétérogénéité du paysage	+	+	□	+	+	□	□	□
a) Ixybis 4	t) L'impact de la végétation de bordure		1) Diversité et fragmentation du paysage		5) Surface et connectivité de la végétation de bordure		! Ennemis naturels	
	β	α	β	α	β	α	β	α
t) Diversité de la végétation de bordure	+	□	□	+	□	□	□	+
9) Hétérogénéité du paysage	+	□	□	+	□	□	□	+

Les modèles PLS-PM ont mis en évidence des effets de la qualité des bordures sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels dans les champs de colza. Le couvert des espèces entomophiles en fleurs et l'indice de la disponibilité du nectar (INAFM) étaient les meilleurs prédicteurs de la qualité des bordures. L'importance du pollen et du nectar en tant que ressources pour les ennemis naturels des ravageurs des cultures a été observée dans d'autres études (Wäckers et al., 2005; Wäckers & van Rijn, 2012). Les modèles PLS-PM ont prédit systématiquement un effet positif de



l'abondance des ravageurs sur l'abondance des ennemis naturels qui pourrait résulter de l'agrégation des prédateurs sur des patches de proies les plus denses. Un tel effet d'agrégation est souhaitable pour une régulation efficace des ravageurs des cultures (Bianchi et al., 2010). Lors de l'étude de l'effet de la végétation spontanée des bordures sur la régulation des ravageurs des cultures, nous avons utilisé les mêmes données (botaniques et entomologiques). Les effets mesurés de la végétation sur les insectes du colza sont résumés dans le tableau D.2.

Tableau D.2: Résumé des effets du couvert des espèces entomophiles en fleurs en bordure de champ de colza sur l'abondance des pucerons, des mirgites et des ennemis naturels.

D[a]	/ IX ↑↑ i ↓↓	
	τ IX IX ↓↓	τ IX IX ↓↓
	系	系
a φ ↓↓		
t ↓ IX ↓	□	
{ ↓ ↓ ↓		
t ↓ ↓ ↓ ↓ ↓		
/ IX ↓ ↓ ↓ ↓ ↓		ヤ

Nous pouvons observer que le couvert en espèces entomophiles en fleurs est corrélé négativement avec la densité des pucerons dans les champs de colza à 5 m des bordures. Ces résultats coïncident avec ceux obtenus pour le modèle 2 avec la méthode PLS-PM. L'effet positif de la végétation sur les ennemis naturels prédit à 50m par le modèle 1 pourrait être dû à un effet du couvert des espèces entomophiles en fleurs sur les coccinelles. Dans les modèles de PLS-PM d'autres tendances ont été mises en évidence que l'analyse de la végétation seule ne suffit à mettre en lumière. Il semble donc important de ne pas se limiter seulement à un facteur (caractéristiques du paysage, caractéristiques de la végétation ou pratiques agricoles) mais d'intégrer tous ces facteurs dans un même modèle pour mieux rendre compte du fonctionnement d'écosystèmes complexes. Il faut aussi s'intéresser aux mécanismes (exemple chapitre 4) pour confirmer les prédictions issues de ces modèles et sélectionner les variables les plus pertinentes.

Outre la végétation de bordure, les pratiques agricoles au champ sont apparues, selon nos modèles, comme le principal moteur influençant les populations de ravageurs et d'ennemis naturels dans le colza (en rouge dans les tableaux). Dans nos résultats, la suppression des insecticides était favorable aux mirgites aux deux distances (5 et 50 m) et aux pucerons à 5 m. Les ennemis naturels ont été davantage favorisés à 5 m qu'à 50 m. L'absence de traitement pourrait favoriser les auxiliaires qui pénètrent peu dans le champ en particulier quand il a subi des traitements insecticides. Une pression plus faible des pratiques avait un effet positif



sur la communauté d'advectives. A 5 m·tres, une augmentation de la richesse et du couvert en advectives était toujours corrélée à une diminution de l'abondance des ravageurs.

De plus, les effets prédits de l'hétérogénéité du paysage ont toujours souffert de l'incertitude des paramètres dans nos modèles à 5 m·tres. Cela peut indiquer la prédominance des facteurs plus locaux sur les facteurs du paysage près des bordures. Schaffers et al., (2008) ont déjà montré que la végétation locale explique mieux la composition en espèces d'arthropodes que les caractéristiques du paysage. Dans nos modèles, le concept d'hétérogénéité du paysage a été principalement expliqué par un indice d'hétérogénéité. En général les effets de l'hétérogénéité et de la qualité des habitats à l'échelle du paysage sont relativement faibles par rapport aux effets à l'échelle locale (parcelle agricole, bordure). Les effets négatifs de celui-ci à 5 m·tres semblent montrer que les ravageurs du colza et leurs ennemis naturels ont été affectés par la fragmentation des habitats. Selon le modèle à 5 m·tres, les populations de pucerons ont été plus influencées par la végétation spontanée locale que par l'hétérogénéité du paysage. Les surfaces de végétation spontanée dans notre paysage étaient relativement faibles, ce qui peut expliquer le peu d'effet exercé sur les pucerons et leurs ennemis naturels dans le modèle à 5 m·tres. Fait intéressant, les modèles développés pour les melligères ont prédit des effets négatifs de la végétation spontanée incluse dans le paysage sur ces ravageurs aux deux distances et sur les ennemis naturels à 50 m·tres. Ces résultats sont conformes à la littérature pour ce qui concerne les effets des habitats semi-naturels sur les ravageurs (Bianchi et al., 2006). Cependant, ils ne cadrent pas bien avec d'autres études réalisées sur les ennemis naturels dans les paysages agricoles (Landis et al., 2000; Veres et al., 2013).

Cette étude montre donc la prédominance des facteurs locaux (pratiques agricoles peu intensives) et permet d'identifier la végétation de bordure de parcelles agricoles (couvert des espèces entomophiles et indices d'attractivité) comme étant une source importante de variation de l'abondance des ravageurs et des ennemis naturels au champ.

2.2. Effet de la végétation sur les ravageurs des cultures et leurs prédateurs

Lors de l'étude visant à mettre en évidence les effets de la végétation spontanée sur le service de régulation des ravageurs, des effets sur les ravageurs du colza ont pu être mis en évidence. Cependant, aucun effet n'a pu être démontré sur les ravageurs du blé. Contre toute attente, nous n'avons trouvé que très peu de corrélations entre la diversité des plantes et la régulation des ravageurs des cultures. La diversité végétale était corrélée négativement aux prédateurs des tiges (charançons) et positivement à l'abondance des pucerons. Dans la plupart des études d'une méta-analyse récente, les prédateurs ont répondu positivement et les ravageurs négativement à la diversité végétale (Dassou & Tixier, 2016). De telles relations peuvent être expliquées par le processus de complémentarité (habitats, ressources). Les ennemis naturels des cultures utilisent souvent différentes espèces végétales comme ressource florale (Heimpel & Jervis, 2005; Stang et al., 2006). Une diversité végétale supérieure abrite



une plus grande diversité d'ennemis naturels augmentant le service de régulation (Campbell et al., 2012). L'augmentation de la densité des pucerons dans les parcelles de colza peut quant à elle être expliquée par l'hypothèse de la concentration des ressources (Root, 1973). En général, les ravageurs spécialisés sont attirés par et restent aux endroits où leur plante hôte est la plus concentrée. Les pucerons resteraient donc en plus forte proportion dans les parcelles de colza en monoculture plutôt que dans les bordures, plus diversifiées. Dans le cadre de nos suivis, un couvert dense en espèces entomophiles en fleurs en bordure de parcelle induisait une diminution de l'abondance des pucerons dans les parcelles. Ce même résultat a été obtenu dans l'expérimentation intégrant les différents facteurs pouvant influencer le contrôle biologique. La flore (couvert en espèces entomophiles en fleurs et indice de disponibilité en nectar de la bordure) avait un effet suppressif sur les populations de pucerons du colza. Bischoff et al. (2016) ont observé une influence positive des ressources florales sur les coccinelles et le taux de parasitisme des pucerons dans le bord de champ, mais il n'y avait pas d'influence sur les populations de pucerons, contrairement à notre étude. Les ressources florales de bordures peuvent donc jouer un rôle sur le service de régulation en apportant des ressources alimentaires complémentaires aux ennemis naturels (Griffiths et al., 2008). De plus, selon l'hypothèse de la plus d'individus (Srivastava & Lawton, 1998), une quantité de ressource plus importante augmenterait l'abondance et la diversité des ravageurs dans les bordures.

L'expérimentation sur les bandes fleuries montrait aussi une diminution des pucerons dans la parcelle à proximité de la bande fleurie, notamment lorsque le couvert des espèces entomophiles en fleurs était important, comparativement aux traitements bande enherbée ou végétation spontanée. Nous n'avons pas observé de réponses aux bandes fleuries des ravageurs importants du colza et du blé (méligèthes et criocères). Une telle absence de réponse des bandes fleuries ou des habitats semi-naturels semble être assez fréquente dans les agroécosystèmes (Bianchi et al., 2006; Haaland et al., 2011; Chaplin-Kramer et al., 2011). Thies et al. (2005) ont trouvé que la proportion de zones non-cultivées dans les paysages agricoles augmentait le parasitisme des pucerons sans réduire l'abondance de ceux-ci. Par exemple dans l'étude bandes fleuries, l'abondance des méligèthes n'a pas été influencée par les différents traitements. Plusieurs études ont montré que la grande mobilité de ces coléoptères les rendait plus sensibles à la structure du paysage à grande échelle qu'aux échelles plus locales auxquelles jouent les bordures de parcelles (Thies et al., 2003; Zaller et al., 2008a). Contrairement à Tschumi et al. (2015), nous n'avons pas mis en évidence d'effets des bandes fleuries positifs sur la régulation des criocères, malgré le fait que deux groupes importants d'ennemis naturels, les syrphes et les carabes (Tschumi et al., 2015) étaient présents en abondances plus élevées dans et à proximité des bandes fleuries. Les effets de la végétation fleurie sur les ennemis naturels peuvent ne pas avoir été suffisamment forts pour diminuer l'abondance des criocères, ou pour que l'on détecte cette diminution. Ils peuvent aussi avoir été compensés par des effets positifs des bandes fleuries sur les criocères, puisqu'ils se



nourrissent aussi d'espèces de graminées sauvages et utilisent des habitats semi-naturels pour hiverner (Evans et al., 2013).

Pour finir, le couvert en brassicacées sauvages de bordure avait un effet négatif sur les dégâts occasionnés par des charançons aux tiges de colza. Ce résultat ne valide pas l'hypothèse selon laquelle les espèces végétales taxonomiquement proches de la culture adjacente augmenteraient les attaques et les dégâts des ravageurs par susceptibilité associée (Le Guigo et al., 2012; Bischoff et al., 2016). Il est possible que ces espèces soient plus attractives pour les ravageurs, ce qui les incite à rester dans les bordures. Les ennemis naturels seraient alors attirés vers ces bordures abondantes en proies, ce qui retarderait leur passage dans les cultures (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008).

Les ravageurs des cultures et leurs dégâts sont influencés par la végétation des bordures. Il est important de prendre en compte les ravageurs dans les études portant sur les effets du paysage ou de la végétation sur la régulation des ravageurs et de ne pas se limiter aux ennemis naturels.

2.3. Effet de la végétation sur les ennemis naturels

Les espèces végétales entomophiles en fleurs, lors de l'expérimentation concernant la végétation spontanée, obtenaient les plus fortes corrélations avec les variables réponses testées. Les relations avec l'abondance des ennemis naturels ou les taux de parasitisme étaient généralement positives. Ces résultats confirment les conclusions de nos précédentes études (Bischoff et al., 2016) obtenues sur des plantes piéges placées dans les bordures de parcelles de Brassicacées légumières. La présente étude a montré que les effets positifs des espèces entomophiles sur la régulation des ravageurs des cultures peuvent également être détectés dans les cultures. Ont été mises en évidence des corrélations positives entre couvert des plantes entomophiles – fleurs d'une part, taux de parasitisme des pucerons et abondance de deux grands groupes d'ennemis naturels des pucerons, les syrphes et les coccinelles, d'autre part. Les syrphes adultes utilisent le nectar floral comme ressource alimentaire (Wäckers, 2004; Fiedler et al., 2008). De même, les parasitoïdes se nourrissent de nectar, ce qui augmente leur longévité et leurs efficacité de parasitisme (Ganeau et al., 2012; Jamont et al., 2014; Araj & Wratten, 2015). Les coccinelles adultes sont principalement prédatrices, elles peuvent être attirées par les pucerons qui se nourrissent sur les espèces végétales entomophiles et représentent des proies alternatives (Griffiths et al., 2008). Des analyses du contenu de l'intestin et des observations ont aussi montré que les adultes et les larves de coccinelles consomment du nectar et du pollen contribuant à améliorer leur fitness et leur capacité de prédation (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005). Les mêmes corrélations ont été trouvées dans l'étude concernant les bandes fleuries. Les bandes fleuries semées comprenaient une plus grande abondance d'ennemis naturels que la végétation spontanée ou enherbée. C'est aussi le cas dans d'autres études (Piffner & Wyss, 2004; Haaland et al., 2011). Les syrphes par exemple étaient plus abondants. Ils consomment du nectar (voir ci-dessus) or on



sait qu'une quantité plus importante de ressources florales induit plus de ponte et augmente donc la densité des larves aphidiphages (Laubertie et al., 2012). On a aussi observé un effet positif de bandes fleuries sur les carabes et les coccinelles. Ces deux groupes pouvaient être attirés par les pucerons se nourrissant sur les tiges de certaines espèces végétales (*Vicia sativa*) et représentant des proies alternatives (Griffiths et al., 2008). Dans les cultures adjacentes, nous avons également observé une abondance d'ennemis naturels plus élevée en face des bandes fleuries par rapport aux autres traitements. Ces résultats suggèrent que l'attraction des ennemis naturels par la ressource florale des bordures a eu une influence positive sur l'abondance des ennemis naturels dans les cultures et de ce fait qu'ils ne sont pas piégés par des bordures de champ plus attractives (Barbosa et al., 2009). L'abondance des syrphes et des carabes était plus élevée ainsi que la prédation des pucerons.

Dans l'expérimentation concernant la végétation spontanée, nous n'avons pas mis en évidence un rôle clair des espèces de bordure de la même famille que la culture adjacente. Comme expliqué précédemment, il est possible que ces espèces soient plus attractives pour les ravageurs. Une plus grande abondance de ravageurs dans les bordures pourrait alors attirer les ennemis naturels et retarder leur migration vers les cultures (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008).

Contrairement à d'autres études, nous avons trouvé peu de corrélations entre la diversité des plantes et les taux de parasitisme (Dassou & Tixier, 2016). L'effet négatif de la diversité parfois observé pourrait s'expliquer par la présence de davantage d'hôtes potentiels dans une bordure plus diversifiée, retenant les parasitoïdes hors du champ (trapping effect).

Dans le tableau D.3 les effets de la végétation spontanée sur le service de régulation ont été résumés. Le couvert en espèces entomophiles en fleurs était la variable qui a eu le plus d'effets sur le contrôle biologique (6 corrélations contre 4 pour la diversité végétale et 2 pour les espèces sauvages de la même famille que la culture). De plus la diversité avait un effet plutôt négatif sur la régulation des ravageurs contrairement aux deux autres variables qui favorisaient ce service écosystémique. Enfin nous n'avons trouvé que 4 corrélations significatives entre la flore et les ravageurs des cultures et/ou leurs dégâts contre 8 corrélations entre cette même flore et les auxiliaires des cultures et/ou le taux de parasitisme.

Notre étude a mis en évidence que la quantité de ressources florales (nectar, pollen) est plus importante que la diversité végétale. De plus, les effets de la végétation sont plus forts (plus grand nombre de corrélations et qui reviennent dans les différentes études) sur les ennemis naturels que sur les ravageurs.



Tableau D.3: Résumé des corrélations entre la végétation spontanée de bordure et le service de régulation (chapitre 3). En vert les variables qui ont une influence positive sur le service de régulation et en rouge celle qui a une influence plutôt négative sur celui-ci.

	Corrélations	Nombre d'espèces végétales	Couvert en plantes entomophiles en fleurs	Espèces de la même famille que la culture	Totaux
Ravageurs et dégâts	+	1	0	0	1
	-	1	1	1	3
Auxiliaires et taux de parasitisme	+	0	4	1	5
	-	2	1	0	3
Totaux	Total des corrélations	4	6	2	12
	Corrélations + pour le service de régulation	1	5	2	8
	Corrélations - pour le service de régulation	3	1	0	4



3. Développement des bandes fleuries pour le contrôle biologique

3.1. Les espèces végétales impliquées dans le service de régulation

Dans cette étude, nous avons constaté que le couvert des espèces entomophiles en fleurs avait des effets importants sur la régulation des ravageurs dans les deux cultures (voir 2.2. de ce chapitre). Nous avons donc testé les espèces au sein de ce groupe pour identifier celles qui contribuaient le plus à la régulation des ravageurs des cultures. Plusieurs espèces ont pu être liées à une meilleure régulation des ravageurs, comme *Papaver rhoeas* dans les deux cultures, *Galium mollugo* et *Rosa canina* dans le blé et *Sonchus asper* dans le colza. Cependant, les corrélations étaient spécifiques d'un seul ravageur ou d'un seul groupe d'ennemis naturels. Les effets positifs de *P. rhoeas* sur les ennemis naturels ont d'ailleurs été relevés dans certaines études. Une expérience de criblage sur 52 espèces végétales semées en monospécifique au bord d'un blé d'hiver a révélé une bonne attraction de cette espèce pour les ennemis généralistes et spécialistes des ravageurs du blé (Frei & Manhart, 1992). De plus, une étude récente concernant la ressource fournie à des pollinisateurs a montré que cette espèce produit une quantité de pollen élevée (en volume), tandis que la production de nectar est plutôt faible (Hicks et al., 2016). Les *Sonchus*, *S. oleaceus*, *S. asper* et *S. arvensis* sont des espèces riches en nectar et en particulier *S. asper* (Hicks et al., 2016).

Dans cette étude, une analyse multivariée a permis de tirer des conclusions plus générales sur les effets des espèces végétales sur le service de régulation des ravageurs. En blé d'hiver, trois espèces végétales déjà mentionnées au-dessus (*P. rhoeas*, *G. mollugo*, *R. canina*) avaient des effets positifs sur la régulation des pucerons (abondance des syrphes et parasitisme des pucerons). *Leucanthemum vulgare* et *Trifolium pratense* étaient corrélés positivement à l'accroissement du taux de parasitisme des pucerons et négativement à l'abondance des pucerons. Ces deux espèces étaient d'ailleurs citées comme intéressantes dans l'expérience préalable de Frei & Manhart (1992). *L. vulgare* produit des quantités élevées de ressources florales tandis que *T. pratense* est beaucoup moins productive (Hicks et al., 2016) suggérant que l'influence positive de *T. pratense* est liée à d'autres fonctions de l'habitat. Certaines tendances générales étaient également visibles dans le colza. Le couvert de *P. rhoeas* était négativement corrélé à l'abondance des pucerons et les dégâts des tiges. Un groupe de quatre espèces (*Veronica persica*, *Galium aparine*, *Stellaria latifolia* et *Geranium molle*) était corrélé négativement à l'abondance des melligères (adultes et larves) et aux dégâts des siliques.

Dans cette étude, lors de l'expérimentation concernant les bandes fleuries, nous avons aussi observé les plantes qui pourraient avoir un attrait important pour les ennemis naturels et les pucerons. L'abondance des parasitoïdes était beaucoup plus élevée sur les plantes semées. Ils étaient principalement attirés par les Asteraceae : *Leucanthemum vulgare*, *Tanacetum vulgare* et *Centaurea cyanus*. Celles-ci sont connues pour être accessibles aux parasitoïdes qui ont des pièces buccales courtes limitant l'accessibilité aux plantes avec de longues corolles (Patt et al., 1997; Vattala



et al., 2006). *Centaurea cyanus* produit en outre un nectar extrafloral aisément exploitable par des parasitoïdes (Balzan et al., 2014 ; Pollier et al., 2016). L. vulgare d'ailleurs cite plus haut, était corrélée négativement à l'abondance des pucerons et positivement au taux de parasitisme. Certaines espèces spontanées étaient attractives pour les ennemis naturels. *Hypochaeris radicata* et *Holcus lanatus* étaient plus fréquentes par les syrphes que les espèces semées. *H. lanatus* est une poacée qui ne fournit pas de nectar, source alimentaire principale pour les syrphes adultes. La forte attractivité peut être expliquée par le fait que le pollen de cette espèce est utilisé comme une deuxième source alimentaire (Laubertie et al., 2012) ou par la présence d'autres proies qui attirent les adultes pour déposer des œufs. Le rôle des autres proies a été confirmé par le fait que les coccinelles soient attirées par *Dactylis glomerata* (poacée semée). Bien qu'elles s'alimentent parfois sur le pollen et le nectar des plantes (Ricci et al., 2005), la forte abondance de coccinelles sur les espèces de graminées est le résultat plausible de la présence de proies alternatives sur les plantes ou d'autres fonctions de la végétation (Griffiths et al., 2008). Les pucerons observés en grand nombre sur les espèces végétales spontanées, sont des proies alternatives qui ne sont pas des ravageurs des cultures de blé et de colza. Les pucerons des céréales sont spécialistes des graminées (Poaceae) et les pucerons du chou, des brassicacées, comprenant le colza (Le Guigo et al., 2012; Evans et al., 2013). Les plantes attractives n'appartiennent pas à ces familles et, ne sont donc pas des plantes hôtes de ces espèces de pucerons, en dehors de plants de blé qui se sont introduits dans les bordures végétales. L'espèce végétale la plus attrayante pour les pucerons était *Rumex obtusifolius*, une adventice des cultures problématique. Comme les graminées, celle-ci est pollinisée par le vent et ne fournit pas de nectar (Cavers & Harper, 1964). L'attraction pour cette plante observée dans cette étude, vis-à-vis des parasitoïdes et des coccinelles, était très probablement le résultat d'une forte abondance des pucerons. Plusieurs espèces végétales semblent être efficaces pour le service de régulation. Elles diffèrent néanmoins en fonction des ravageurs ou des ennemis naturels suivis. Certaines fois, ce ne sont pas les espèces végétales elles-mêmes qui sont attractives pour les ennemis naturels mais le fait qu'elles soient hôtes de proies alternatives pour ces prédateurs et parasitoïdes. Des espèces ayant été choisies pour l'étude (bande fleurie) sont plus attractives pour les ennemis naturels que la végétation poussant spontanément dans les bordures de parcelles agricoles, ce qui confirme la pertinence des critères de choix.



3.2. Effet plus important des bandes fleuries semées sur le contrôle biologique

Dans notre étude nous avons comparé l'effet des bandes fleuries sur le contrôle biologique comparativement des bandes enherbées et de la végétation spontanée (Tableau D.4).

Tableau D.4: Résumé des effets des différents traitements d'aménagement des bordures sur le contrôle biologique. BF : bande fleurie ; VS : végétation spontanée ; BE : bande enherbée (chapitre 5). Nombre d'effets de la première modalité par rapport à la seconde.

	Effets positifs sur le contrôle biologique	Effets négatifs sur le contrôle biologique	Pas de différences
BF/VS	10	2	27
BF/BE	12	4	23
VS/BE	4	4	31

Sur deux ans, les bandes fleuries ont montré une plus grande diversité d'espèces et un couvert en plantes entomophiles en fleurs (quantité de ressources florales) plus important que les autres bandes.

Comme pour d'autres études, ces bandes fleuries semées hébergeaient une plus grande abondance d'ennemis naturels que la végétation spontanée ou enherbée (Piffner & Wyss, 2004; Haaland et al., 2011), les syrphes y étaient par exemple plus abondants. Comme expliqué précédemment, les syrphes adultes utilisent du nectar (Wäckers, 2004; Fiedler et al., 2008). Un effet positif des bandes fleuries n'a été observé que la première année sur les carabes et que la seconde année sur les coccinelles. Ces deux groupes d'ennemis naturels ne dépendent pas directement des ressources florales. Comme discuté plus haut, on sait que les coccinelles adultes peuvent aussi consommer du nectar, ce qui contribue à augmenter leur fitness et leur capacité de prédation (Triltsch, 1999; Ricci et al., 2005). Ces deux groupes ont peut-être été attirés par les pucerons se nourrissant sur les tiges de certaines espèces végétales (*Vicia sativa*) et représentant des proies alternatives (Griffiths et al., 2008). Nous avons d'ailleurs observé ceci, lors de l'étude corrélative portant sur la végétation de bordure et l'abondance des arthropodes, où un effet positif des espèces entomophiles sur l'abondance des coccinelles avait été démontré.

Dans les cultures, nous avons observé une abondance d'ennemis naturels plus élevée en face des bandes fleuries par rapport aux autres traitements, il y a bien eu un déplacement de ces insectes entre les bordures et les cultures (Barbosa et al., 2009). L'abondance des syrphes et des carabes était plus élevée dans les bandes fleuries et à une distance de 5 m de celles-ci (première année). La prédation des pucerons était également plus élevée et l'abondance des pucerons était toujours plus faible dans le traitement bande fleurie à une distance de 5 mètres et 30 mètres. Ceci est l'une des premières études démontrant un effet positif des bandes fleuries sur la régulation des



ravageurs : augmentation des ennemis naturels et du taux de prédation, diminution de l'abondance des pucerons. Tschumi et al. (2015, 2016) ont obtenu des résultats similaires pour les criocères et leurs ennemis naturels, mais ils ont comparé des bandes fleuries avec des bandes de céréales comme bandes témoins. Au vu de nos résultats (chapitre 3), il semble plus judicieux de comparer des bandes fleuries – de la végétation spontanée pour permettre d'aller vers des préconisations de gestion des bordures de parcelles agricoles. Dans une étude sur le chou, Bischoff et al. (2016) ont observé une influence positive des ressources florales sur les coccinelles et le parasitisme des pucerons, mais il n'y avait pas d'influence sur les populations de pucerons. Dans notre expérience, les effets des bandes fleuries sur la régulation des pucerons des céréales (deuxième année) ont été moins forts mais toujours visibles. L'effet positif du traitement à bande fleurie sur les coccinelles et les syrphes a entraîné une prédation plus élevée, mais seulement – une distance de 5 mètres. L'abondance des pucerons a été réduite – cette distance (significative par rapport – la modalité végétation spontanée). Par contre, l'abondance des mligthes en tant que ravageur principal du colza, n'a pas été influencée par les différents traitements. Plusieurs études ont montré que la grande mobilité de ces coléoptères augmentait l'importance de la structure du paysage – grande échelle par rapport aux échelles plus locales qui caractérisent les bordures de parcelles (Thies et al., 2003; Zaller et al., 2008b). Par contraste avec Tschumi et al. (2015), nous n'avons pas mis en évidence d'effets des bandes fleuries positifs sur la régulation des criocères, malgré le fait que deux groupes importants d'ennemis naturels, les syrphes et les carabes (Tschumi et al., 2015) étaient plus abondants dans et – proximité des bandes fleuries. Les effets de la végétation fleurie sur les ennemis naturels peuvent ne pas avoir été suffisamment forts pour diminuer l'abondance des criocères ou ils peuvent avoir été compensés par des effets positifs des bandes fleuries sur les criocères. Les criocères se nourrissent aussi d'espèces de graminées sauvages et ils utilisent des habitats semi-naturels pour hiverner (Evans et al., 2013).

Dans notre étude, au sein des bandes fleuries, les plantes semées étaient nettement plus attractives pour les ennemis naturels (syrphes, coccinelles, parasitoïdes) que la végétation ayant poussé spontanément. Il est possible qu'un effet "cocktail" de la bande fleurie l'ait rendu globalement plus attractive que les autres traitements. Chaque espèce qui la compose a pu recevoir davantage de visites mais pas uniquement – cause de ses traits propres, aussi – cause de son milieu (bande fleurie diversifiée).

Les bandes fleuries utilisées pour cette expérimentation ont démontré des effets importants sur le service de régulation des ravageurs des cultures par rapport aux bandes enherbées et – la végétation spontanée. Ces résultats se vérifient surtout en ce qui concerne l'abondance des ennemis naturels et la régulation des pucerons dans le colza. Dans les bandes fleuries, les espèces végétales semées étaient plus attractives pour les auxiliaires des cultures que la végétation ayant poussé spontanément. Cette étude met en évidence la possibilité d'augmenter le service de régulation par un choix spécifique des espèces végétales qui augmentent l'approvisionnement des ressources florales.



4. Effets souvent limités – la bordure et/ou – proximité de la bordure

4.1. Déplacement des ennemis naturels entre les bordures et les cultures adjacentes

Comme analysé plus haut, la mise en place des ressources florales augmente globalement la présence d'auxiliaires (Jonsson et al., 2008). Dans notre étude, nous obtenons une meilleure régulation des ravageurs des cultures lorsque la présence de ressources florales en bordure augmente. Cependant, certaines études ne mettent pas en évidence une meilleure régulation des populations de ravageurs, ni une réduction des dégâts causés aux cultures alentours (Heimpel & Jervis, 2005; Winkler et al., 2010). Les déplacements d'ennemis naturels entre les bordures herbacées et les parcelles agricoles sont difficiles à appréhender (individus rapides, petits). Il est impratique aujourd'hui de mettre en place des techniques qui permettent de suivre ces arthropodes pour évaluer la contribution de ces bordures – la régulation des ravageurs des cultures. Il existe des techniques de marquage et de suivi pour la recherche biologique, mais peu d'entre elles sont adaptées pour suivre les mouvements de petits arthropodes dans des agroécosystèmes (Wanner et al., 2006). Nous avons mis au point une technique de marquage au ^{13}C (cotton wick) afin d'étudier le mouvement des parasitoïdes et l'exploitation du nectar extrafloral. Les différentes expérimentations en laboratoire de l'étude démontrent clairement que la méthode cotton wick est appropriée pour marquer le nectar produit par les plantes et les parasitoïdes se nourrissant sur ce nectar marqué. Cette étude est la première concernant l'enrichissement isotopique (glucose marqué au ^{13}C) des parasitoïdes par alimentation sur du nectar extrafloral marqué.

Sur le terrain, un parasitoïde retrouvé à 15 mètres dans le champ avait acquis le marquage isotopique. Il avait été marqué en se nourrissant du nectar extrafloral de bleuets marqués installés dans la bordure, puis s'était déplacé dans le champ de colza adjacent. Les parasitoïdes sont donc capables de se nourrir sur les plantes de bord de champs avant de migrer vers les parcelles. Ils utilisent principalement le nectar et, dans une moindre mesure, le pollen comme ressources alimentaires (Wäckers, 2000). Afin de répondre à leurs besoins énergétiques (sucre, acides aminés), de nombreuses espèces de parasitoïdes visitent les ressources florales au moins une fois par jour (Lee et al., 2004; Venzon et al., 2006). Se nourrir de ressources florales augmente la fécondité, la longévité, et la capacité de dispersion des femelles (Winkler et al., 2009; Araj & Wratten, 2015) et peut donc être bénéfique pour les efforts de lutte contre les ravageurs (Blaauw & Isaacs, 2012; Balmer et al., 2013, 2014). Les ressources florales de bordure augmentent l'abondance des parasitoïdes localement et le taux de parasitisme dans le champ (Lee & Heimpel, 2005; Pollier et al., submitted), mais les effets diminuent avec la distance à la bordure (Tylianakis et al., 2004; Lavandero et al., 2005; Pollier et al., submitted).

Nous avons, lors de l'expérimentation sur la bande fleurie, analysé les interactions qui



existaient entre les populations d'arthropodes présentes dans les bandes et celles des cultures. Les comparaisons de l'abondance des populations d'insectes entre la bordure et le champ dépendent de leur dynamique spatiale et temporelle. La propagation des insectes entre les bordures et les champs peut prendre un certain temps et après cette migration, les populations d'insectes peuvent diminuer dans les bordures (Collins et al., 2002, pour les carabes), ce qui floute les corrélations entre l'abondance dans les bordures et dans les champs. De plus, les coûts énergétiques engendrés pour les mouvements et l'attractivité des bordures peuvent empêcher les ennemis naturels de se déplacer dans les champs (Heimpel & Jervis, 2005; Wanner et al., 2006). Dans notre étude, nous avons trouvé une corrélation positive entre l'abondance des coccinelles dans les champs ≥ 5 mètres et la bordure et une corrélation négative entre l'abondance des pucerons au champ et l'abondance des coccinelles en bordure. Aucune corrélation n'a été observée entre l'abondance des parasitoïdes en bordure et le taux de parasitisme des pucerons \geq l'intérieur de la parcelle. Il y a un décalage d'environ deux semaines entre la ponte des parasitoïdes dans les pucerons et le développement des momies (Le Guigo et al., 2011). Il est possible que les parasitoïdes qui se sont déplacés des bordures vers les cultures pour se reproduire ne soient plus présents dans les bordures quand les momies apparaissent. Les relations entre les populations de syrphes des bordures et des cultures, et entre les syrphes et les pucerons ne sont pas significatives, suggérant que les bordures avaient une influence faible sur la régulation des pucerons par les syrphes. Les syrphes sont très mobiles et leur abondance sur le terrain n'est pas seulement influencée par les bordures (Wratten et al., 2003).

Ces études ont bien démontré le déplacement des parasitoïdes entre la végétation de bordure et la culture adjacente. La méthode de marquage demande encore une adaptation aux conditions de terrain pour mieux analyser les distances et fréquences des déplacements. De plus, l'abondance des ennemis naturels en bordure est positivement corrélée \geq celle au champ (coccinelles, parasitoïdes) et négativement \geq l'abondance des pucerons. Néanmoins, d'autres expérimentations demandent \geq être mises en place sur d'autres ennemis naturels (syrphes, carabes, araignées) pour compléter ces résultats.

4.2. Effet de la distance \geq la bordure

Dans l'étude, au cours de l'expérimentation qui analysait les effets de la végétation spontanée des bordures sur les populations d'insectes présents dans les parcelles ≥ 5 et ≥ 50 mètres, on observait des corrélations entre cette végétation et les insectes plus fortes ≥ 5 mètres qu' ≥ 50 mètres des bordures. De même, dans l'expérimentation concernant les bandes fleuries, les effets sur la régulation étaient très importants ≥ 5 mètres et presque inexistant ≥ 30 mètres. Pour finir, dans l'expérimentation prenant en compte le paysage, la végétation et les pratiques, on n'observait des effets moins marqués de ces facteurs sur les insectes présents ≥ 50 mètres dans les cultures qu' ≥ 5 mètres des bordures. Cette dilution des effets de la végétation sur la régulation des



ravageurs des cultures a également été constaté dans d'autres études (Collins et al., 2002; Tylianakis et al., 2004; Tschumi et al., 2015). Par exemple pour les parasitoïdes, afin de répondre à leurs besoins énergétiques (sucre, acides aminés), de nombreuses espèces visitent les ressources florales au moins une fois par jour (Lee et al., 2004; Venzon et al., 2006). Or ces ressources sont souvent rares dans le champ, notamment dans des cultures très compétitives pour la flore adventice où cette flore est gérée de façon intensive. Ainsi bien souvent, les seules ressources accessibles se trouvent autour du champ. Les ressources florales de bordure augmentent l'abondance des parasitoïdes localement et le taux de parasitisme dans le champ (Lee & Heimpel, 2005), mais les effets diminuent avec la distance à la bordure (Tylianakis et al., 2004; Lavandero et al., 2005). Rand et al. (2006) définissent l'effet spillover comme étant le mouvement des ennemis naturels entre les bordures des parcelles et les cultures. Pour eux, cet effet explique la plus forte abondance des ennemis naturels à proximité des bordures par rapport à l'intérieur du champ. Selon Rand et al. (2006), le mouvement des arthropodes entre ces deux milieux peut être dû à trois causes. (1) La première est la différence de productivité primaire au sein des milieux. Les cultures ont une forte productivité primaire, qui induit une forte attraction pour les ravageurs et donc des populations de proies plus importantes dans les cultures. A ce moment-là, on peut avoir une diffusion passive des ennemis naturels entre les bordures et les cultures à proximité des bordures. Cet effet est moins important si la différence entre les milieux est moins importante (beaucoup d'habitats semi-naturels, pesticides, carence en fertilisation, peu de proies). (2) Ce mouvement peut aussi dépendre de la diminution de la disponibilité en ressources dans la culture (senescence, récolte, fauche). Le bord de champ devient un refuge pour les ennemis naturels. La recolonisation de la culture suite à la perturbation se fera dans la culture proche de la bordure. Enfin (3), Les ressources complémentaires jouent fortement sur la plus grande abondance des arthropodes à proximité des bordures. Les bordures et les cultures peuvent produire des ressources complémentaires pour les ennemis naturels, ceux-ci semblent rester proche des bordures afin d'avoir accès aux différentes ressources. De plus un milieu plus favorable augmente la fitness et la fécondité des insectes, et donc encore l'abondance des ennemis naturels.

Les effets de la végétation étaient plus visibles (nombre de corrélations) dans les parcelles à proximité des bordures qu'en plein champ. Le besoin d'alimentation sur des ressources florales et l'apport d'abris pour les ennemis naturels peuvent expliquer ces résultats récurents dans cette étude.



5. Implications des résultats de l'étude pour la protection des cultures

5.1. Implications pour la gestion et la valorisation de la végétation spontanée des bordures

Notre étude a démontré l'importance des espèces entomophiles en fleurs, lors des pics d'infestation des cultures par les ravageurs, suggérant que la quantité de ressources florales est un facteur clé dans la régulation des ravageurs des cultures. Cet effet, contrairement aux études précédentes (Frei & Manhart, 1992; Sivinski et al., 2011; Bischoff et al., 2016), ne se limitait pas aux bordures, il se retrouvait aussi au champ. Lors de notre étude sur la végétation spontanée (chapitre 3), nous avons travaillé sur des cultures de colza et de blé. Dans cette étude le couvert en plantes entomophiles favorisait dans les deux cultures l'abondance des coccinelles et la régulation des pucerons (augmentation du taux de parasitisme dans le blé et diminution de l'abondance des pucerons dans le colza). Dans le blé ce couvert était favorable aux syrphes et dans le colza défavorable au parasitisme des larves de mulligthes. Ce couvert semble donc être majoritairement favorable aux grands groupes d'auxiliaires (coccinelles, syrphes et parasitoïdes) dans les deux cultures. Ces auxiliaires sont présents dans les différentes cultures en rotation car les syrphes et les coccinelles sont des aphidiphages généralistes. Il faut impérativement préserver cette végétation de bordure pour les auxiliaires des cultures.

Une approche corrélative concernant les caractéristiques de la végétation et la régulation des ravageurs est utile pour confectionner des mélanges de semences améliorant les services de régulation. Contrairement aux études de bandes fleuries classiques utilisant soit des espèces végétales semées en monospécifique soit des mélanges jeunes aux premiers stades de succession (Haaland et al., 2011; Sivinski et al., 2011; Tschumi et al., 2015), les bordures de végétation spontanées permettent de tester les effets d'espèces végétales et de groupes fonctionnels dans une succession plus tardive et dans un contexte de communautés semi-naturelles. Notre étude a montré que les bordures de végétation spontanée riches en espèces entomophiles en fleurs fournissaient un service de régulation important sans besoin de semer des mélanges coéteux. Denys & Tschamntke (2002) ont constaté que la richesse spécifique des arthropodes et que les ratios proies-prédateurs étaient aussi plus élevés dans une végétation spontanée vivace de bordure que dans des bandes fleuries semées. Le potentiel de la végétation herbacée spontanée pour le service de régulation doit être mieux pris en compte dans les programmes agro-environnementaux axés actuellement sur les bandes fleuries (Haaland et al., 2011). Il serait intéressant de mettre en place un soutien financier lié à une gestion appropriée de ces bordures, incluant notamment des alternatives aux fauches précoces (au moins jusqu'aux pics d'infestation des ravageurs des cultures), l'embroussaillage, les apports d'engrais et la dérivation des pesticides (Figure D.2).



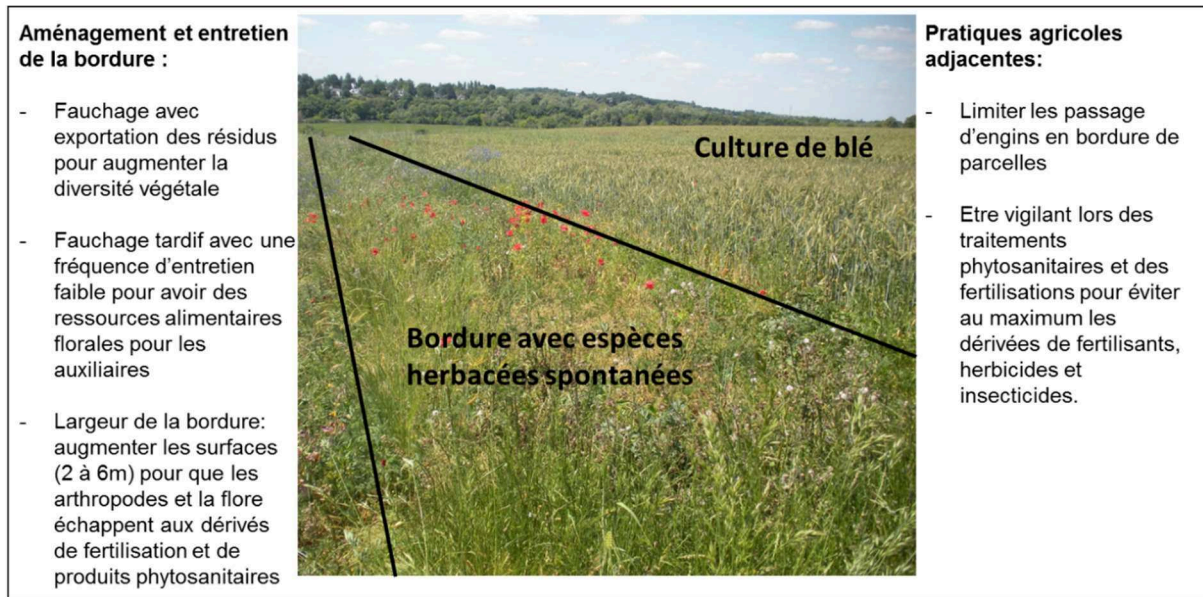


Figure D.2: Aménagement et entretien des bordures et pratiques agricoles afin de favoriser les ressources florales et la diversité de la végétation spontanée herbacée. (source : IBIS, Aménagements nés)

5.2. Implications pour la constitution des bandes fleuries : optimisation par rapport à l'approvisionnement en nectar

Notre étude a démontré que le semis en bordures d'espèces végétales qui produisent une grande quantité de nectar, sous forme de bandes fleuries, attirait bien les ennemis naturels des ravageurs des cultures. Pour les pucerons, ravageurs infodés aux deux cultures testées, un effet régulateur de ces bandes fleuries a été mis en évidence. Une telle efficacité dans la régulation a rarement été démontrée ce jour (Haaland et al., 2011). De plus amples recherches sont aujourd'hui nécessaires concernant les espèces impliquées dans les effets de ces bandes fleuries sur la régulation au sein des cultures.

Les bandes enherbées n'ont pas amélioré le service de régulation des ravageurs. L'abondance des ennemis naturels y était en général plus faible que dans les bandes fleuries et parfois même plus basse que dans les bandes de végétation spontanée. De plus, la régulation des ravageurs des cultures y était souvent absente. L'évaluation plus positive des bandes enherbées dans d'autres études (Collins et al., 2002; Al Hassan et al., 2013) était probablement le résultat de l'absence d'utilisation d'une bande à l'automne. Par rapport à la végétation spontanée, la bande enherbée peut avoir un effet négatif, car les graminées semées non-entomophiles sont très concurrentielles et limitent le développement des espèces entomophiles issues de la banque de semences du sol, plus attractives pour certains ennemis naturels. En revanche, certains prédateurs tels que les carabes et les araignées sont favorisés par l'importance du couvert végétal souvent présent dans les bandes enherbées (Marshall & Moonen, 2002; Collins et al., 2002). L'utilisation de bandes à l'automne moins



attractives pour ces arthropodes (absence de végétation, bandes de cultures) peut également être la raison pour laquelle des effets plus importants des bandes fleuries sur la régulation des ravageurs des cultures étaient observés dans d'autres études (Haaland et al., 2011; Tschumi et al., 2015).

Même si les bandes fleuries sont capables de limiter l'érosion des sols, de soutenir le passage d'engins agricoles (bien que cela soit à éviter) et de retenir les intrants pour éviter la pollution des eaux, ces critères sont mieux remplis par les bandes enherbées. C'est pourquoi les bandes fleuries ne peuvent pas remplacer totalement les bandes enherbées. Dans un premier temps, ces bandes ne doivent pas être des mélanges à bande fleurie standards mais des mélanges d'espèces adaptées à l'environnement, au sol et surtout aux cultures adjacentes (tenir compte de la rotation culturale prévue sur les parcelles). Il faut disposer d'une diversité d'espèces assez importante et surtout de ressources alimentaires disponibles pour les ennemis naturels durant l'infestation des cultures par les ravageurs. Des plantes hôtes pour les proies alternatives sont aussi nécessaires au développement des ennemis naturels à proximité des cultures. Ces bandes fleuries ne sont cependant pas la solution miracle à la conservation de toute la diversité contenue dans les agroécosystèmes. Partant de ce constat, dans un second temps, il serait intéressant de mener une gestion diversifiée des bordures de parcelles agricoles. Par exemple, à l'échelle d'une exploitation, semer des bandes (1) avec des espèces pérennes et annuelles, (2) avec un fort recouvrement en graminées, (3) avec des bandes fleuries optimisées pour l'approvisionnement en nectar et (4) de tailles et de formes différentes.

5.3. Gestion à une échelle plus large

Nous avons vu qu'il fallait avoir ou mettre en place une gestion des bordures, soit avec la végétation spontanée déjà en place, soit en semant des bandes fleuries. Néanmoins, nos travaux ont mis en évidence quelques problèmes concernant les effets de ces bordures sur la régulation des ravageurs des cultures. Par exemple, nous avons observé une moins bonne régulation ou une dilution des populations d'ennemis naturels à l'intérieur des parcelles (30 mètres et 50 mètres) comparativement aux zones à proximité de la bordure (5 mètres), sauf pour certains insectes comme les coccinelles. De plus, les effets sur les auxiliaires (augmentation de l'abondance) ne se traduisent pas toujours par une suppression des ravageurs ou une diminution de leurs dégâts. La gestion des bordures doit être accompagnée d'autres méthodes alternatives (à biologiques) pour permettre de diminuer efficacement la pression des ravageurs.

L'étude intégrative a démontré que les pratiques agricoles plus respectueuses de l'environnement favorisaient les auxiliaires au détriment des populations de ravageurs au sein des cultures. Puech et al. (2015), ont montré que la conduite des cultures en agriculture biologique, permettait de favoriser les auxiliaires des cultures. L'augmentation du nombre de variétés semées ou la diminution de la fréquence de travail du sol sont notamment des pratiques qui permettent d'y parvenir. Une réduction de l'intensité du labour permet la création d'un environnement plus stable, et de ce fait



le développement de communautés plus diversifiées et abondantes (Altieri, 1999; Kendall, 2002). De nombreuses études ont montré l'effet négatif des insecticides sur les prédateurs et parasitoïdes des ravageurs des cultures (Chabert & Beaufreton, 2005; Koss et al., 2005; Tietjen & Cady, 2007). Ces produits peuvent affecter directement les fonctions biologiques des arthropodes ou leur nuire indirectement en diminuant leurs ressources. Dans une démarche agroécologique, où l'on cherche à tirer profit des processus écologiques et à les intensifier, les pratiques agricoles doivent être repensées pour favoriser la régulation des ravageurs des cultures. La prédominance des facteurs locaux suggérée par nos modèles de régulation, facilite l'action. Il est plus facile d'agir sur les modes de gestion des adventices ou d'installer des bandes fleuries que d'aménager collectivement le paysage agricole.

Cependant, à une échelle plus large que celle de la parcelle, une gestion du paysage peut aussi être proposée. D'une manière générale, les populations d'auxiliaires augmentent avec la proportion d'éléments végétaux non cultivés dans le paysage (Landis et al., 2000; Ratnadass et al., 2011). Cet argument permet d'envisager la création d'habitats pérennes dans le paysage (haies, jachères, prairies permanentes), et de les favoriser pour créer des abris, des sites de ponte ou d'hivernage et des accès aux ressources florales pour les ennemis naturels. De plus, d'après la théorie de concentration des ressources, on peut s'attendre à ce que les insectes phytophages se trouvent notamment dans des patches de grande taille, habitat de leur plante hôte (Root, 1973). Dans ce cas, une forte proportion de culture hôte dans le paysage favoriserait la prolifération des ravageurs. De ce fait, il semble nécessaire de réfléchir à une rotation des cultures à une échelle plus grande que celle de la parcelle, c'est-à-dire à l'ensemble de l'exploitation, de l'agrosystème, voire du paysage agricole environnant. Pour ce faire, un consensus sur les assolements pourrait être trouvé avec les exploitants agricoles voisins afin d'éviter des surfaces trop importantes d'une seule culture à l'échelle de l'agrosystème. Cette logique se heurte évidemment aux contraintes techniques et commerciales. Il y a donc nécessité d'intégrer un ensemble de contraintes et d'opportunités complexes.

Cette étude n'a pas démontré d'effets importants directs du paysage (habitats et qualité) sur le contrôle biologique. Mais il semble important d'apporter des refuges et des ressources alimentaires aux ennemis naturels si on veut aller vers une agriculture plus écologique (diminution des pesticides et du travail du sol). On a montré dans cette étude que les effets de la régulation se diluaient assez rapidement avec l'éloignement aux bordures. Il y a donc un intérêt à reconcevoir des parcelles où les champs cultivés seraient plus petits, ou en tout cas plus étroits pour diminuer la distance aux bordures et augmenter les surfaces interstitielles de végétation spontanée.

La mise en place d'aménagements favorables à la biodiversité dans les agrosystèmes (infrastructures agroécologiques) implique l'existence d'un ou de plusieurs objectifs sous-jacents de conservation. Selon Duelli & Obrist (2003) ces objectifs peuvent être (1) la conservation et la promotion d'espèces rares ou menacées, (2) la protection des écosystèmes (basée sur la diversité spécifique) et/ou (3) le contrôle biologique. Pour le gestionnaire, il est important de réfléchir à l'échelle à laquelle il faut travailler



pour ne pas impacter négativement d'autres espèces appartenant à l'agrosystème (Mineau & McLaughlin, 1996). Étant donné que des aménagements différents peuvent avoir des effets différents et même contradictoires, il semble important de diversifier le type d'aménagement et leurs modalités de mise en place (plantes pérennes/annuelles, bordures de graminées (fort recouvrement) / bandes fleuries optimisées pour l'approvisionnement en nectar, tailles et formes différentes...). Benton et al. (2003) proposent que la restauration de la diversité des habitats à l'échelle de l'exploitation soit garante de la restauration de l'hétérogénéité du paysage à plus grande échelle. En partant de ce postulat, il paraît pertinent de commencer à travailler à l'échelle de l'exploitation agricole même si l'échelle paysagère influençant l'abondance de certaines espèces peut être relativement grande (Benton et al., 2003).

Pour mettre en place ces aménagements dans les agrosystèmes, il faut aussi tenir compte de l'ensemble des acteurs impliqués dans l'équilibre des agroécosystèmes (Lovell & Johnston, 2009). Différents acteurs à différentes échelles sont concernés par cette gestion des agrosystèmes (nature et organisation spatiale). Les agriculteurs avec qui nous avons travaillé dans cette étude sont les premiers acteurs capables d'adapter leurs pratiques à l'échelle de la parcelle et des bordures de champ. Ces choix sont souvent influencés par des institutions publiques ou privées (Reganold et al., 2011). Ces institutions sont capables de conseiller les agriculteurs sur des pratiques (variétés semées, rotations de culture et produits phytosanitaires utilisés). À de plus larges échelles, l'aménagement du paysage implique de nombreux acteurs à travers les décisions communales, les associations d'agriculteurs, allant jusqu'à des décisions politiques aux niveaux régional, national voire européen (exemple des mesures agroenvironnementales).

Cette étude par exemple, implique des partenariats forts avec d'autres chercheurs (Projet PEERLESS) et divers acteurs du monde agricole (agriculteurs, chaire AEI) (Jackson et al, 2007). Durant cette thèse, les résultats ont été présentés à de nombreuses reprises devant le monde scientifique (Annexe IV et V) et une attention particulière a été portée à la transmission et à la vulgarisation des résultats auprès des coopératives agricoles (Annexe VI) et des agriculteurs (Annexe VII), afin de sensibiliser ceux-ci à l'importance des espaces clés pour les ennemis naturels des ravageurs des cultures.



6. Perspectives pour la recherche scientifique

6.1. Implication de différents services écosystémiques dans les travaux de recherche

Il peut être important d'associer différents services écosystémiques dans une même démarche. Par exemple le service de pollinisation et celui de régulation des ravageurs au sein des agroécosystèmes. Dernièrement de nombreuses études ont été réalisées sur les effets de la végétation sur les insectes pollinisateurs (Baude et al., 2008; Ricou et al., 2014; Requier et al., 2015; Baude et al., 2016). Ces travaux sont assez semblables à ceux réalisés sur le service de régulation des ravageurs dans cette étude. Parfois même nous nous en sommes inspirés. Par exemple l'indice d'attractivité des bordures (chapitre 3) est une adaptation de l'indice créé par Ricou et al. (2014). Un article de Baude et al. (2016), quantifie le nectar et pollen présents dans de nombreuses plantes en Grande-Bretagne afin d'analyser quelles sont les ressources disponibles pour les insectes pollinisateurs sur le territoire. Ces expérimentations pourraient également nous permettre de créer un indice de disponibilité en nectar au sein de nos bordures. D'autres expérimentations se font aussi sur les pratiques agricoles (Aupinel et al., 2010; Henry, Bligny, et al., 2012; Deguines et al., 2014) ou les effets du paysage (disponibilité des ressources au sein des agroécosystèmes) sur les pollinisateurs (Heard et al., 2006; Henry, Frøchen, et al., 2012; Baude et al., 2016). Des études pourraient être mises en place afin d'analyser les effets de ces différents facteurs (disponibilité des ressources florales, pratiques agricoles, aménagement du paysage) sur ces deux services écosystémiques afin de tendre vers de meilleures préconisations des aménagements paysagers.

6.2. Etude de la régulation des ravageurs sur d'autres cultures à l'échelle de l'agroécosystème

Lors de notre étude, nous avons suivi deux cultures d'hiver, le blé et le colza, et plusieurs insectes inféodés à ces cultures. Les résultats obtenus sont rarement identiques sauf pour quelques prédateurs (coccinelles et syrphes par exemple). Pourtant, des études récentes (Veres et al., 2013; Schellhorn et al., 2015) ont souligné la nécessité d'intégrer des communautés entières de ravageurs et d'ennemis naturels pour évaluer les effets du paysage sur la régulation. En effet, l'adoption d'une approche multi-espèces permettrait d'élaborer des outils de politique de gestion du paysage agricole (Benton, 2012). Dès lors, comment généraliser des phénomènes observés et mesurés sur des systèmes spécifiques à la diversité des cultures et des conduites représentées à l'échelle de l'agroécosystème? Pour permettre une bonne préconisation de la gestion des bordures, des pratiques agricoles, voire des aménagements paysagers, il faudra sans doute répéter le même type d'étude sur d'autres cultures majeures. Puis il faudra dégager des tendances générales, stables dans le temps et l'espace. La méthode PLS-PM constitue cet regard une approche intéressante. Elle permet de poser un cadre commun décrivant le fonctionnement d'un système, tel que nous le concevons. Dans cette étude, nous avons proposé un premier



modèle général de fonctionnement du service de régulation. Nous l'avons développé sur colza et il pourra facilement être étendu au cas du blé. Ce modèle pourrait être amendé mais il devra conserver une certaine généralité. A partir du cadre commun et des relations de causalité retenues, différents systèmes (cultures, ravageurs et ennemis naturels) pourront être analysés et leur fonctionnement comparé. Mais les acteurs du service de régulation pourront aussi être intégrés au même modèle de fonctionnement, comme nous avons tenté de le faire pour 3 types d'ennemis naturels dans le cas du colza. Ainsi, les facteurs généraux et les variables majeures qui influencent les populations d'auxiliaires et de ravageurs des cultures pourront être identifiés et quantifiés.

6.3. Etude des bandes fleuries – poursuivre

Nous avons mis en avant l'importance des bandes fleuries semées pour le contrôle biologique par rapport à une bande enherbée et à de la végétation spontanée. Mais la végétation spontanée était jeune. Nous pensons qu'une approche d'ingénierie écologique efficace comme les bandes fleuries semées doit démontrer un meilleur effet sur la régulation que la végétation spontanée qui ne nécessite aucun frais de semis ou de préparation. Il est possible que les avantages des bandes fleuries soient moindres lorsqu'elles sont comparées à des bordures de végétation spontanée plus anciennes. On a déjà observé une régulation des ravageurs significative à partir de ces anciennes bordures (Denys & Tschamtker, 2002 ; Pollier et al, submitted). Il est donc aujourd'hui important de réaliser des expérimentations concernant les effets des bandes fleuries et des bordures anciennes de végétation spontanée sur le contrôle biologique avant de préconiser la mise en place de bandes fleuries à la place de la végétation spontanée existante et installée en bordure des parcelles agricoles. Dans un premier temps la végétation spontanée pourrait être conservée et les bandes fleuries pourraient être installées dans les cultures à proximité des bordures. De plus, le travail sur la composition des mélanges fleuris n'est pas achevé. Nos travaux ont montré l'importance du rôle réservoir joué par certaines plantes hébergeant des proies alternatives en bord de champ. Ce caractère n'a pas été suffisamment pris en compte dans la constitution des mélanges. Il en va de même de la qualité du nectar offert aux ennemis naturels (certains nectars peuvent même être toxiques). Nous avons également pu identifier plusieurs espèces de plantes sauvages dont la présence semble corrélée à certains paramètres de régulation des ravageurs. Après confirmation de leur intérêt, un travail de développement en filière semences pourrait être mené afin de disposer de grandes quantités de semences. Enfin, il reste à optimiser la période de floraison des mélanges afin de fournir des ressources profitables aux ennemis naturels suffisamment tôt dans l'année. En effet, la prédation précoce des ravageurs ralentit plus efficacement leur multiplication et permet de limiter leurs dégâts (Carson & Root).



6.4. Renforcer les études concernant le déplacement des ennemis naturels

La méthode cotton wick mise en place lors de cette étude permettait de suivre le déplacement des parasitoïdes entre une bordure et une parcelle de colza. Les protocoles et les dispositifs expérimentaux doivent être améliorés pour augmenter le nombre de parasitoïdes marqués dans les études sur le terrain. En particulier, de nouvelles recherches sur la quantité de nectar à marquer doivent être réalisées. Nos résultats montrent que 40 millilitres de solution à 1,5% ^{13}C -glucose répartis sur 20 plantes ne permettent pas de capturer un nombre suffisant d'individus marqués. De plus, le niveau de marquage des individus ayant fréquenté la source marquée ne permet pas de les différencier suffisamment des individus non marqués. Le développement de cette méthode originale et prometteuse pourra nous aider à améliorer notre compréhension des mécanismes concernant les interactions entre la végétation de bordure et la régulation des insectes nuisibles par les parasitoïdes ou d'autres ennemis naturels qui consomment du nectar. Il serait intéressant de remettre en place cette technique sur de plus petites parcelles expérimentales afin de mieux contrôler l'environnement et de pouvoir capturer un nombre plus important de parasitoïdes afin d'appréhender leurs déplacements (distance de dispersion dans la parcelle par rapport à la source alimentaire). Suivre d'autres ennemis naturels, tels que les coccinelles, serait aussi pertinent pour confirmer que ces coléoptères se nourrissent effectivement de ressources florales en bord de champ et identifier les espèces consommées. Concernant les syrphes, il peut être intéressant de récolter du pollen dans les jabots des adultes et d'analyser sur quelles espèces végétales ceux-ci se sont nourris au stade adulte (Requier et al., 2015). Cette approche générale de l'utilisation des ressources florales par les insectes inféodés aux cultures pourrait être étendue à d'autres communautés végétales que la flore du bord de champ. La flore adventice notamment, pourrait jouer un rôle important en offrant des ressources immédiatement accessibles aux ennemis naturels des ravageurs en culture. Nos modèles PLS semblent d'ailleurs indiquer qu'elle entre en jeu dans les systèmes de culture qui lui permettent de s'exprimer. Ainsi, se dessine progressivement les contours d'une approche d'intensification écologique où les processus de régulation sont favorisés dans tous les compartiments (paysage, bord de champ, culture).

6.5. Suivre l'alimentation des arthropodes

De nouvelles méthodes d'analyses ont été récemment développées qui permettent de mieux appréhender le comportement alimentaire des arthropodes. Il est désormais possible, avec les outils de séquençage haut-débit, d'analyser des échantillons environnementaux complexes contenant un mélange de plusieurs ADNs tels que les contenus stomacaux d'une espèce et de reconstituer la liste complète des espèces dont des fragments de tissus sont présents. Cette approche est désignée dans la littérature scientifique sous le terme de 'métabarcoding' ou 'barcoding environnemental'. Le métabarcoding a permis de relever certaines des contraintes



du barcoding sensu (Hebert et al., 2003) mais il a imposé de nouvelles contraintes (Valentini et al., 2009). Pour analyser les contenus stomacaux des espèces, il faut disposer d'amorces universelles versatiles, c'est-à-dire, capables d'amplifier une large gamme de groupes taxonomiques avec la même efficacité (Taberlet et al., 2012). On peut également utiliser un jeu d'amorces afin d'amplifier une large gamme d'espèces végétales. Outre l'exigence d'universalité des amorces employées, une seconde difficulté provient de l'analyse de l'ADN environnemental, celui-ci est en général très dégradé et par conséquent la majorité des fragments d'ADN sont de petite taille. Cela implique de cibler des régions assez courtes pour avoir accès à la majorité des espèces potentiellement présentes dans l'échantillon (Pompanon et al., 2012) avec une perte du pouvoir résolutif des séquences obtenues. Cependant, cette technique est en plein essor et de plus en plus d'amorces sont disponibles.

6.6. Les traits des végétaux sont-ils plus importants que les espèces pour le service de régulation des ravageurs des cultures ?

La composition des bandes semées fleuries est raisonnable à partir des traits fonctionnels des plantes déterminant les relations qu'elles entretiennent avec les insectes qui les visitent (morphologie florale, préférences alimentaires et risque de recherche pour les visiteurs des plantes, Wäckers et al., 2005; Wäckers & van Rijn, 2012). L'utilisation de bandes fleuries semées n'est pas toujours un succès pour le contrôle biologique des ravageurs (Winkler et al., 2005). L'accessibilité des ressources offertes aux ennemis naturels dépend de nombreux facteurs, incluant la morphologie florale, la couleur, l'odeur ou le timing de la production de nectar (Heimpel & Jervis, 2005). Il semble donc important de choisir des plantes avec des traits intéressants pour les auxiliaires plutôt qu'une plus forte diversité spécifique végétale au sein de laquelle relativement peu d'espèces disposeront de valeurs pertinentes de traits d'interaction avec les insectes. Nous avons besoin de davantage de connaissances concernant les relations insectes-plantes pour être capables de déterminer quelles plantes sont vraiment adaptées et prometteuses pour le service de régulation. Pour trouver ces combinaisons de plantes pour les bordures, van Rijn et al. (2006) suggèrent d'identifier dans un premier temps les ennemis naturels efficaces contre les ravageurs et ensuite de leur proposer différentes ressources végétales. Mais cette démarche peut être longue et pourrait être accélérée par une approche fonctionnelle. Depuis cette année (2016), nous travaillons sur une expérimentation en parcelle expérimentale de colza. Le but de cette expérimentation est d'analyser si ce sont les traits fonctionnels des végétaux (ici la disponibilité en nectar), plutôt que les espèces de plantes elles-mêmes qui sont importants dans le contrôle biologique. Cet essai doit permettre d'analyser les différences entre espèces partageant un même trait et les différences entre traits. Dans le cas du colza, culture à floraison précoce, attaquée à l'automne et au début du printemps par un ensemble des ravageurs, il semble important de prendre en compte la date de floraison des espèces de bordure car les ennemis naturels doivent pouvoir agir le plus tôt possible. Afin de mettre en place un essai traits végétaux versus espèces végétales, nous avons choisi de travailler sur les



dates de disponibilité en nectar des espèces et d'analyser si le contrôle biologique variait selon que les espèces soient précoces, tardives ou - disponibilité en nectar plus étalée dans le temps (EFN). Pour réaliser cette expérimentation, nous allons utiliser trois espèces végétales par modalité. Nous avons choisi trois familles taxonomiques avec pour chaque famille une espèce précoce, une espèce tardive et une espèce possédant des nectaires extrafloraux. Les espèces choisies sont des espèces observées en France en bordure de champs. Nous les avons sélectionnées parmi les familles des Asteraceae, des Fabaceae et des Rosaceae. Ce choix de familles a été limité par la faible quantité d'espèces disponibles en France ayant des nectaires extrafloraux. Le choix des autres espèces végétales s'est fait en accord avec les semenciers (disponibilité en semences des plantes retenues). Pour les Asteraceae : *Bellis perennis*, *Leucanthemum vulgare* et *Centaurea cyanus* ont été choisies. Pour les Fabaceae : *Hippocrepis comosa*, *Lotus corniculatus* et *Vicia sativa*. Enfin pour les Rosaceae : *Potentilla tabernaemontani* (=P. verna), *Potentilla argentea* et *Prunus spinosa* ont été retenues.

L'originalité de l'étude tient au fait que les observations des ennemis naturels et des ravageurs seront non seulement réalisées dans les plantations des espèces candidates mais aussi dans la culture de colza implantée - côté de ces placettes (Figure D.3). Cette dernière expérimentation sera reconduite en 2017 sur le site d'Agrocampus Ouest Angers afin d'apporter un autre éclairage sur les relations plantes-insectes.

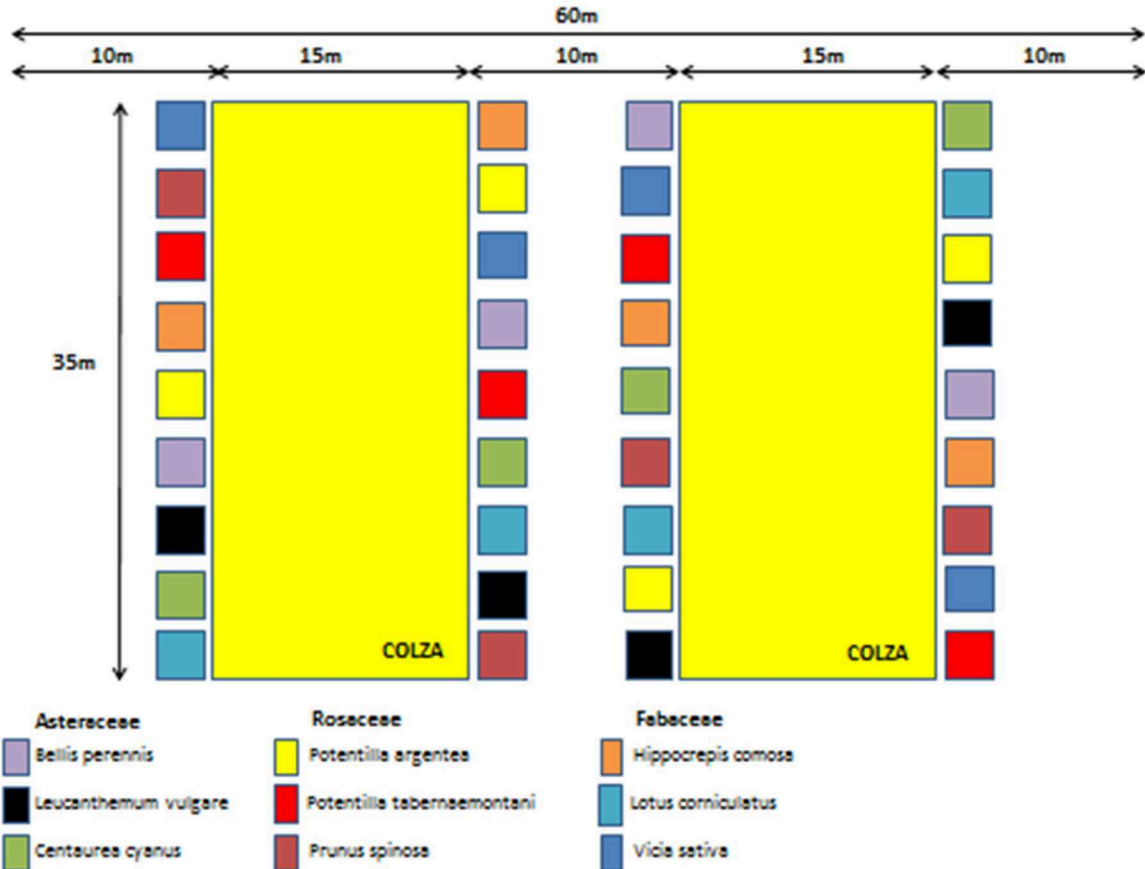


Figure D.3: Dispositif expérimental de l'expérimentation traits vs espèces





REFERENCES



REFERENCES

- Agreste (2011) Les traitements phytosanitaires en 2011.
- Agreste (2016) Synthèse grandes cultures 2016.
- Al Hassan D, Georgelin E, Delattre T, Burel F, Plantegenest M, Kindlmann P & Butet A (2013) Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology* 15:24-33.
- Alford DV (2008) *Biocontrol of Oilseed Rape Pests*. John Wiley & Sons.
- Alhmedi A, Francis F, Bodson B & Haubruge E (2006) Étude de la diversité des pucerons et des auxiliaires aphidiphages relative à la présence d'orties en bordure de champs. *Notes fauniques de Gembloux* 59:121-124.
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74:19-31.
- Altieri M & Nicholls C (2004) *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*, Second Edition. CRC Press.
- Ambrosino MD, Luna JM, Jepson PC & Wratten SD (2006) Relative Frequencies of Visits to Selected Insectary Plants by Predatory Hoverflies (Diptera: Syrphidae), Other Beneficial Insects, and Herbivores. *Environmental Entomology* 35:394-400.
- Aqueel MA & Leather SR (2011) Effect of nitrogen fertilizer on the growth and survival of *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) on different wheat cultivars. *Crop Protection* 30:216-221.
- Araj S-E & Wratten SD (2015) Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biological Control* 81:15-20.
- Aupinel P, Fortini D, Michaud B, Medrzycki P, Padovani E, Przygoda D, Maus C, Charriere J-D, Kilchenmann V, Riessberger-Galle U, Vollmann JJ, Jeker L, Janke M, Odoux J-F & Tasei J-N (2010) Honey bee brood ring-test: method for testing pesticide toxicity on honeybee brood in laboratory conditions. *Julius-Kühn-Archiv* 0:96.
- Baessler C & Klotz S (2006) Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115:43-50.
- Baggen LR, Gurr GM & Meats A (1999) Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Proceedings of the 10th International Symposium on Insect-Plant Relationships*. (ed by SJ Simpson, AJ Mordue & J Hardie) *Series Entomologica*. Springer Netherlands, pp 155-161.



- Balmer O, Ganeau CE, Belz E, Weishaupt B, Förderer G, Moos S, Ditner N, Juric I & Luka H (2014) Wildflower companion plants increase pest parasitism and yield in cabbage fields: Experimental demonstration and call for caution. *Biological Control* 76:19-27.
- Balmer O, Pfiffner L, Schied J, Willareth M, Leimgruber A, Luka H & Traugott M (2013) Noncrop flowering plants restore top-down herbivore control in agricultural fields. *Ecology and Evolution* 3:2634-2646.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, Raffaelli D & Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Balzan MV, Bocci G & Moonen A-C (2014) Augmenting flower trait diversity in wildflower strips to optimise the conservation of arthropod functional groups for multiple agroecosystem services. *Journal of Insect Conservation* 18:713-728.
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A & Szendrei Z (2009) Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:1-20.
- Barr CJ, Bunce RGH, Clarke RT, Fuller RM, Furse MT, Gillespie MK, Groom GB, Hallam CJ, Hornung M, Howard DC & others (1993) Countryside Survey 1990: main report. (Countryside 1990 vol. 2).
- Barralis G (1976) Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. V. Colloque International sur l'Écologie et la Biologie des Mauvaises herbes. pp 59-68.
- Baude M, Dajoz I & Danchin S (2008) Inadvertent social information in foraging bumblebees: effects of flower distribution and implications for pollination. *Animal Behaviour* 76:1863-1873.
- Baude M, Kunin WE, Boatman ND, Conyers S, Davies N, Gillespie MAK, Morton RD, Smart SM & Memmott J (2016) Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* 530:85-88.
- Bauer-Weston B, Keller W, Webb J & Gleddie S (1993) Production and characterization of asymmetric somatic hybrids between *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics* 86:150-158.
- Bel AJE van & Hess PH (2008) Hexoses as phloem transport sugars: the end of a dogma? *Journal of Experimental Botany* 59:261-272.
- den Belder E, Elderson J, van den Brink WJ & Schelling G (2002) Effect of woodlots on thrips density in leek fields: a landscape analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 91:139-145.
- Belz E, Køliver M & Balmer O (2012) Olfactory attractiveness of flowering plants to the parasitoid *Microplitis mediator*: potential implications for biological control. *BioControl* 58:163-173.
- Bengtsson J, Ahnström J & Weibull A-C (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42:261-269.



- Benton TG (2012) Managing agricultural landscapes for production of multiple services: the policy challenge. *Politica Agricola Internazionale-International Agricultural Policy*:1.
- Benton TG, Vickery JA & Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18:182-188.
- Bianchi FJJA, Booij CJH & Tscharntke T (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273:1715-1727.
- Bianchi FJJA, Schellhorn NA, Buckley YM & Possingham HP (2010) Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecological Applications* 20:2322-2333.
- Bianchi FJJA & Van der Werf W (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* 32:1290-1304.
- Bianchi FJJA & Wäckers FL (2008) Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control* 46:400-408.
- Billeter R, Liira J, Bailey D, Bugter R, Arens P, Augenstein I, Aviron S, Baudry J, Bukacek R, Burel F, Cerny M, De Blust G, De Cock R, Diekötter T, Dietz H, Dirksen J, Dormann C, Durka W, Frenzel M, Hamersky R, Hendrickx F, Herzog F, Klotz S, Koolstra B, Lausch A, Le Coeur D, Maelfait JP, Opdam P, Roubalova M, Schermann A, Schermann N, Schmidt T, Schweiger O, Smulders M j. m., Speelmans M, Simova P, Verboom J, Van Wingerden W k. r. e., Zobel M & Edwards P j. (2008) Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45:141-150.
- Bischoff A, Pollier A, Lamarre E, Salvadori O, Cortesero A-M, Le Ralec A, Tricault Y & Jaloux B (2016) Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on *Brassica oleracea* crop herbivory. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223:135-143.
- Bischoff A, Steinger T & Mäder-Schärer H (2010) The Importance of Plant Provenance and Genotypic Diversity of Seed Material Used for Ecological Restoration. *Restoration Ecology* 18:338-348.
- Blaauw BR & Isaacs R (2012) Larger wildflower plantings increase natural enemy density, diversity, and biological control of sentinel prey, without increasing herbivore density. *Ecological Entomology* 37:386-394.
- Blande JD, Pickett JA & Poppy GM (2007) A Comparison of Semiochemically Mediated Interactions Involving Specialist and Generalist Brassica-feeding Aphids and the Braconid Parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Journal of Chemical Ecology* 33:767-779.
- Blitzer EJ, Dormann CF, Holzschuh A, Klein A-M & Rand TA (2012) Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats - viewcontent.cgi.



- Bohan DA, Boursault A, Brooks DR & Petit S (2011) National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* 48:888-898.
- Boussard H & Baudry J (2014) Chloé212: a software for landscape pattern analysis.
- Braak C J F ter & Smilauer P (2012) Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca USA.
- Brooks DR, Bohan DA, Champion GT, Haughton AJ, Hawes C, Heard MS, Clark SJ, Dewar AM, Firbank LG, Perry JN, Rothery P, Scott RJ, Woiwod IP, Birchall C, Skellern MP, Walker JH, Baker P, Bell D, Browne EL, Dewar AJG, Fairfax CM, Garner BH, Haylock LA, Horne SL, Hulmes SE, Mason NS, Norton LR, Nuttall P, Randle Z, Rossall MJ, Sands RJN, Singer EJ & Walker MJ (2003) Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops. I. Soil-surface-active invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 358:1847-1862.
- Bacchi R (2002) Mortality of pollen beetle (*Meligethes* spp.) larvae due to predators and parasitoids in rape fields and the effect of conservation strips. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 90:255-263.
- Campbell AJ, Biesmeijer JC, Varma V & Wäckers FL (2012) Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic and Applied Ecology* 13:363-370.
- Carson WP & Root RB Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* 121:260-272.
- Cavers PB & Harper JL (1964) *Rumex Obtusifolius* L. and *R. Crispus* L. *Journal of Ecology* 52:737-766.
- Chabert A & Beaufreton C (2005) Impact of some agricultural practices on carabidae beetles. *Bulletin OILB/SROP* 28:101-109.
- Chang HT (1946) Studies on the use of fluorescent dyes for marking *Anopheles quadrimaculatus* Say. *Mosquito News* 6:122-125.
- Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ & Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14:922-932.
- Collins KL, Boatman ND, Wilcox A, Holland JM & Chaney K (2002) Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93:337-350.
- Cordeau S, Petit S, Reboud X & Chauvel B (2012) Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research* 52:88-97.
- Cordeau S, Reboud X & Chauvel B (2011) Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agronomy for Sustainable Development* 31:463-473.
- Cronin JT (2004) Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape. *Oecologia* 139:503-514.



- Cronin JT & Reeve JD (2005) Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272:2225-2235.
- Dassou AG & Tixier P (2016) Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. *Ecology and Evolution* 6:1143-1153.
- DeGrandi-Hoffman G & Hagler J (2000) The flow of incoming nectar through a honey bee (*Apis mellifera* L.) colony as revealed by a protein marker. *Insectes Sociaux* 47:302-306.
- Deguines N, Jono C, Baude M, Henry M, Julliard R & Fontaine C (2014) Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12:212-217.
- Denys C & Tschamntke T (2002) Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130:315-324.
- Desneux N, Denoyelle R & Kaiser L (2006) A multi-step bioassay to assess the effect of the deltamethrin on the parasitic wasp *Aphidius ervi*. *Chemosphere* 65:1697-1706.
- Desouhant E, Lucchetta P, Giron D & Bernstein C (2010) Feeding activity pattern in a parasitic wasp when foraging in the field. *Ecological Research* 25:419-428.
- Devine GJ & Furlong MJ (2007) Insecticide use: Contexts and ecological consequences. *Agriculture and Human Values* 24:281-306.
- Dib H, Libourel G & Warlop F (2012) Entomological and functional role of floral strips in an organic apple orchard: Hymenopteran parasitoids as a case study. *Journal of Insect Conservation* 16:315-318.
- Doutt RL (1959) The Biology of Parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 4:161-182.
- Driesche R van, Hoddle M & Center T (2009) *Control of Pests and Weeds by Natural Enemies: An Introduction to Biological Control*. John Wiley & Sons.
- Duelli P & Obrist MK (2003) Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98:87-98.
- Duflot R, Georges R, Ernoult A, Aviron S & Burel F (2014) Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica* 56:19-26.
- Dunning JB, Danielson BJ & Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169-175.
- Dutoit T, Buisson E, Gerbaud E, Roche P & Taton T (2007) The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica* 31:127-136.
- Eilenberg J, Hajek A & Lomer C (2001) Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46:387-400.



- Ekroos J, Olsson O, Rundlöf M, Wätzold F & Smith HG (2014) Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biological Conservation* 172:65-71.
- Ekschmitt K, Wolters V & Weber M (1997) Spiders, carabids, and staphylinids: the ecological potential of predatory macroarthropods. *Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production*. New York: Marcel Dekker:307-362.
- EOche-Bosy D, Outreman Y, Oliveira Andrade T, Krespi L & van Baaren J (2016) Seasonal variations of host resources influence foraging strategy in parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 161:11-19.
- Ernoul A, Vialatte A, Butet A, Michel N, Rantier Y, Jambon O & Burel F (2013) Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:15-27.
- Escalante-Pérez M, Jaborsky M, Lautner S, Fromm J, Møller T, Dittrich M, Kunert M, Boland W, Hedrich R & Ache P (2012) Poplar Extrafloral Nectaries: Two Types, Two Strategies of Indirect Defenses against Herbivores. *Plant Physiology* 159:1176-1191.
- Evans EW (2008) Multitrophic interactions among plants, aphids, alternate prey and shared natural enemies - a review - ProQuest.
- Evans EW, Carlile NR, Innes MB & Pitigala N (2013) Warm springs reduce parasitism of the cereal leaf beetle through phenological mismatch. *Journal of Applied Entomology* 137:383-391.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM & Martin J-L (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112.
- Farrar JF & Jones DL (2000) The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist* 147:43-53.
- Ferguson AW, Nevard LM, Clark SJ & Cook SM (2015) Temperature-activity relationships in *Meligethes aeneus*: implications for pest management. *Pest Management Science* 71:459-466.
- Fiedler AK & Landis DA (2007) Attractiveness of Michigan Native Plants to Arthropod Natural Enemies and Herbivores. *Environmental Entomology* 36:751-765.
- Fiedler AK, Landis DA & Wratten SD (2008) Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biological Control* 45:254-271.
- FranceAgriMer (2016) Bilan et previsionnel de blé en France de 2012 - 2017.
- Frei G & Manhart C (1992) Nützlinge und Schädlinge an künstlich angelegten Ackerkrautstreifen in Getreidefeldern. *Haupt*.



- Freier B, Triltsch H, Møves M & Moll E (2007) The potential of predators in natural control of aphids in wheat: Results of a ten-year field study in two German landscapes. *BioControl* 52:775-788.
- Fried G, Petit S, Dessaint F & Reboud X (2009) A rable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation* 142:238-243.
- Gagic V, Tschamtko T, Dormann CF, Gruber B, Wilstermann A & Thies C (2011) Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278:2946-2953.
- Gangwere SK, Chavin W & Evans FC (1964) Methods of Marking Insects, with Especial Reference to Orthoptera (Sens. Lat.). *Annals of the Entomological Society of America* 57:662-669.
- Gardarin A, Plantegenest M, Bischoff A & Valantin-Morison M (submitted) A trait-based approach to understand plant-arthropod interactions in agroecosystems and implications for conservation biological control.
- Gary NE (1971) Magnetic Retrieval of Ferrous Labels in a Capture-Recapture System for Honey Bees and Other Insects. *Journal of Economic Entomology* 64:961-965.
- Geiger F, Bengtsson J, Berendse F, Weisser WW, Emmerson M, Morales MB, Ceryngier P, Liira J, Tschamtko T, Winqvist C, Eggers S, Bommarco R, Pärt T, Bretagnolle V, Plantegenest M, Clement LW, Dennis C, Palmer C, Ozate JJ, Guerrero I, Hawro V, Aavik T, Thies C, Flohre A, Henke S, Fischer C, Goedhart PW & Inchausti P (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11:97-105.
- Gheau CE, Wäckers FL, Luka H, Daniel C & Balmer O (2012) Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic and Applied Ecology* 13:85-93.
- Grez AA, Zaviezo T, Hernandez J, Rodriguez-San Pedro A & Acuña P (2014) The heterogeneity and composition of agricultural landscapes influence native and exotic coccinellids in alfalfa fields. *Agricultural and Forest Entomology* 16:382-390.
- Griffiths GJK, Holland JM, Bailey A & Thomas MB (2008) Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control* 45:200-209.
- Gurr G, Wratten S & Altieri M (2004) *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. Csiro Publishing.
- Gurr GM, Wratten SD & Luna JM (2003) Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4:107-116.
- Gurr GM, Wratten SD, Tylianakis J, Kean J & Keller M (2005) *Providing plant foods for natural enemies in farming systems: balancing practicalities and theory. Plant-Provided Food for Carnivorous Insects*. Cambridge University Press,.



- Haaland C, Naisbit RE & Bersier L-F (2011) Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity* 4:60-80.
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JMH & Tilman D (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029-1039.
- Haddad NM, Tilman D, Haarstad J, Ritchie M, Knops JMH & Miller AETE (2001) Contrasting Effects of Plant Richness and Composition on Insect Communities: A Field Experiment. *The American Naturalist* 158:17-35.
- Hagler JR & Jackson CG (2001) METHODS FOR MARKING INSECTS: Current Techniques and Future Prospects. *Annual Review of Entomology* 46:511-543.
- Hansen LM (2003) Insecticide-resistant pollen beetles (*Meligethes aeneus* F) found in Danish oilseed rape (*Brassica napus* L) fields. *Pest Management Science* 59:1057-1059.
- Hanski I (1994) A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151-162.
- Hanski I (1999) Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* 87:209-219.
- Heard M s., Clark S j., Rothery P, Perry J n., Bohan D a., Brooks D r., Champion G t., Dewar A m., Hawes C, Haughton A j., May M j., Scott R j., Stuart R s., Squire G r. & Firbank L g. (2006) Effects of successive seasons of genetically modified herbicide-tolerant maize cropping on weeds and invertebrates. *Annals of Applied Biology* 149:249-254.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL & deWaard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:313-321.
- Heil M (2015) Extrafloral Nectar at the Plant-Insect Interface: A Spotlight on Chemical Ecology, Phenotypic Plasticity, and Food Webs. *Annual Review of Entomology* 60:213-232.
- Heimpel GE & Jervis MA (2005) Does floral nectar improve biological control by parasitoids. Cambridge University Press.
- Heitzmann A (1994) Dynamics of vegetation in sown agricultural weed strips in dependence of different seed mixtures. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*.
- Henry M, Bguin M, Requier F, Rollin O, Odoux J-F, Aupinel P, Aptel J, Tchamitchian S & Decourtye A (2012) A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees. *Science* 336:348-350.
- Henry M, Frøchen M, Maillet-Mezeray J, Breyne E, Allier F, Odoux J-F & Decourtye A (2012) Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecological Modelling* 225:103-114.
- Hicks DM, Ouvrard P, Baldock KCR, Baude M, Goddard MA, Kunin WE, Mitschunas N, Memmott J, Morse H, Nikolitsi M, Osgathorpe LM, Potts SG, Robertson KM, Scott



- AV, Sinclair F, Westbury DB & Stone GN (2016) Food for Pollinators: Quantifying the Nectar and Pollen Resources of Urban Flower Meadows (C Li, Ed. by). PLOS ONE 11:e0158117.
- Hobson KA, Wassenaar LI & Taylor OR (1999) Stable isotopes (D and ^{13}C) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia* 120:397-404.
- Hodgson JG, Buckley GP & others (1989) Selecting and managing plant materials used in habitat construction.
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV & Evans AD (2005) Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122:113-130.
- Holland JM & Luff ML (2000) The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* 5:109-129.
- Holland JM & Reynolds CJM (2003) The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* 47:181-191.
- Holt RD (1996) Food Webs in Space: An Island Biogeographic Perspective. *Food Webs*. (ed by GA Polis & KO Winemiller) Springer US, pp 313-323.
- Honek A (Research I of PP (1992) Nitrogen fertilization and abundance of the cereal aphid *Metopolophium dirhodum* and *Sitobion avenae* (Homoptera, Aphididae). *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* (Germany, F.R.).
- Hood RC & Blair G (2001) Use of isotope and radiation methods in soil and water management and crop nutrition.
- Hood RC, Khan M, Haque A, Khadir M, Bonetto JP, Syamsul R, Mayr L & Heiling M (2004) Carbon sequestration and estimated carbon credit values as measured using ^{13}C labelling and analysis by means of an optical breath test analyser. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 379:242-246.
- Hood-Nowotny R & Knols BGJ (2007) Stable isotope methods in biological and ecological studies of arthropods. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124:3-16.
- Isaacs R, Tuell J, Fiedler A, Gardiner M & Landis D (2009) Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:196-203.
- Jacob HS & Evans EW (2000) Influence of Carbohydrate Foods and Mating on Longevity of the Parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 29:1088-1095.
- Jamont M, Crépelle S & Jaloux B (2013) Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control* 65:271-277.
- Jamont M, Dubois-Pot C & Jaloux B (2014) Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15:151-160.



- Jetz W, Krefl H, Ceballos G & Mutke J (2009) Global associations between terrestrial producer and vertebrate consumer diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276:269-278.
- Johnson MTJ, Lajeunesse MJ & Agrawal AA (2006) Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* 9:24-34.
- Jonsson M, Wratten SD, Landis DA & Gurr GM (2008) Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biological Control* 45:172-175.
- Josso C, Ralec AL, Raymond L, Saulais J, Baudry J, Poinso D & Cortesero AM (2013) Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Landscape Ecology* 28:1697-1715.
- Keitt TH, Urban DL & Milne BT (1997) Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation ecology* 1:4.
- Kendall DA (2002) Chapter 11: Soil Tillage and Epigeal Predatory Arthropods in Soil Tillage in Agroecosystems (El Titi, A. Ed.). CRC Press.
- Kleijn D, Joenje W, Kropff MJ & others (1997) Patterns in species composition of arable field boundary vegetation. *Acta Botanica Neerlandica* 46:175-192.
- Klotz S, Kuhn I & Durka W (2002) Database on Biological and Ecological Traits on the Flora of Germany - Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz.
- Koji S, Khan ZR & Midega C a. O (2007) Field boundaries of *Panicum maximum* as a reservoir for predators and a sink for *Chilo partellus*. *Journal of Applied Entomology* 131:186-196.
- Kopta T, Pokluda R, Psota V & others (2012) Attractiveness of flowering plants for natural enemies. *Hort. Sci.(Prague)* 39:89-96.
- Koptur S (1992) Plants with Extrafloral Nectaries and Ants in Everglades Habitats. *Florida Entomologist* 75:38-50.
- Koss AM, Jensen AS, Schreiber A, Pike KS & Snyder WE (2005) Comparison of Predator and Pest Communities in Washington Potato Fields Treated with Broad-Spectrum, Selective, or Organic Insecticides. *Environmental Entomology* 34:87-95.
- Koss AM & Snyder WE (2005) Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control* 32:243-251.
- Kotze DJ, Brandmayr P, Casale A, Dauffy-Richard E, Dekoninck W, Koivula MJ, Løvei GL, Mossakowski D, Noordijk J, Paarmann W & others (2011) Forty years of carabid beetle research in Europe-from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys* 100.



- Krauss J, Gallenberger I & Steffan-Dewenter I (2011) Decreased Functional Diversity and Biological Pest Control in Conventional Compared to Organic Crop Fields. *PLoS ONE* 6:e19502.
- Kromp B (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74:187-228.
- Kruess A & Tschamtker T (2000) Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122:129-137.
- Landis DA & Werf Wv der (1997) Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga* 42:499-516.
- Landis DA, Wratten SD & Gurr GM (2000) Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175-201.
- Langellotto GA & Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10.
- Langer A, Stilmant D, Verbois D & Hance T (1997) Seasonal activity and distribution of cereal aphid parasitoids in Belgium. *Entomophaga* 42:185.
- Langoya LA & Van Rijn PCJ (2008) The significance of floral resources for natural control of aphids. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED).
- Laubertie EA, Wratten SD & Hemptinne J-L (2012) The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biological Control* 61:1-6.
- Lavandero B, Wratten S, Hagler J & Jervis M (2004) The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management* 50:147-151.
- Lavandero BI, Wratten SD, Hagler J & Tylianakis J (2004) Marking and tracking techniques for insect predators and parasitoids in ecological engineering. Gurr, GM, Wratten, SD & Altieri, MA:117-131.
- Lavandero B, Wratten S, Shishehbor P & Worner S (2005) Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biological Control* 34:152-158.
- Le Féron V, Burel F, Chifflet R, Henry M, Ricroch A, Vaissière BE & Baudry J (2013) Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:94-101.
- Le Guigo P, Qu Y & Le Corff J (2011) Plant-mediated effects on a toxin-sequestering aphid and its endoparasitoid. *Basic and Applied Ecology* 12:72-79.
- Le Guigo P, Rolier A & Le Corff J (2012) Plant neighborhood influences colonization of Brassicaceae by specialist and generalist aphids. *Oecologia* 169:753-761.



- Le Monnier Y & Livory A (2003) Atlas des coccinelles de la Manche: une enquête Manche-Nature 1998-2001. Manche-Nature.
- Lechenet M, Bretagnolle V, Bockstaller C, Boissinot F, Petit M-S, Petit S & Munier-Jolain NM (2014) Reconciling Pesticide Reduction with Economic and Environmental Sustainability in Arable Farming. PLOS ONE 9:e97922.
- Lee JC & Heimpel GE (2005) Impact of flowering buckwheat on Lepidopteran cabbage pests and their parasitoids at two spatial scales. Biological Control 34:290-301.
- Lee JC, Heimpel GE & Leibe GL (2004) Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. Entomologia Experimentalis et Applicata 111:189-199.
- Lee JC, Menalled FD & Landis DA (2001) Refuge habitats modify impact of insecticide disturbance on carabid beetle communities. Journal of Applied Ecology 38:472-483.
- Lefcheck JS (2016) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution 7:573-579.
- Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, Hector A, Cardinale BJ & Duffy JE (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. Nature Communications 6:6936.
- Lefebvre M, Franck P, Toubon J-F, Bouvier J-C & Lavigne C (2016) The impact of landscape composition on the occurrence of a canopy dwelling spider depends on orchard management. Agriculture, Ecosystems & Environment 215:20-29.
- Letourneau DK & Dyer LA (1998) Experimental Test in Lowland Tropical Forest Shows Top-down Effects Through Four Trophic Levels. Ecology 79:1678-1687.
- Liu DD, Chao WM & Turgeon R (2012) Transport of sucrose, not hexose, in the phloem. Journal of Experimental Botany 63:4315-4320.
- Lovell ST & Johnston DM (2009) Creating multifunctional landscapes: how can the field of ecology inform the design of the landscape? Frontiers in Ecology and the Environment 7:212-220.
- Lundgren JG & Seagraves MP (2011) Physiological benefits of nectar feeding by a predatory beetle. Biological Journal of the Linnean Society 104:661-669.
- MAAARO (2009) *Création et gestion de la fertilisation.*
- Macfadyen S, Gibson R, Raso L, Sint D, Traugott M & Memmott J (2009) Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. Agriculture, Ecosystems & Environment 133:14-18.
- MacLeod A, Wratten SD, Sotherton NW & Thomas MB (2004) 'Beetle banks' as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. Agricultural and Forest Entomology 6:147-154.



- Mahieu S, Fustec J, Jensen ES & Crozat Y (2009) Does labelling frequency affect N rhizodeposition assessment using the cotton-wick method? *Soil Biology and Biochemistry* 41:2236-2243.
- Maljeux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapidel B, Tourdonnet S de & Valantin-Morison M (2009) Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models: A Review. *Sustainable Agriculture*. (ed by E Lichtfouse, M Navarrete, P Debaeke, S Vironique & C Alberola) Springer Netherlands, pp 329-353.
- Marino PC & Landis DA (1996) Effect of Landscape Structure on Parasitoid Diversity and Parasitism in Agroecosystems. *Ecological Applications* 6:276-284.
- Marshall EJP & Moonen AC (2002) Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89:5-21.
- Martin AP, Carreck NL, Swain JL, Goulson D, Knight ME, Hale RJ, Sanderson RA & Osborne JL (2006) A modular system for trapping and mass-marking bumblebees: applications for studying food choice and foraging range. *Apidologie* 37:341-350.
- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C & McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378-390.
- McIntosh RL, McLean JA, Alfaro RI & Kiss GK (1996) Dispersal of *Pissodes strobi* in putatively resistant white spruce in Vernon, BC. *Forestry Chronicle* 72:381-387.
- McLaughlin A & Mineau P (1995) The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 55:201-212.
- Medine S, Valantin-Morison M, Sarthou J-P, Tourdonnet S de, Gosme M, Bertrand M, Roger-Estrade J, Aubertot J-N, Rusch A, Motisi N, Pelosi C & Dorval T (2011) Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31:491-514.
- Mineau P & McLaughlin A (1996) Conservation of biodiversity within Canadian agricultural landscapes: Integrating habitat for wildlife. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 9:93-113.
- Mondor EB & Addicott JF (2003) Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*. *Ecology Letters* 6:495-497.
- Naranjo SE (1990) Influence of Two Mass-Marking Techniques on Survival and Flight Behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology* 83:1360-1364.
- Nentwig (1989) Augmentation of beneficial arthropods by strip-management: II. Successional strips in a winter wheat field / Die Förderung von Nutzarthropoden durch Streifenmanagement: II. Sukzessionsstreifen in einem Winterweizenfeld on JSTOR.
- Nicolson SW & Thornburg RW (2007) Nectar chemistry. *Nectaries and Nectar*. (ed by SW Nicolson, M Nepi & E Pacini) Springer Netherlands, pp 215-264.



- Nilsson C (1985) Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 100:302-308.
- Nilsson C (Sveriges L (1988) The pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) in winter and spring rape at Alnarp 1976-1978, 1: Migration and sex ratio. *Växtskyddsnotiser* (Sweden).
- Obrycki JJ & Kring TJ (1998) Predaceous Coccinellidae in Biological Control. *Annual Review of Entomology* 43:295-321.
- Offenberg J (2000) Correlated evolution of the association between aphids and ants and the association between aphids and plants with extrafloral nectaries. *Oikos* 91:146-152.
- ORAB (2015) Chiffres clés de l'agriculture du Maine et Loire.
- Åström A, Ekblom B & Bengtsson J (2003) Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics* 45:149-158.
- Pacini E & Nepi M (2007) Nectar production and presentation. *Nectaries and Nectar*. (ed by SW Nicolson, M Nepi & E Pacini) Springer Netherlands, pp 167-214.
- Pacini E, Nepi M & Vesprini JL (2003) Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution* 238:7-21.
- Patrick JW (1997) PHLOEM UNLOADING: Sieve Element Unloading and Post-Sieve Element Transport. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48:191-222.
- Patt JM, Hamilton GC & Lashomb JH (1997) Foraging success of parasitoid wasps on flowers: interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83:21-30.
- Petit S, Gaba S, Grison A-L, Meiss H, Simmoneau B, Munier-Jolain N & Bretagnolle V (2016) Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223:41-47.
- Pfiffner L & Luka H (2000) Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78:215-222.
- Pfiffner L, Merkelbach L & Luka H (2003) Do sown wildflower strips enhance the parasitism of lepidopteran pests in cabbage crops? *International Organisation for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants/West Palaearctic Regional Section Bulletin*.
- Pfiffner L & Wyss E (2004) Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests. *Ecological engineering for pest management*. (ed by GM Gurr, SD Wratten & MA Altieri) CABI-Publishing, Collingwood, Australia, pp 167-188.
- Pimentel D & Warneke A (1989) Ecological effects of manure, sewage sludge and other organic wastes on arthropod populations. *Agricultural zoology reviews*.



- Pollier A, Dosdat S, Tricault Y, Bischoff A, Plantegenest M & Jaloux B (2016) Using the stable isotope marker ^{13}C to study extrafloral nectar uptake by parasitoids under controlled conditions and in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.
- Pollier, A., Guillomo, L., Tricault, Y., Plantegenest, M. and Bischoff, A. (submitted). The effect of field margin vegetation on the regulation of herbivores in two winter crops.
- Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M. and Bischoff, A. (in prep.). Are wildflower strips optimized for nectar provisioning more efficient in crop herbivore regulation than spontaneous vegetation or commercial grass mixtures?
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WOC, Brown DS, Jarman SN & Taberlet P (2012) Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology* 21:1931-1950.
- Pope TW, Kissen R, Grant M, Pickett JA, Rossiter JT & Powell G (2008) Comparative innate responses of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to alkenyl glucosinolate derived isothiocyanates, nitriles, and epithionitriles. *Journal of chemical ecology* 34:1302-1310.
- Price PW (1991) The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos* 62:244-251.
- Provost E (1983) Une nouvelle méthode de marquage permettant l'identification des membres d'une société de fourmis. *Insectes Sociaux* 30:255-258.
- Puech C, Poggi S, Baudry J & Aviron S (2015) Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape Ecology* 30:125-140.
- Pulice CE & Packer AA (2008) Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. *Functional Ecology* 22:801-807.
- Putz B, Drapela T, Wanek W, Schmidt O, Frank T & Zaller JG (2011) A simple method for in situ-labelling with ^{15}N and ^{13}C of grassland plant species by foliar brushing. *Methods in Ecology and Evolution* 2:326-332.
- Pywell RF, James KL, Herbert I, Meek WR, Carvell C, Bell D & Sparks TH (2005) Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* 123:79-90.
- Ramsden MW, Menéndez R, Leather SR & Wäckers F (2015) Optimizing field margins for biocontrol services: The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 199:94-104.
- Rand TA, Tylianakis JM & Tscharrntke T (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9:603-614.
- Ratnadass A, Fernandes P, Avelino J & Habib R (2011) Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:273-303.



- Rebek EJ, Sadof CS & Hanks LM (2005) Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biological Control* 33:203-216.
- Reganold JP, Jackson-Smith D, Batie SS, Harwood RR, Kornegay JL, Bucks D, Flora CB, Hanson JC, Jury WA, Meyer D, Schumacher A, Sehmsdorf H, Shennan C, Thrupp LA & Willis P (2011) Transforming U.S. Agriculture. *Science* 332:670-671.
- Reinecke JP (1990) A rapid and controllable technique for surface labeling boll weevils with fluorescent pigments. *Southwestern Entomologist* 15:309-316.
- Requier F, Odoux J-F, Tamic T, Moreau N, Henry M, Decourtye A & Bretagnolle V (2015) Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications* 25:881-890.
- Reynolds DR, Riley JR, Armes NJ, Cooter RJ, Tucker MR & Colvin J (1997) Techniques for quantifying insect migration. *Methods in ecological and agricultural entomology*. CAB International, Wallingford:111-145.
- Ricci B, Franck P, Toubon J-F, Bouvier J-C, Sauphanor B & Lavigne C (2008) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24:337-349.
- Ricci C, Ponti L & Pires A (2005) Migratory flight and pre-diapause feeding of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) adults in agricultural and mountain eco-systems of Central Italy. *European Journal of Entomology* 102:531.
- Richardson DM (2008) Pollen beetle in the UK; the start of a resistance problem? *EPP0 Bulletin* 38:73-74.
- Ricou C, Schneller C, Amiaud B, Plantureux S & Bockstaller C (2014) A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecological Indicators* 45:320-331.
- van Rijn PC, Kooijman J & Wackers FL (2006) The impact of floral resources on syrphid performance and cabbage aphid biological control. *IOBC wprs Bulletin* 29:149.
- Roger J-L, Jambon O & Bouger G (2012) Clé de détermination des carabides. *Paysages agricoles du Nord Ouest de la France*.
- Root RB (1973) Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Rose USR, Lewis J & Tumlinson JH (2006) Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology* 20:67-74.
- Rose USR, Lewis J & Tumlinson JH (2006) Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology* 20:67-74.
- Ruppert V (1993) Einfluss blütenreicher Feldrandstrukturen auf die Dichte blütenbesuchender Nutzinsekten insbesondere der Syrphinae (Diptera: Syrphidae). *Haupt*.



- Rusch A, Suchail S, Valantin-Morison M, Sarthou J-P & Roger-Estrade J (2012) Nutritional state of the pollen beetle parasitoid *Tersilochus heterocerus* foraging in the field. *BioControl* 58:17-26.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Roger-Estrade J & Sarthou J-P (2012) Local and landscape determinants of pollen beetle abundance in overwintering habitats. *Agricultural and Forest Entomology* 14:37-47.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP & Roger-Estrade J (2010) Integrating Crop and Landscape Management into New Crop Protection Strategies to Enhance Biological Control of Oilseed Rape Insect Pests. *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. (ed by IH Williams) Springer Netherlands, pp 415-448.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou J-P & Roger-Estrade J (2011) Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology* 26:473-486.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP & Roger-Estrade J (2013) Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:118-125.
- Russell C & Fillery I (1996) In situ ¹⁵N labelling of lupin below-ground biomass. *Australian Journal of Agricultural Research* 47:1035-1046.
- Salerno G, Colazza S & Conti E (2002) Sub-lethal effects of deltamethrin on walking behaviour and response to host kairomone of the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *Pest Management Science* 58:663-668.
- Sanchez G (2013) PLS path modeling with R. Berkeley: Trowchez Editions.
- Sarfraz RM, Dossall LM & Keddie AB (2009) Bottom-up effects of host plant nutritional quality on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and top-down effects of herbivore attack on plant compensatory ability. *European Journal of Entomology* 106:583.
- Sauvion N, Calatayud PA, Thiery D & Marion-Poll F (2013) *Interactions insectes-plantes*. Editions Quae.
- Schaffers AP, Raemakers IP, Sukora KV & ter Braak CJF (2008a) Arthropod Assemblages Are Best Predicted by Plant Species Composition. *Ecology* 89:782-794.
- Schaffers AP, Raemakers IP, Sukora KV & ter Braak CJF (2008b) Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89:782-794.
- Schellhorn NA, Parry HR, Macfadyen S, Wang Y & Zalucki MP (2015) Connecting scales: Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies. *Insect Science* 22:35-51.
- Schmidt-Entling MH & Döbeli J (2009) Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133:19-22.



- Scholz D & Poehling H-M (2000) Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94:149-158.
- Scriber JM (1984) Nitrogen Nutrition of Plants and Insect Invasion. Nitrogen in Crop Production *accesspublicati*:441-460.
- Service MW (1993) Mosquitoes (Culicidae). *Medical Insects and Arachnids*. (ed by DRP Lane & DRW Crosskey) Springer Netherlands, pp 120-240.
- Shennan C (1992) Cover crops, nitrogen cycling, and soil properties in semi-irrigated vegetable production systems. *HortScience* 27:749-754.
- Siekmann G, Tenhumberg B & Keller MA (2001) Feeding and survival in parasitic wasps: sugar concentration and timing matter. *Oikos* 95:425-430.
- Sirot E & Bernstein C (1996) Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: state-dependent optimal strategies. *Behavioral Ecology* 7:189-194.
- Sivinski J, Wahl D, Holler T, Dobai SA & Sivinski R (2011) Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biological Control* 58:208-214.
- Snoo GR de (1995) Unsprayed field margins: implications for environment, biodiversity and agricultural practice ~~in~~ the Dutch field margin project in the Haarlemmermeerpolder.
- Southwood TRE (1978) Absolute Population Estimates using Marking Techniques. *Ecological Methods*. Springer Netherlands, pp 70-129.
- Srivastava DS & Lawton JH (1998) Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-hole Communities. *The American Naturalist* 152:510-529.
- Stang M, Klinkhamer PGL & Van Der Meijden E (2006) Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112:111-121.
- Steffan SA, Daane KM & Mahr DL (2001) ¹⁵N-enrichment of plant tissue to mark phytophagous insects, associated parasitoids, and flower-visiting entomophaga. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 98:173-180.
- Stimmann MW (1974) Marking Insects with Rubidium: Imported Cabbageworm Marked in the Field. *Environmental Entomology* 3:327-328.
- Stinner BR, McCartney DA & Van Doren DM (1988) Soil and foliage arthropod communities in conventional, reduced and no-tillage corn (maize, *Zea mays* L.) systems: A comparison after 20 years of continuous cropping. *Soil and Tillage Research* 11:147-158.
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, Snoo GR de & Eden P (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63:337-365.



- Strong DRJ, Lawton JH & Southwood TRE (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*.
- Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C & Willerslev E (2012) Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 21:2045-2050.
- Tenenhaus M, Vinzi VE, Chatelin Y-M & Lauro C (2005) PLS path modeling. *Computational Statistics & Data Analysis* 48:159-205.
- Tenhumberg B (1995) Estimating Predatory Efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in Cereal Fields. *Environmental Entomology* 24:687-691.
- Terres Inovia (2016) *Guide de culture: colza*.
- Terres Inovia, FOP & FNSEA (2015) *Les bonnes pratiques de traitement en floraison pour protéger les abeilles*.
- Thies C, Roschewitz I & Tschamtké T (2005) The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272:203-210.
- Thies C, Steffan-Dewenter I & Tschamtké T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101:18-25.
- Thies C & Tschamtké T (2010) Biological Rape Pest Control in Spatio-Temporally Changing Landscapes. *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. (ed by IH Williams) Springer Netherlands, pp 273-284.
- Thrupp LA (2000) Linking Agricultural Biodiversity and Food Security: the Valuable Role of Agrobiodiversity for Sustainable Agriculture. *International Affairs* 76:283-297.
- Tietjen WJ & Cady AB (2007) Sublethal exposure to a neurotoxic pesticide affects activity rhythms and patterns of four spider species. *Journal of Arachnology* 35:396-406.
- Titi AE (2003) Effects of Tillage on Invertebrates in Soil Ecosystem. *Soil Tillage in Agroecosystems*. CRC Press LLC., Boca Raton:261-296.
- Tooker JF & Hanks LM (2000) Flowering Plant Hosts of Adult Hymenopteran Parasitoids of Central Illinois. *Annals of the Entomological Society of America* 93:580-588.
- Tritsch H (1999) Food remains in the guts of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults and larvae.
- Tschamtké T, Bommarco R, Clough Y, Crist TO, Kleijn D, Rand TA, Tylianakis JM, Nohuys S van & Vidal S (2007) Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43:294-309.
- Tschamtké T & Brandl R (2004) Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes. *Annual Review of Entomology* 49:405-430.



- Tscharntke T, Rand TA & Bianchi FJJA (2005) The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop–noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42:421–432.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batágyi P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Frank J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH & Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87:661–685.
- Tschumi M, Albrecht M, Bartschi C, Collatz J, Entling MH & Jacot K (2016) Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 220:97–103.
- Tschumi M, Albrecht M, Entling MH & Jacot K (2015) High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20151369.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J & Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351–1363.
- Tylianakis JM, Didham RK & Wratten SD (2004) Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85:658–666.
- Ulber B & Klukowski Z (2010) Insecticide impact on parasitoids. In *Biocontrol-based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (IH Williams, Ed.). Springer, London.
- Ulber B, Williams IH, Klukowski Z, Luik A & Nilsson C (2010) Parasitoids of Oilseed Rape Pests in Europe: Key Species for Conservation Biocontrol. *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. (ed by IH Williams) Springer Netherlands, pp 45–76.
- Unruh T r. & Chauvin R I. (1993) ELYTRAL PUNCTURES: A RAPID, RELIABLE METHOD FOR MARKING COLORADO POTATO BEETLE. *The Canadian Entomologist* 125:55–63.
- Unsicker SB, Renker C, Kahmen A, Spindler S, Buchmann N & Weisser WW (2005) Testing the efficiency of three ¹⁵N-labeled nitrogen compounds for indirect labeling of grasshoppers via plants in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 116:219–226.
- Valantin-Morison M (2004) Conduite intégrée du colza d'hiver pour une réduction de l'utilisation des pesticides. Rapport de recherche dans le cadre du programme du MEDD.
- Valentini A, Pompanon F & Taberlet P (2009) DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution* 24:110–117.
- Vasseur C, Joannon A, Aviron S, Burel F, Meynard J-M & Baudry J (2013) The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:3–14.



- Vattala HD, Wratten SD, Phillips CB & Wäckers FL (2006) The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biological Control* 39:179-185.
- Veddeler D, Klein A-M & Tschamtkke T (2006) Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos* 112:594-601.
- Venzon M, Rosado MC, Euzébio DE, Souza B & Schoereder JH (2006) Suitability of leguminous cover crop pollens as food source for the green lacewing *Chrysoperla externa* (Hagen)(Neuroptera: Chrysopidae). *Neotropical Entomology* 35:371-376.
- Veres A, Petit S, Conord C & Lavigne C (2013) Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:110-117.
- Vickery J, Carter N & Fuller RJ (2002) The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89:41-52.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Vollhardt IMG, Bianchi FJJA, Wäckers FL, Thies C & Tschamtkke T (2010) Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control* 53:204-213.
- Vorley WT (1986) The activity of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in winter and spring in southern England. *Bulletin of Entomological Research* 76:491-504.
- Wäckers FL (2000) Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. *Oikos* 90:197-201.
- Wäckers F. (2004) Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29:307-314.
- Wäckers FL, Lee JC, Heimpel GE, Winkler K & Wagenaar R (2006) Hymenopteran parasitoids synthesize 'honeydew-specific' oligosaccharides. *Functional Ecology* 20:790-798.
- Wäckers FL, Rijn PCJ van & Bruin J (2005) *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge University Press.
- Wäckers FL & van Rijn PCJ (2012) Pick and Mix: Selecting Flowering Plants to Meet the Requirements of Target Biological Control Insects. *Biodiversity and Insect Pests*. (ed by GM Gurr, SD Wratten, WE Snyder & DMY Read) John Wiley & Sons, Ltd, pp 139-165.
- Wäckers FL, Romeis J & Rijn P van (2007) Nectar and Pollen Feeding by Insect Herbivores and Implications for Multitrophic Interactions. *Annual Review of Entomology* 52:301-323.



- Wanner H, Gu H, Hattendorf B, G nther D & Dorn S (2006) Using the stable isotope marker ⁴⁴Ca to study dispersal and host-foraging activity in parasitoids: Stable isotope marking of parasitoids. *Journal of Applied Ecology* 43:1031-1039.
- Waring GL & Cobb NS (1992) The impact of plant stress on herbivore population dynamics. *Insect-plant interactions* 4:167-226.
- Warner DJ, Allen-Williams LJ, Warrington S, Ferguson AW & Williams IH (2008) Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology* 10:375-387.
- Węgorzek P & Zamojska J (2008) Current status of resistance in pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) to selected active substances of insecticides in Poland. *EPPO Bulletin* 38:91-94.
- Weiss E & Stettmer C (1991) Unkr uter in der Agrarlandschaft locken bl utenbesuchende Nutzinsekten an. *Haupt*.
- Welch KD & Harwood JD (2014) Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control* 75:18-27.
- Whittingham MJ (2011) The future of agri-environment schemes: biodiversity gains and ecosystem service delivery? *Journal of Applied Ecology* 48:509-513.
- Wilby A & Thomas MB (2002) Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* 5:353-360.
- Williams IH (2010) The Major Insect Pests of Oilseed Rape in Europe and Their Management: An Overview. *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests.* (ed by IH Williams) Springer Netherlands, pp 1-43.
- Williams L & Hendrix DL (2008) Comparing different floral resources on the longevity of a parasitic wasp. *Agricultural and Forest Entomology* 10:23-28.
- Williams BM & Houseman GR (2013) Experimental evidence that soil heterogeneity enhances plant diversity during community assembly. *Journal of Plant Ecology*:rtt056.
- Winkler K, W ckers FL, Buitriago L & van Lenteren JC (2005) Herbivores and their parasitoids show differences in abundance on eight different nectar producing plants. *Proc Neth Entomol Soc Meet* 16:125-130.
- Winkler K, W ckers FL, Kaufman LV, Larraz V & van Lenteren JC (2009) Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biological Control* 50:299-306.
- Winkler K, W ckers FL, Termorshuizen AJ & Lenteren JC van (2010) Assessing risks and benefits of floral supplements in conservation biological control. *BioControl* 55:719-727.



- With KA, Pavuk DM, Worchuck JL, Oates RK & Fisher JL (2002) Threshold Effects of Landscape Structure on Biological Control in Agroecosystems. *Ecological Applications* 12:52-65.
- Woltz JM, Isaacs R & Landis DA (2012) Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 152:40-49.
- Wratten SD, Bowie MH, Hickman JM, Evans AM, Sedcole JR & Tylianakis JM (2003) Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* 134:605-611.
- Zabel J & Tschamtko T (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116:419-425.
- Zaller JG, Moser D, Drapela T, Schmöger C & Frank T (2008a) Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123:233-238.
- Zaller JG, Moser D, Drapela T, Schmöger C & Frank T (2008b) Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology* 9:682-690.
- Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, Carney K & Swinton SM (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64:253-260.
- Zimmer CT, Köhler H & Nauen R (2014) Baseline susceptibility and insecticide resistance monitoring in European populations of *Meligethes aeneus* and *Ceutorhynchus assimilis* collected in winter oilseed rape. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 150:279-288.





ANNEXES



ANNEXE I: Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on Brassica oleracea crop herbivory.

Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on Brassica oleracea crop herbivory

Armin Bischoff a1*, Anna Pollier a, Elie Lamarre a, Orlane Salvadori a, Anne-Marie Cortesero c, Anne Le Ralec b, Yann Tricault a, Bruno Jaloux a

a Agrocampus Ouest, Centre of Angers, Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP - Mixed Research Unit 1349), 2 Rue André le Nôtre, 49045 Angers, France, anna.pollier@agrocampus-ouest.fr, lamarre.elie@gmail.com, orlanesalvadori@hotmail.fr, yann.tricault@agrocampus-ouest.fr, bruno-jaloux@agrocampus-ouest.fr

b Agrocampus Ouest, Centre of Rennes, Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP - Mixed Research Unit 1349), 65 Rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France, anne.leralec@agrocampus-ouest.fr

c University of Rennes 1, Institute of Genetics, Environment and Plant Protection (IGEPP - Mixed Research Unit 1349), 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France, anne-marie.cortesero@univ-rennes1.fr

1 Present address: University of Avignon, Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology (IMBE - Mixed Research Unit Aix-Marseille University, CNRS, IRD, University of Avignon), IUT Agroparc, BP 61207, 84911 Avignon, France, armin.bischoff@univ-avignon.fr

*Corresponding author: Armin Bischoff (use his present address¹ for correspondence)

Abstract

Semi-natural structures of agricultural landscapes are known to provide important habitat functions for natural enemies of crop herbivores. Although several functions such as resource and shelter are related to plant species, the role of the floristic composition is not well understood. Using a correlative approach, we analysed interactions between plant functional groups of spontaneous field margin vegetation and the regulation of crop herbivores. We further compared the influence of the local plant community with that of landscape structure at different scales (50-500 m). We used Brassica oleracea crop plants as phytometers planted into field margins of 48 fields and observed correlations of explanatory variables (vegetation, landscape) and response variables (herbivore and natural enemy abundance, crop damage) for two consecutive years (24 fields*year⁻¹).



We observed significant positive and negative correlations between plant functional groups and variables related to crop herbivore regulation. In general, plant cover based-models provided a better fit than diversity-based models. Entomophilous flowering plants providing nectar showed a positive correlation to ladybird abundance and aphid parasitism and a negative relationship with major crop plant damage caused by leaf-chewing invertebrates. Cover and diversity of wild Brassicaceae species were positively correlated with flea beetle damage and abundance. Most correlations with plant functional groups remained significant after fitting variables of landscape structure. The density of semi-natural habitats showed predominantly positive correlations to crop herbivore regulation, whereas the density of crops was negatively correlated. The number of significant relationships decreased from natural enemy to herbivore abundance and to plant damage.

Our results demonstrate the relative importance of field margin vegetation for crop herbivore regulation. The differential responses to plant functional groups support the idea that designing specific plant mixtures may improve biological control. Additional effects of landscape variables suggest that a combination of local and landscape-scale management is the most promising strategy to optimise this ecosystem service.

Key-words: Ecosystem service, plant-insect interactions, herbivore regulation, biological control, Brassicaceae, semi-natural habitat

1. Introduction

The biodiversity of plant and animal communities in agricultural landscapes is largely determined by the area of semi-natural habitats (Billeter et al., 2008). Many predator groups benefit from the presence of these habitats and their positive effects on natural enemies of crop herbivores are well documented (Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2013; Woltz et al., 2012, Veres et al., 2013). Variables used to describe the importance of semi-natural habitats are often area percentages of particular landscape structures or in the simplest case the total non-crop area (Thies et al., 2003; Woltz et al., 2012, Veres et al., 2013). Typically, the analyses include landscape mapping at scales from 50 m to several km using GIS tools (Thies et al. 2003; J osso et al., 2013). These studies revealed that the effect of semi-natural habitats is scale-dependent and that the scale response is species-specific (Bianchi et al., 2006; J osso et al., 2013). In spite of the great number of studies demonstrating a positive effect of semi-natural landscape structures on important predator and parasitoid groups, evidence for a corresponding negative effect on crop herbivores and their damage is still poor. Both a lower number of studies and inconsistent results are responsible for this lack of evidence (Thies et al., 2005; Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011; J osso et al., 2013). In several cases, a positive effect on natural enemies was accompanied by a positive effect on crop herbivores suggesting that semi-natural habitats may improve herbivore regulation but higher predation is compensated by direct resource provisioning for crop herbivores (Roschewitz et al., 2005; Thies et al., 2005; J osso et al., 2013)



It has been hypothesized that effects of semi-natural habitats on natural enemies of crop herbivores are mediated by plant species providing resources and shelter (Thies et al., 2003; Bianchi et al., 2006; Sivinski et al., 2011). In particular, nectar is an important resource for parasitoids and hoverflies improving predation and parasitism of crop herbivores (Wäckers, 2005; Geneau et al., 2012; Jamont et al., 2014). Non-crop vegetation of semi-natural habitats may also provide protection against agricultural disturbance (soil cultivation, insecticide treatments), hibernation sites and alternative prey (Collins et al., 2002; Franck and Reichhart, 2004; Griffith et al., 2008). However, studies analysing the role of non-crop vegetation and its plant species composition in regulating crop herbivores are even less frequent than those examining the influence of semi-natural habitats in general resulting in a substantial lack of knowledge. In contrast to habitat mapping, methodological constraints complicate detailed vegetation analyses at landscape scale. The estimation of plant species cover or abundance used in classical vegetation sampling is only possible in relatively small plots of 15 - 200 m² (Chytrý and Otypková 2003). Nevertheless, Schaffers et al. (2008) demonstrated that plant species composition at such a small scale may be a much better predictor of arthropod assemblage than landscape structure at a 500-1000 m scale.

Most available data on floristic composition effects are based on screening experiments testing the attractiveness of selected plant species under more or less artificial conditions (Frei and Manhart 1992; Sivinski et al., 2011). These studies demonstrate clear differences in the response of natural enemies to plant species. The observed differences are probably linked to differential resource provisioning by the tested plant species such as nectar quantity and quality (Wäckers, 2005; Geneau et al., 2012; Jamont et al., 2014). Experimental studies on the attractiveness of plant species are helpful to predict the biocontrol potential of plant species in the field. However, complex interactions between different plant species and invertebrates (competition, facilitation, visibility, interdependence of attractiveness, etc.) may change behavioural patterns of associated invertebrates in natural plant communities. The regulation of crop herbivores also depends on the seasonality of interactions. An efficient control of crop herbivores can only be expected if periods of plant mediated increases in natural enemy populations correspond to critical periods of crop herbivory (Welch and Harwood, 2014).

In this study, we compared plant diversity and abundance effects on crop herbivores, their damage and natural enemies in semi-natural field margins at a local scale using a correlative approach. We focussed on four plant functional groups characterised by the following traits: (1) presence of floral nectar, (2) taxonomic relatedness to crop plants (same family), (3) woody growth form including shrubs and trees, (4) the remaining herbaceous species. Nectar is a key resource for hoverflies and parasitic wasps, important natural enemies of crop herbivores (Heimpel and Jervis, 2005). Other natural enemies occasionally feed on pollen and nectar such as ladybirds (Triltsch, 1999). Taxonomic relatedness was used as a proxy for similarity in associated



herbivore species. Plant species of the same family as the target plants often represent alternative hosts for crop herbivores. Taxonomic similarity of surrounding vegetation may increase infestation by associational susceptibility (Le Guigo et al., 2012) but also reduce herbivore attack by associational resistance (White and Whitham, 2000; Le Guigo et al., 2012). Brassicaceae species chosen as the model system of our study share a large number of herbivore species with congeners due to specific similarities in defence compounds (glucosinolates: Newton et al., 2009). Depending on height and density, woody plants may represent barriers that limit migration and access of natural enemies (Josso et al., 2013). The remaining herbaceous species (no floral nectar, not host of crop herbivores, not woody) may host alternative prey of natural enemies but no specific effects on crop herbivores and natural enemies can be expected.

The effects of the local plant community were compared with those of classical landscape features at three spatial scales in order to evaluate the relative importance of both variable types. In order to focus on vegetation and landscape effects, and to reduce unexplained variation due to different agricultural practices (pesticide use, planting date, crop variety, irrigation etc.), we used standardised crop plants (phytometers) and planted them into undisturbed field margins (Thies et al., 2003). We address the following scientific questions:

1. Do plant species composition and diversity of field margin vegetation affect crop herbivore abundance, damage and regulation by natural enemies?
2. Which of the four plant functional groups are correlated with herbivore regulation?
3. What is the relative importance of non-crop vegetation and landscape features at different spatial scales in regulating crop herbivores?

2. Material and methods

2.1 Study sites and species

The study sites are located in the department Maine-et-Loire in Western France between Angers and Saumur. The area is intensively used for cereal and vegetable production. Around the selected fields (radius: 500 m), the density of semi-natural habitats varies from 1% to 72% (mean: 22%), most of which are grasslands and woodlands. Rainfall is concentrated in autumn and winter and water retention of the sandy clay soils is low resulting in frequent summer droughts and a need for regular irrigation of most vegetables.

We used broccoli plants (*Brassica oleracea Italica* cultivar group) as phytometers to analyse crop herbivory and herbivore control by natural enemies. The phytometer approach reduces unexplained variation due to differences in age and crop variety. Ten week old seedlings were obtained from a commercial supplier for organic



agriculture (no pesticide treatment). The seedlings were planted into P₁renne margins of Brassicaceae vegetable fields. The main vegetables grown in adjacent fields were *Brassica oleracea* (cabbage varieties), *Brassica rapa* (tur-nip), *Brassica napus* ssp. *rapifera* (rutabaga) and *Raphanus sativus* (radish).

In the study area these crops are frequently attacked by *Phyllotreta* sp (different flea beetle species, Coleoptera, Chrysomelidae, in particular *Phyllotreta atra*), *Plutella xylostella* (Lepidoptera, Plutellidae, diamondback moth), *Pieris rapae* and *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae, small and large white), *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera, Aphididae, cabbage aphid), *Delia radicum* (Diptera, Anthomyiidae, cabbage root fly) and several slug and snail species.

2.2 Experimental Design

In each of two study years 24 field margins of Brassicaceae vegetable fields were selected resulting in a total of 48 analysed margins. The distance between these field margins was at least 1 km to avoid an overlap at the selected mapping scale (500 m). Crop rotation did not allow us to use the same fields in different years. So the year effect may include temporal and spatial differences in environmental conditions. The broccoli seedlings were planted into > 3 m wide field margins of spontaneous P₁renne vegetation. Each field margin received ten seedlings spaced 0.5 m apart resulting in a row length of 4.5 m. A strip of 0.5 x 5 m (0.25 m around seedlings) was mown before planting to reduce competition in early stages of broccoli development. Afterwards field margin vegetation was left undisturbed until harvest. Thus, visibility of phytometers decreased during the season but plants were not overgrown until the last vegetation survey. In 2010 seedlings were transplanted as plug plants in small decomposable soil bags. In 2011, it was decided to plant seedlings into 3L pots with standard peat substrate in order to improve water retention. According to the phenology of field margin vegetation, planting dates were April (2010) and March (2011, particularly warm spring), respectively.

2.3. Vegetation Surveys and Landscape mapping

All vascular plants were recorded in plots of 3 m around the phytometer plantation resulting in a survey area of 11 m x 6 m. Such a plot size is typically used in grassland and low shrub vegetation to include all important properties (Chytrý & Otypkov⁻ 2003). In the case of narrow field margins, the area may also include the edge of the arable field, hedgerows or woodlands and riparian vegetation of water bodies (often ditches). Percentage cover of all vascular plant species was estimated twice per season in May and July. At the same time the percentage of flowering plants was estimated separately for each species. Within a radius of 25 m around the centre of the plantation, abundant plant species that did not occur in the survey area were also recorded. Species showing a higher abundance than 50 individuals or a higher cover than 4 m² at this scale were included in the vegetation sampling using the cover value at detection limit (0.1%).



Within a radius of 500 m around the plantations, landscape features were observed directly in the field and recorded using 1:10.000 topographic maps. The maps were digitized in Quantum GIS, version 1.8.0. The resolution limit for mapping and digitizing was 5 m. The area of altogether 106 structures was calculated. Additionally, hedgerows narrower than 5 m were included as a linear structure without area dimension (length per area). The digitized structures were grouped into seven categories that were ecologically relevant and sufficiently frequent: Brassicaceae crops, other herbaceous crops, woody crops (including poplar plantations), grasslands, woodlands, hedgerows and road/rail network (including margins).

2.4. Invertebrate observations and phytometer measurements

We analysed all invertebrates that occurred in at least half of the field margins. The number of cabbage aphids, flea beetles and caterpillars of lepidopteran species as the most abundant crop herbivores was counted directly on the plants. The latter group was pooled for analysis (most common species: diamondback moth, *Plutella xylostella*). The most abundant predator group observed on the plants was ladybirds (Coccinellidae) also pooled for analysis (most common species: *Coccinella septempunctata*). The second important natural enemy was the parasitoid *Diaeretiella rapae* attacking cabbage aphids. Aphid parasitism was evaluated by counting bronze-coloured mummies on the phytometer plants resulting from *Diaeretiella* feeding inside *Brevicoryne brassicae*. Cabbage root fly infestation was analysed using felt traps fixed at the base of the stems (Bligaard et al. 1999). Female flies lay their eggs between the felt layers arranged in circles and glued together. The eggs were counted and removed.

The average percentage of eaten leaf area was estimated for all damaged leaves of one plant and multiplied by the ratio of damaged and undamaged leaves to obtain an overall damage estimate. We distinguished small, round punch holes resulting from flea beetle attack and larger asymmetric holes or edge damage caused by caterpillar and gastropod feeding. The latter type of damage was the dominant one in both years but we were not able to distinguish caterpillar and gastropod feeding. Thus, we decided to apply the molluscicide Ferramol (ferric phosphate, Neudorff GmbH KG) in 2011 in order to focus on caterpillar damage. Gastropod damage is particularly high in the field margin but less important for crop plants in the field and therefore less relevant for agricultural practice (Frank 1998). In order to relate invertebrate abundance to plant size, the height of the plants and the length of the longest leaf were measured and the number of leaves was counted. All observations and measurements were conducted every 3 weeks between April and July. For our analysis, we only used the observations close to the dates of the vegetation surveys.



2.4. Data analysis

The database bioflor (Klotz et al., 2002) was used to identify plant species producing floral nectar. We assumed that flowering entomophilous plants (i.e. pollinated by insects) provide nectar to attract pollinators including several natural enemy groups. However, entomophilous species not flowering at the survey date were assigned to the category other herbaceous species. Depending on phenology, plant species may change categories between surveys. The total cover of a species was multiplied by the percentage of flowering individuals to obtain the cover of flowering plants. The landscape analysis around the field margins was separately performed for sectors of 50, 200 and 500 m around the phytometer plots using Quantum GIS 1.8.0 and R 2.1.5.3. Except for cabbage fly infestation that was standardised using felt traps, herbivore and thus natural enemy abundances depend on plant size. Since we were not interested in size-mediated effects, invertebrate abundances were corrected for a size proxy (division by cumulative leaf length: leaf length x leaf number).

A Detrended Correspondence Analysis (DCA) was used to evaluate differences in plant species composition using Canoco 4.5 (Ter Braak and Šmilauer, 2002). The DCA gradient length is an indicator of differentiation among field margins fitted as sites to the model.

The number of replicate fields (24 x 2 years) does not allow testing all explanatory variables in the same model. Since we were predominantly interested in correlation between plant traits and crop herbivore regulation we first ran a model including all envisaged plant trait variables. We used generalised linear models (GLM) to test species number (diversity) and cover of entomophilous flowering plants, Brassicaceae, woody plants and remaining herbaceous species as explanatory variables. Year was included as a blocking factor pooling unexplained variation that may result from temporal and spatial (different sites) differences between years, but also from changes in the experimental protocol (substrate, date, molluscicide). To avoid over-parameterisation and collinearity problems (diversity and cover within groups are highly correlated), two different models were run for diversity and cover of the four groups. A stepwise backward procedure (StepAIC in R, version 2.1.5.3) was applied to identify the model with the lowest AIC (Akaike's Information Criterion). This model was used to calculate the significance of explanatory variables. Percentage data (plant damage) were $\arcsin[\sqrt{x/100}]$ -transformed to improve normality and fitted to GLM assuming normal distribution (identity link function). Count data with a Poisson error structure were analysed using a log-link function. If Poisson models exhibited overdispersion count data were modelled with a negative binomial distribution and log link function. Mummy abundance was corrected for aphid number at the previous observation date (3 weeks before) taking into account the development time of the parasitoid larvae. The residuals of mummy abundance regressed on aphid abundance were used as a response variable in the GLM. Several herbivores and natural enemies showed a high number of zero-values in 2010 but were frequent in 2011. To avoid zero-inflation, these response variables were only analysed for 2011 data.



In a second step, we fitted the seven landscape variables (see 2.3) to the vegetation models with the lowest AIC in order to compare the effect of floristic composition and landscape structure effects. Using the same error distributions and link functions as in the vegetation models, GLM were calculated separately for the different distance sections (50m, 200m, 500m). Again the model with the lowest AIC was used to test the significance of explanatory variables. Bonferroni correction was applied to explanatory variables used in both the reduced model focussing on plant functional groups and in the full model including landscape variables.

3. Results

3.1 Floristic composition effects

Altogether 311 vascular plant species were found in the vegetation surveys, with an average of 34 species per field margin plot. The DCA gradient length was 6.3 standard deviation units indicating large differences in plant species composition among analysed field margins and high beta diversity (Fig. 1). Field margins with riparian vegetation and with woods or hedge-rows occur on the opposite sides of this gradient. Other herbaceous habitats such as grasslands or more ruderal field margins represent the central parts of the DCA plot.

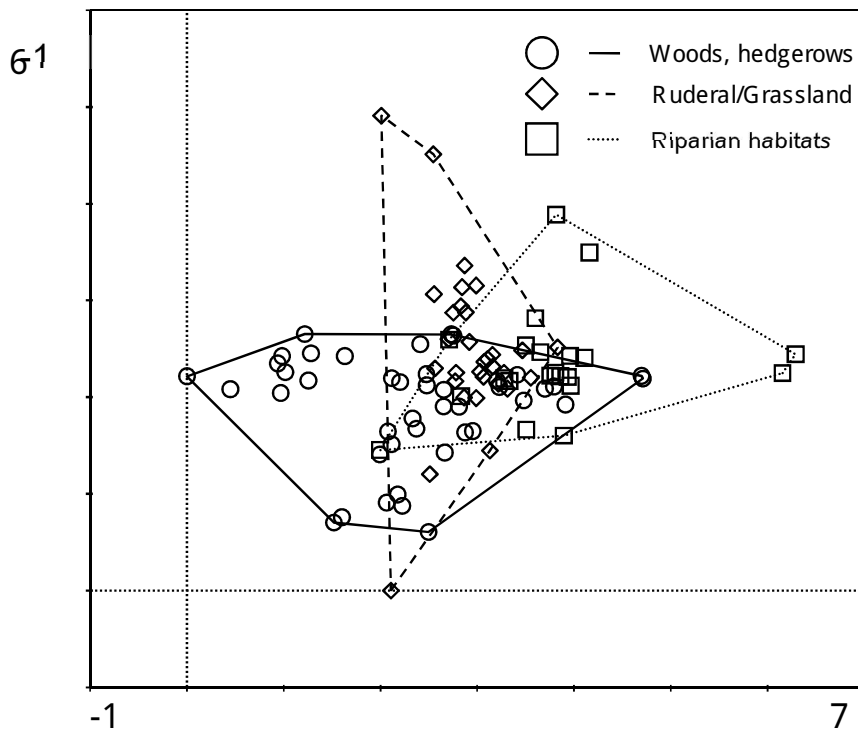


Fig. 1: Detrended Correspondence Analysis (DCA) based on plant species composition of 48 field margins. Envelopes are indicating the limits of three major habitat types representing the opposite ends of the environmental gradient



On average, 1.49 aphids, 1.75 caterpillars, 0.73 flea beetles and 0.12 ladybirds were found on the phytometer plants at the observation dates included in the analyses (per meter leaf length, mean leaf length per plant: 0.81m). The mean cabbage fly infestation was 1.35 eggs/ phytometer. Major plant damage (14%) was caused by leaf chewing caterpillars and molluscs compared to 2% defoliation by flea beetles. The low reduction of major leaf damage in 2011 (molluscicide use) compared to 2010 (no molluscicides) suggests that in both years most damage resulted from caterpillar damage. The analyses of floristic composition effects on crop herbivores and natural enemies revealed a better fit for cover-based than for diversity based models indicating that the quantity of the four tested groups is more important than the number of different species within groups. Only leaf damage (caterpillars/molluscs, May), cabbage fly infestation (May) and flea beetle abundance (July) showed a better fit in the diversity models.

The comparison of plant species groups showed that entomophilous flowering plants contributed most to the control of crop herbivores. Positive correlations with ladybird abundance and aphid parasitism were observed, but negative correlations with major leaf damage (predominantly caterpillars) (Table 1). A univariate linear analysis illustrates the differences between the influence of entomophilous flowering species and other plants on the latter response variable. The diversity of entomophilous species was negatively correlated with major leaf damage, whereas the diversity of non-entomophilous plants (including woody species, Brassicaceae, other non-flowering and/or non-entomophilous herbaceous plants) did not show any correlation (Fig. 2).

Table 1: Effect of plant species composition on crop plant damage, herbivore abundance and predation/parasitism. Abundance data are corrected for plant size. A Akaike Information Criterion (AIC) was used to compare the fit of diversity and cover-based models in a stepwise backward procedure. For the best model (lowest AIC), estimates and significance levels of explanatory variables are presented. -: not retained by step AIC, + $p < 0.1$ * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns: not significant

a) May

	Damage caterpillars/ gastropods	Damage flea beetles	Abundance cabbage flies	Abundance aphids
AIC Diversity	-28.56	-51.38	221.26	-274.77
AIC Cover	-23.51	-51.58	223.78	-278.59
Brassicaceae	-	ns	-	-
Entomophilous	-0.019**	-	-	0.001*
Woody	-	-	-	-
Other species	-	-	0.088*	-
Year	-	0.094*	3.678***	-



b) July

	Damage caterpillars/gastropods	Damage flea beetles	Abundance cabbage flies (only 2011)	Abundance caterpillars	Abundance flea beetles	Abundance ladybirds (only 2011)	Parasitism aphids (only 2011)
AIC Diversity	5.20	42.80	184.61	238.97	220.65	63.23	-92.41
AIC Cover	2.65	39.69	183.56	229.34	234.26	58.75	-99.03
Brassicaceae	-	0.038 ⁺	ns	-	1.318 ^{***}	-	-
Entomophilous	-	-	-	-	-	0.096 ^{**}	0.00146 ^{**}
Woody	0.0044 ^{**}	-	-	-	-	-	ns
Other species	-	-	0.037 ⁺	ns	0.130 ^{**}	0.075 ^{**}	ns
Year	-0.1503 ⁺	-	-	3.374 ^{***}	-	-	-

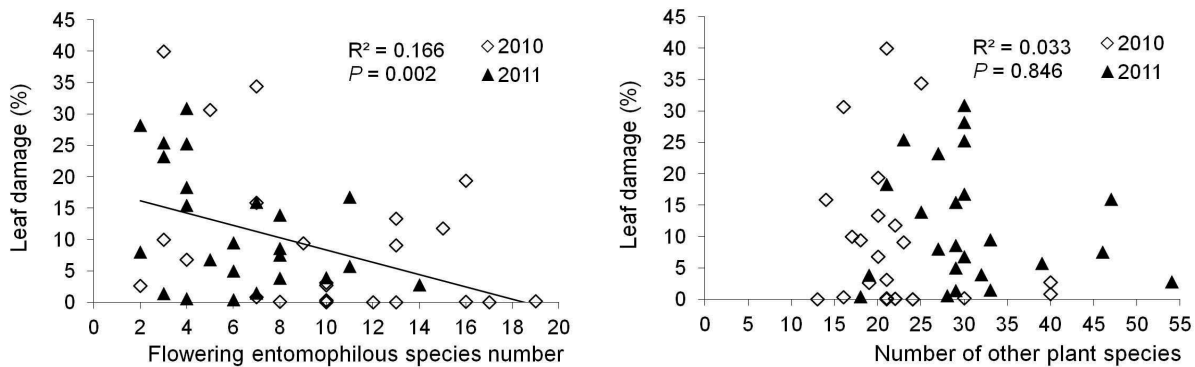


Fig. 2: Relation between major leaf damage (gastropods, caterpillars) and a) diversity of flowering entomophilous plant species and b) remaining species (non-entomophilous and/or non-flowering), values back-transformed

Wild Brassicaceae species had a predominantly negative influence on herbivore regulation. Their cover and diversity were positively correlated to flea beetle damage and abundance, respectively. The other tested invertebrate groups did not show any correlation with this plant group. However, diversity (1 species per survey) and cover (0.6%) were low compared with the three other plant groups. Woody species showed only one significant relationship, a positive correlation with major leaf damage at July survey suggesting a small contribution to regulation. Remaining species (herbaceous, non-entomophilous) were positively correlated with both crop herbivores (cabbage fly infestation at both dates, beetle abundance) and enemies (ladybird abundance) but a negative contribution to herbivore regulation prevails.

Relationships between plant species composition and invertebrate abundances showed seasonal variations. The negative correlation of mollusc and caterpillar damage with entomophilous species diversity at the May survey disappeared in July and instead a positive correlation to woody species occurred. The positive correlation between Brassicaceae cover and flea beetle damage was only observed in July.



3.2 Combined landscape and floristic composition effects

In general, significant explanatory variables of the plant species composition models remained significant when additionally fitting landscape variables (Tab 2). This is particularly the case for the positive effects of entomophilous flowering species on the regulation of crop herbivores, such as the negative correlation with major leaf damage in May and the positive relation to ladybird abundance and aphid parasitism in July. As an exception, the positive correlation between non-entomophilous herbaceous species and cabbage fly abundance disappeared (both dates).

Table 2: Combined effects of local plant species composition and structure of surrounding landscapes on crop plant damage, herbivore abundance and predation/parasitism. Landscape variables were fitted to the best species composition model identified above (Table 1). Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the landscape scale providing the best model fit in a stepwise backward procedure. For this scale, estimates and significance level of explanatory variables are presented. -: not retained by step AIC, + $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns: not significant

a) May

	Damage caterpillars/gastropods	Damage flea beetles	Abundance cabbage flies	Abundance aphids
AIC 50 m	-31.41	-53.77	214.75	-279.51
AIC 200 m	-33.23	-51.71	220.33	-280.40
AIC 500 m	-31.91	-52.05	215.61	-278.59
Brassicaceae	-	Cover 0.027*	-	-
Entomophilous	Diversity -0.019**	-	-	Cover 0.0005*
Woodlands	-	ns	-	-
Hedgerows	-	-0.062 ⁺	0.681*	-
Grasslands	-	-	-	0.0002 ⁺
Roads	-	-	-	-
Brassica crops	-	-	-	-
Woody crops	-	-	-	-
Other crops	-	-	0.033**	-
Year	-	0.119**	3.838***	-



b) July

	Damage caterpillars/gastropods	Damage flea beetles	Abundance cabbage flies (only 2011)	Abundance caterpillars	Abundance flea beetles	Abundance ladybirds (only 2011)	Parasitism aphids (only 2011)
AIC 50 m	-10.24	35.96	256.45	229.34	213.46	45.12	-102.8
AIC 200 m	-5.66	36.92	178.63	226.95	211.80	54.77	-109.6
AIC 500 m	-2.65	32.72	227.88	226.14	224.03	41.82	-104.3
Brassicaceae	-	-	-	-	Diversity 1.435***	-	-
Entomophilous	-	-	-	-	-	Cover 0.337*	Cover 0.002**
Woody	Cover 0.004*	-	-	-	-	-	-
Other species	-	-	-	-	Diversity 0.144***	Cover 0.131*	Cover 0.001*
Woodlands	-	ns	-0.069**	-0.077**	-	0.069*	-
Hedgerows	-	-	2.014*	-	-1.592*	-	-0.048*
Grasslands	0.005**	-	-	-0.161***	-	-	-
Roads	ns	-	-0.321*	-	0.263*	0.323*	0.009***
Brassica crops	-	-	0.045 ⁺	-	-	-	-0.001 ⁺
Woody crops	-	-	-	-0.128**	-	-0.694**	-
Other crops	-	0.008*	-0.058***	-0.066**	-	ns	-
Year	-0.129 ⁺	-0.234 ⁺	-	-3.185***	-	-	-

The spatial scale providing the best model fit was different among response variables. In four variables each, the 50 m and the 200 m scale gave the best fit and in three variables, it was the 500 m scale. However, a part of small-scale variation may already be explained by small scale vegetation data fitted to the models. Semi-natural habitats had a positive effect on control in the majority of response variables (positive correlation with natural enemies, negative with herbivore abundance and damage, Tab. 2, Fig. 3). In particular, the presence of woodlands was positively correlated with control (ladybird abundance, cabbage fly eggs, caterpillar number). However, there are several important exceptions. At both dates the density of hedgerows increased cabbage fly egg number. Major leaf damage and aphid abundance (marginally significant) were positively correlated with the proportion of grassland in the surroundings. The road and farm track system was included in the semi-natural habitats because they were often accompanied by strips of semi-natural herbaceous vegetation that were smaller than our mapping threshold (5 m). The influence was positive on ladybird abundance and aphid parasitism and negative on cabbage fly infestation.

Over all response variables, the proportion of arable land is negatively correlated with regulation of crop herbivores. Higher flea beetle damage, lower ladybird abundance and lower aphid parasitism were observed. The effect on herbivore abundance is less clear. Cabbage fly abundance showed a positive relationship with percentage of arable land (other crops, predominantly cereals) in May but a negative relationship in July. Caterpillar abundance decreased with increasing proportion of woody crops and other arable land. The influence of Brassicaceae crop proportion was relatively low (marginally significant for cabbage fly infestation and aphid parasitism).



Landscape variables had a stronger influence on natural enemies of crop herbivores (43% of relations significant) than on herbivore damage (10% significant) with an intermediate position of herbivore abundance (38% significant).

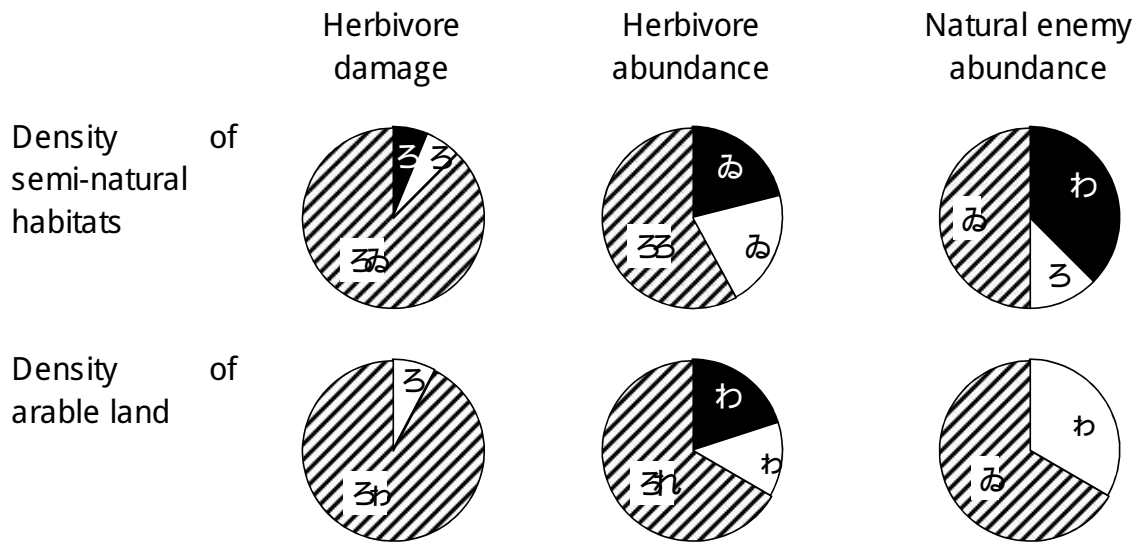


Fig. 3: Summary of landscape effects. Numbers of each of the following relationships are indicated: black: positive effects (negative correlations with herbivore abundance and damage, positive correlations with natural enemy abundance), white: negative effects (opposite correlations), hatched: non-significant relations. Semi-natural habitats comprise grasslands, woodlands, hedgerows and roads/farm tracks. Arable land comprises all crops including orchards, vineyards and poplar stands

4. Discussion

4.1 The role of field margin vegetation in regulating crop herbivory

The analysed field margin vegetation showed a high plant diversity and a great variation in species composition among analysed fields. Although situated outside the usually cultivated part of the fields, the high diversity can be explained by the ecotone character combining species of arable fields and natural or semi-natural vegetation (Dutoit et al., 2007). Some of the species may even be limited to such ecotones underlining the importance of non-crop habitats in maintaining plant diversity of agricultural landscapes (Billeter et al., 2008). Since adjacent habitats were very different, the species composition was heterogeneous with woodland and wetland vegetation representing the extremes of the observed gradient. The large gradient facilitated the detection of potential vegetation effects on crop herbivores and natural enemy groups.

The diversity and cover of the selected plant functional groups affected the abundance of several analysed invertebrate groups and crop herbivore damage. These findings confirm the results of Schaffers et al. (2008) demonstrating the importance of the local plant community as a predictor of arthropod communities. Although representing only 10% of the total plant cover, the abundance and diversity of flowering entomophilous



plant species were correlated with four of the eleven measured insect abundance and plant damage variables suggesting a high influence on the regulation of crop herbivores. Two natural enemies of crop herbivores, aphid parasitoids (measured as parasitism rate) and ladybirds were positively correlated with the cover of this plant species group. Although the adult period of parasitoids is relatively short recent studies have shown that nectar provisioning increases longevity and parasitism rates in lab experiments (Geneau et al., 2012; Jamont et al., 2013) and under controlled field conditions (monospecific patches of nectar providing plants, Jamont et al., 2014). The present study confirms these results in a semi-natural plant community context increasing complexity of trophic interactions. European ladybirds are usually thought to be predator species but gut content analyses and observational studies have shown that they also consume pollen and nectar (Triltsch, 1999) which may be important for population fitness (Ricci et al., 2005). However, it is also possible that ladybirds benefit indirectly because aphids as a major prey are often concentrated on flower stalks of entomophilous plants (Bischoff and Trémulot, 2011).

The observed negative correlation between the diversity of entomophilous flowering plants and major plant damage predominantly caused by leaf-chewing caterpillars is the most striking result suggesting a better control of crop herbivores in proximity of nectar providing plants. It shows that diversity and density of nectar producing plants may strongly contribute to a reduction of crop damage. The observed natural enemy groups do not attack caterpillars. So we cannot precisely analyse the mechanisms. However, the effect is likely mediated by predators and parasitoids depending on floral resources. Caterpillars and eggs of the major lepidopteran species feeding on cabbage (*Plutella xylostella*, *Mamestra brassicae*, *Pieris rapa* and *P. brassicae*) are attacked by the parasitoid species *Trichogramma* sp., *Cotesia* sp. and *Microplitis mediator* depending on nectar during the adult stage of their life-cycle (Johansen, 1997; Herrick et al., 2008; Piffner et al., 2009). Lacewing larvae feed on lepidopteran eggs whereas adults consume nectar and pollen (Johansen, 1997). Interestingly, the plant diversity-based model provided a better fit than the cover-based model. The result suggests that the regulation of leaf-chewing invertebrates is based on different natural enemy species with different resource requirements. Flower visiting insect species show clear plant species preferences depending on flower morphology or nectar quality (Heimpel and Jeris, 2005; Stang et al., 2006). An increase in the diversity of such traits will thus also increase the diversity of flower-visiting natural enemies of crop herbivores (Campbell et al., 2012) potentially improving their biological control.

Cover and diversity of wild Brassicaceae species were positively correlated with flea beetle damage and abundance respectively. The result supports the associational susceptibility hypothesis predicting an increase of herbivory close to taxonomically related plant species rather than the alternative associational resistance hypothesis (Le Guigo et al., 2012; White and Whitham, 2000). The two flea beetles, *Phyllotreta atra* and *nemorum*, found on the phytometers are specialists of several Brassicaceae species (Nielsen, 1977). In our study, the surrounding wild Brassicaceae species may



have attracted the flea beetles switching afterwards to the crop plants. Such direct effects of taxonomically related field margin vegetation on crop herbivores may counterbalance potential positive effects on natural enemies mediated by provisioning of alternative prey (Bianchi et al., 2006, Griffith et al., 2008).

Several positive correlations occurred between remaining herbaceous species and insect abundances. Natural enemies depend on the presence of alternative prey if the density of crop herbivores is too low and such prey may be provided by non-crop vegetation hosting other herbivore species (Bianchi et al., 2006; Griffith et al., 2008). However, positive correlations also included crop herbivores such as cabbage flies and flea beetles that only feed on Brassicaceae species. Indirect effects such as a more favourable microclimate or shelter against predation, may be responsible for an increase in herbivore abundance with higher cover or diversity of this heterogeneous plant functional group.

Seasonal variations in plant species composition, in particular in flowering plants but also changes in herbivore and natural enemy communities complicate general conclusions on vegetation effects and an identification of traits that may improve control services. In our study, most of the significant correlations were only observed at one of the two observation dates. Several herbivores occur for a relatively short period and/or show several characteristic abundance peaks (aphids, cabbage flies: Hassan et al., 2013; J osso et al., 2013). Strong seasonal variations are also known for natural enemies such as hoverflies and ground beetles (Collins et al., 2002; Raymond et al., 2012) affecting herbivory. Synchrony of plant phenology determining resource availability for natural enemies and life cycles of both crop herbivores and natural enemies is crucial to improve control service (Welch and Harwood, 2014).

4.2 Comparison of vegetation and landscape effects

Most of the plant functional group effects on crop herbivory and natural enemies remained significant in statistical models additionally fitting classical landscape variables at spatial scales of 50 m to 500 m. The results support the study of Schaffers et al. (2008) showing that small-scale plant species composition is a better predictor of arthropod assemblages than large-scale landscape structure. In particular, the positive correlations between flowering entomophilous plants and regulation of crop herbivores (major leaf damage, ladybird abundance, aphid parasitism) are also significant in the combined models. The finding highlights the importance of adjacent nectar and pollen resources for natural enemies discussed in the previous section. Positive correlations between cabbage root fly infestation and plant traits disappeared when fitting landscape variables to the model. The results suggest that the relation to the surrounding vegetation is not that strong and may be explained by correlations between vegetation traits and landscape variables that are finally the cause of variation in cabbage root fly abundance. Cabbage root flies benefitted for instance from the abundance of hedgerows in the surroundings confirming the results of Valantin-Morison et al. (2007) and J osso et al. (2013). Hedgerows provide resources and shelter



for these crop herbivores and their natural enemies but predation and parasitism are not strong enough to compensate for the direct positive effect on root flies (J osso et al., 2013). Changes in relationships between plant traits and crop herbivore regulation may also be the result of interactions with the surrounding landscape. J onsson et al. (2015) found that floral resources had a positive effect on the control of aphids and diamondback moth in simple but not in complex landscapes.

Despite the persistence of significant plant functional group effects or correlations, fitting of landscape variables improved our models significantly. In general, the presence of semi-natural habitats had an additional positive influence on the regulation of crop herbivores. Several natural enemies do not specifically depend on plant species composition such as ground or rove beetles and spiders. The density of semi-natural habitats in the surrounding landscape is still important for these predator groups because they are providing shelter from disturbance by cropping (cultivation, treatments), important overwintering sites and ecological corridors facilitating migration (Collins et al., 2002; Griffith et al., 2008). Shelter and corridor functions can also be assumed for margin habitats accompanying roads and farm tracks. In intensively used agricultural landscapes, they often represent a considerable part of total semi-natural habitat area (Redon et al., 2015). Since our mapping method did not allow to separate narrow margin strips (< 5 m· tres) from the associated road and track system, these accompanying semi-natural habitats probably explain the positive effects on the regulation of crop herbivores.

The three variables of crop density in the surrounding landscape (woody, Brassicaceae, other) had a predominantly negative influence on crop herbivore regulation. In particular, the abundance of natural enemies was lower in crop-dominated than in diverse landscapes including a higher proportion of semi-natural habitats whereas crop herbivore densities showed also opposite relations. The density of Brassicaceae crops representing alternative food did not show stronger relations to crop herbivore abundances than the two other crop groups. So, there was no clear evidence for a specific attraction of herbivores by higher densities of crop Brassicaceae confirming the view that negative relations between herbivore regulation and crop density are finally the result of a corresponding lower density of semi-natural habitat density. S imi-lar results were obtained by J osso et al. (2013) for cabbage fly regulation showing a stronger influence of cereal crop than of Brassicaceae crop density.

The relations between landscape features and invertebrate abundance depend on the spatial scale at which interactions are analysed (Bianchi et al., 2006; Ricci et al., 2009). In our study, no clear pattern occurred suggesting that spatial scales at which analysed organisms operate are species-specific. This seems to be obvious for natural enemies of different mobility (Bianchi et al., 2006) but may also be the case for crop herbivores attacked by these enemies and directly affected by landscape structure (J osso et al., 2013).



Landscape effects were generally smaller on crop herbivores and their damage than on the tested natural enemy groups. The results show that a positive influence of semi-natural habitats often reported for different natural enemy groups does not necessarily result in a better control of crop herbivores. A higher predation or parasitism may be compensated by positive direct effects of these habitats on herbivores (Thies et al., 2005; Bianchi et al., 2006; Champlin-Kramer et al., 2011; Josso et al., 2013).

4.3 Conclusions and Implications

Our study demonstrated that the local plant community affect the regulation of crop herbivores. Nectar-providing species increased the abundance of the observed natural enemy groups and reduced the predominant damage caused by leaf chewing invertebrates. In most cases, the cover of entomophilous flowering plants provided the best model fit but for several important response variables, their diversity was a better predictor of regulation. Plant diversity seems to increase natural enemy diversity (Campbell et al., 2012) improving control success. However, not all interactions between plant cover or diversity and crop herbivore regulation were positive. In particular, the presence of plant species that share herbivores with crops such as wild Brassicaceae closely related to Brassica crops may increase infestation via associational susceptibility (Le Guigo et al., 2012). The detection of significant positive and negative correlations with herbivore regulation supports the idea that designing specific plant mixtures has the potential to improve biological control compared with spontaneously occurring plant communities. Such mixtures have already been developed based on monoculture tests and expert knowledge (Frei and Manhart, 1992; Bischoff et al., 2010; Haaland et al., 2011). However, there is a need for further research on regulatory potential of plants sown in mixtures and/or in natural plant communities. It has also to be tested at which distances plant communities significantly affect crop herbivore regulation. Our study represents a first approach to identify plant functional groups that influence herbivory on very close crop plants. This information is crucial for the selection of plant species in habitat creation (wildflower strips) but also for the evaluation of existing, spontaneously grown field margins. However, movements of natural enemies are costly and a high resource provisioning in field margins may prevent them from searching inside the crop fields (Heimpel & Jervis, 2005, Wanner et al., 2006). So vegetation effects strongly decrease with distance from the field margin (Collins et al., 2002; Bianchi et al., 2006). Finally, studies have to be repeated for different crops in order to evaluate the generality of plant functional group effects. Interactions with taxonomically related plant species are probably crop-specific since many Brassica crop herbivores and several natural enemies are specialists or show a high preference for particular host groups (LeGuigo et al., 2011; Josso et al., 2013).

The robustness of plant functional group effects in models with and without fitting landscape features confirm the importance of local plant communities in regulating crop herbivores. Nevertheless, the detection of additional effects of landscape variables suggests that an integration of measures acting on both adjacent plant



communities (such as wildflower strips) and landscape scale (increase of semi-natural habitats) is the most promising strategy to improve biocontrol.

Acknowledgements

This study was funded by the French Federal States (Régions) Bretagne and Pays de la Loire (project PBI-Pays) and by the Scientific Network GIS-PICleg (project Brassinse). We thank Julia Saulais for coordination of field protocols applied in different workpackages of the projects and Isabelle Besse for assistance in preparing phytometer plants and vegetation surveys.

References

- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology* 15, 24-33.
- Bianchi, F., Booij, C.J.H., Tschamntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1715-1727.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmitt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45, 141-150.
- Bischoff, A., Steinger, T., Møller-Schærer, H., 2010. The effect of plant provenance and intra-specific diversity on the fitness of four plant species used in ecological restoration. *Restoration Ecology* 18, 338-348.
- Bischoff, A., Trnka, S., 2011. Genetic differentiation and adaptation in *Brassica nigra* populations: interactions with related herbivores. *Oecologia* 165, 971-981.
- Bligaard, J., Meadow, R., Nielsen, O., Percy-Smith, A., 1999. Evaluation of felt traps to estimate egg numbers of cabbage root fly, *Delia radicum*, and turnip root fly, *Delia floralis* in commercial crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90, 141-148.
- Campbell, A.J., Biesmeijer, J.C., Varma, V., Wäckers, F.L., 2012. Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic and Applied Ecology* 13, 363-370.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14, 922-932.



Chytrý M., Otápková Z., 2003. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14, 563-570.

Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002 Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93, 337-350.

Dutoit, T., Buisson, E., Gerbaud, E., Roche, P., Taton, T., 2007. The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica* 31, 127-136.

Frank, T., 1998. Slug damage and numbers of the slug pests, *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum*, in oilseed rape grown beside sown wildflower strips. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 67, 67-78.

Frank, T., Reichhart, B., 2004. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bulletin of Entomological Research* 94, 209-217.

Frei, G., Manhart, C., 1992. Beneficial and pest arthropods in artificial weed strips in wheat fields. *Agrarökologie* 4, 1-140.

Grahn, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Daniel, C., Balmer, O., 2012. Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic and Applied Ecology* 13, 85-93.

Griffiths, J.G.K., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control* 45, 200-209.

Haaland, C., Naisbit, R.E. & Bersier, L.-F. (2011) Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 60-80.

Heimpel, G. E., Jervis, M.A., 2005. Does floral nectar improve biological control by parasitoids? in: Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds.), *Plant-provided food for carnivorous insects: A protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 267-304.

Herrick, N.J., Reitz, S.R., Carpenter, J.E., O'Brien, C.W., 2008. Predation by *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) larvae parasitized by *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) and its impact on cabbage. *Biological Control* 45, 386-395.

Jamont, M., Crépellière, S., Jaloux, B., 2013. Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control*, 65, 271-277.

Jamont, M., Dubois-Pot, C., Jaloux, B., 2014. Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15, 151-160.

Johansen, N.S., 1997. Mortality of eggs, larvae and pupae and larval dispersal of the cabbage



moth, *Mamestra brassicae*, in white cabbage in south-eastern Norway. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83, 347-360.

Jonsson, M., Straub, C.S., Didham, R.K., Buckley, H.L., Case, B.S., Hale, R.J., Gratton, C., Wratten, S.D., 2015 Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology* 52, 1274-1282.

Josso, C., Le Ralec, A., Raymond, L., Saulais, J., Baudry, J., Poinso, D., Cortesero, A.M., 2013. Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Landscape Ecology* 28, 1697-1715.

Klotz, S., Kuhn, I., Durka, W., 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38, 1-334.

Lee, J.C., Heimpel, G.E., 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *Journal of Animal Ecology* 77, 565-572.

Le Guigo, P., Qu, Y., Le Corff, J., 2011. Plant-mediated effects on a toxin-sequestering aphid and its endoparasitoid. *Basic and Applied Ecology* 12, 72-79.

Le Guigo, P., Rolier, A., Le Corff, J., 2012. Plant neighborhood influences colonization of Brassicaceae by specialist and generalist aphids. *Oecologia* 169, 753-761.

Newton, E.L., Bullock, J.M., Hodgson, D.J., 2009. Glucosinolate polymorphism in wild cabbage (*Brassica oleracea*). *Oecologia* 160, 63-76.

Nielsen, J.K., 1997. Host plant relationships of *Phyllotreta nemorum* (Coleoptera Chrysomelidae). 1. Field studies. *Journal of Applied Entomology*, 84, 396-407.

Pfiffner, L., Luka, H., Schlatter, C., Juen, A., Traugott, M., 2009. Impact of wildflower strips on biological control of cabbage lepidopterans. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129, 310-314.

Raymond, R., Sarthou, J.-P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladeta, S., Vialatte, A., 2014. Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 185, 99-105.

Redon, L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbiriou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Acta Oecologica*, 62, 58-65.

Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B., Lavigne, C., 2009. The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24, 337-349.

Ricci, C., Ponti, L., Pires, A., 2005. Migratory flight and pre-diapause feeding of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) adults in agricultural and mountain ecosystems of Central Italy. *European Journal of Entomology* 102, 531-538.




- Roschewitz, I., Hæcker, M., Tschardtke, T., Thies, C., 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 108, 218-227.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sykora, K.V., Ter Braak, C.J.F., 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89, 782-794.
- Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Al Dobai, S., Sivinski, R., 2011. Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biological Control* 58, 208-214.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L., van der Meijden, E., 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112, 111-121.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. *CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide version 4.5*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2003. Effect of landscape context on herbivory parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.
- Thies, C., Roschewitz, I., Tschardtke, T., 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272, 203-210.
- Triltsch, H., 1999. Food remains in the guts of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults and larvae. *European Journal of Entomology* 96, 355-364.
- Valantin-Morison, M., Meynard, J.-M., Dore, T., 2007. Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Crop Protection* 26, 1108-1120.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 110-117.
- Wäckers, F.L., 2005. Suitability of (extra-) floral nectar, pollen and honeydew as insect food sources, in: Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17-74.
- Wanner, H., Gu, H., Hattendorf, B., Gæntner, D., Dorn, S., 2006. Using the stable isotope marker ^{44}Ca to study dispersal and host-foraging activity in parasitoids: Stable isotope marking of parasitoids. *Journal of Applied Ecology* 43, 1031-1039.
- Welch, K.D., Harwood, J.D., 2014. Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control* 75, 18-27.
- White, J.A., Whitham, T.G., 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81, 1795-1803.




Woltz, J.M., Isaacs, R., Landis D.A., 2012. Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 152, 40-49.




ANNEXE II : Présentation de la thèse




Anna Pollier



Co Funding
Peerless project (ANR)
Chaire AEI



2013-2016






UMR IGEPP
Institute for Genetics,
Environment and Plant
Protection
Inra - Agrocampus Ouest –
University of Rennes 1

Team name
Ecology and Genetics of
Insects


PhD supervisors
Pr. Manuel Plantegenest
Pr. Gerhard Buck-Sorlin
Dr. Yann Triault
Pr. Armin Bischoff

Partners
UMR 1347 Agroecology
UMR211 - Agronomy
INRA UR546 Biostatistics and
Spatial Processes
INRA UMR 210 Public Economics
INRA UR 1115 Plants and cropping
Systems in Horticulture

Keywords
Ecosystem services,
Plant-insect interactions,
Natural enemies,
Crop pests,
Wheat, Oilseed rape,
Field margins vegetation,
Plant traits
Landscape structure,
Agricultural practices.

Interactions between the vegetation of semi-natural habitats, land management and biological control of crop pests – optimization of the wildflower strip approach.



Socio-economic context

The intensification of agricultural land use has led to soil and water pollution, impairment of human health, pest resistance to pesticides, destruction of semi-natural habitats in agricultural landscapes and a loss of biodiversity-based ecosystem services. The loss of regulation functions has to be compensated by higher pesticide use increasing productions costs, environmental damage and human health risks. Future agroecosystem management needs to consider and restore functional biodiversity in order to avoid negative environmental impact and related costs for the human society.

Scientific context

A better understanding of natural pest control mechanisms is required to reduce pesticide use in crop production. At field scale, pest regulation results from predation by natural enemies (parasitoids and predators) and varies with land use (agricultural practices) and the structure of surrounding landscapes. Semi-natural habitats such as field margins may provide physical (shelters) and floristic nutritional resources (nectar, pollen) for important predator groups. Thus, the floristic composition of field margins may influence pest-predator interactions and contributes to pest regulation.

Objectives

This PhD thesis analyze the relationships between the floristic composition of field margin vegetation and the regulation of major pests in oilseed rape and wheat crops. It aims to identify plant species and plant functional traits that may improve this ecosystem service. In a correlative approach, crop herbivore regulation is related to field margin vegetation, landscape structure and cultural practices. This study is based on botanical surveys in fields margins and entomological field surveys at different distances from these margins. In a more controlled approach, the level of pest regulation is compared for three types of field margin strips: wildflower strips, grass strips, and natural vegetation. The main research questions of the PhD work are: i) What are the relative contributions of field margin vegetation, landscape structure and cultural practices to biological control? ii) Which plants species provide significant resources for natural enemies of crop pests and may improve pest control? iii) Can sown wildflower strips contribute to a better pest control? iv) Is the regulation service related to plant functional traits or does it rather depend on species identity?

Results

We found a clear positive effect of flowering entomophilous plants in the field margin on the control of crop herbivores suggesting that the presence of related resources (nectar, pollen) improves the activity of natural enemies hence the ecosystem service of pest regulation.

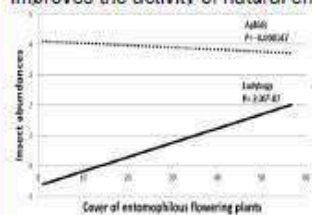


Figure 1: The influence of flowering entomophilous plants on aphid and ladybugs abundances in oilseed rape fields using parameter estimates from Generalized Linear Models.

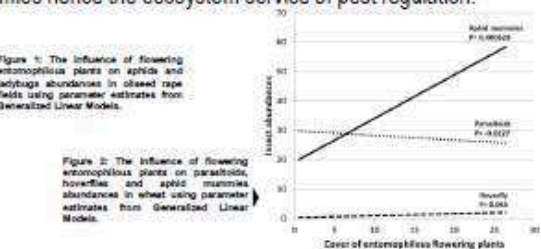





Figure 2: The influence of flowering entomophilous plants on parasitoids, hoverflies and aphid mummies abundances in wheat using parameter estimates from Generalized Linear Models.

Perspectives

At the final stage of this PhD work, a conceptual model of pest regulation will be set up by integrating the high number of variables (insect field observations, landscape structure, agricultural practices and field margins vegetation). In addition, a last experiment is currently (2016) set up to specifically analyze the importance of plant traits for the control of crop pest insects.



ANNEXE III : Enquêtes agronomiques et économiques

Equipe:

Enquêteur :

Date

Exploitation :

Exploitation : caractéristiques générales

Nom de l'exploitant

Adresse

E-mail

Téléphone

Numéro SIREN/SIRET

Forme juridique : (individuelle ; GAEC ; EARL ; Autre société civile-SCEA ; SA ou SARL ou EURL) :

Nombre d'associés :

MO familiale :

Salarié permanent :

Salarié Temporaire

Rémunération sal. (charges patronales comprises) (B/h) :

SAU Exploitation (ha):

Agriculture bio (o/n) :

date de conversion :

Autres (DEPHY, MAEü)



Détermination du type d'exploitation

Culture	Surface : Assolement 2014 (ha)
Blé tendre	
Blé dur	
Mais grain	
Orge	
Pommes de terre	
Betteraves sucrières	
Protéagineux	
Tournesol	
Colza	
Autres cultures (préciser : autres céréales, autres oléagineux, productions fouragères, Tabac, Houblon, autres plantes industrielles, ...)	
Légumes frais, melons, fraises (préciser plein champ/maraîcher/ sous serre ou abri)	
Fleurs et plantes ornementales (préciser plein champ/sous serre ou abri)	
Autres cultures temporaires (préciser semences et plants/autres)	
Vergers (préciser origine tempérée/ tropicale)	
Vignes (préciser vin qualité/autre vin)	
Autre culture permanente (préciser pépinière/autres)	



Cheptel, composition annuelle :

Catégorie de cheptel	Effectifs moyen sur l'année 2014 (tête de bétail)
Equidés	
Bovins de moins d'1 an	
Bovins de 1 - moins de 2 ans	
Bovins de 2 ans et plus	
Vaches laitières	
Autres vaches	
Truies	
Autres porcins	
Autres animaux (Préciser : Caprins, Volailles, Lapins mâres)	
Abeilles (nombre de ruches)	

Coût carburant (B/l) :

DPU (B/ha) :

Aides couplées (B/ha ; production ; ha):

Caractéristiques de la parcelle étudiée

Éléments en bordure de parcelle¹ :

- Cours d'eau
- Fossé
- Haie
- Bande fleurie (préciser taille en ha ou mètre linéaire)
- Bande enherbée (préciser taille en ha ou mètre linéaire)

¹ Si besoin, compléter les éléments manquants/inconnus lors de l'enquête



Code Parcelle :

année de récolte :

Surface totale :

surface cultivée :

Culture :

Précédent cultural :

Rotation :

Incident climatique : OUI/NON si oui préciser (parcelle inondée, grêle, etc.)

Opérations sous-traitées : OUI/NON si oui préciser remplir tableau en fin de questionnaire

1. Préparation du sol de la récolte n-1 et semis n :

Présence de CIPAN : OUI/NON préciser CIPAN :

	Date	Opération	Matériel/ puissance /largeur travail / profondeur labour	Débit de chantier (ha/h)	Consommation (l/h)
T1					
T2					
T3					
T4					
T5					

Commentaires :

Semis :

PMG :

Variété :

densité (Kg/ha) :

Coût (B/Kg)

Ecartement :

Semences traitées OUI/NON Si oui, préciser (si info sur étiquette -MA ou produit):

Semences fermées oui/non

Nb : valoriser la semence fermée au prix moyen de vente et ajouter "la façon": triage et produit phyto utilisés

2. Gestion des bioagresseurs

Matériel pour la gestion

Matériel /Traction /Marque/ puissance	Largeur	Débit de chantier (ha/h)	Consommation (l/h)



Désherbage chimique & mécanique :

Principales difficultés rencontrées l'année considérée et/ou de manière récurrente concernant les adventices

	Date	Produit NC/SA/outil mécanique	Dose (g/ha, l/ha)	Coût (B/, B/g ou B/ha)	VOLUME Bouillie/ha	Adventices visées	Préventif (P) Curatif Ø	Critère(s) de décision (Systématique/ Avis BSV /Cons. Coop/Obs quali/quantité)
T ₁								
T ₂								
T ₃								
T ₄								
T ₅								
T ₆								

Remarques / efficacité de désherbage :

Fongicides :

Principales difficultés rencontrées l'année considérée et/ou de manière récurrente concernant les maladies :

	Date	Produit NC SA	Dose (g/ha, l/ha)	Coût (B/, B/g ou B/ha)	VOLUME Bouillie/ha	Maladies visées	Préventif (P) Curatif (C)	Critère(s) de décision (Avis BSV ou Cons. Coop ou Obs quali/quantité)
T ₁								
T ₂								
T ₃								
T ₄								
T ₅								
T ₆								

Remarques / efficacité :



Insecticides, molluscicides :

Principales difficultés rencontrées l'année considérée et/ou de manière récurrente concernant les ravageurs :

	Date	Produit NC SA	Dose g/ha l/ha)	Coût (B/l, B/g ou B/ha)	VOLUME Bouillie ha	Ravageurs visés	Préventif (P) Curatif (C)	Critère(s) de décision (Avis BSV ou Cons. Co ou Obs quali/quant)
T ₁								
T ₂								
T ₃								
T ₄								
T ₅								
T ₆								

Remarques / efficacité :

3. Fertilisation :

Objectif rendement:

Traction puissance / Matériel	Largeur d'épandeur	Débit de chantier (ha/h)	Consommation (l/h)

	Date	Produit	Composition N / P / K	Dose produit (kg/ha ; l/ha)	Unités totales apportées N / P / K	Coût du produit (B/kg ou B/l)	Décision azote (systématique/bilans/outil pilotage)
Fertilisation organique							
T ₁							
Fertilisation minérale							
T ₁							
T ₂							
T ₃							
T ₄							
TOTAL							

Remarques / efficacité :

Autres (apport soufre, bore) :



4. Récolte

Traction puissance	Largeur coupe	Débit de chantier (ha/h)	Consommation (l/h)

	Date	Produit récolté (principal, secondaire)	Rendement observé (q/ha)	Rendement corrigé incident (q/ha)	Prix de vente ou cession (B/kg)
R ₁					
R ₂					

5. Récapitulatif des travaux sous-traités

	Date	Nature des travaux sous-traités	Surface (ha)	Durée (h)	Dépense unitaire (B/h ou B/ha)
ST ₁					
ST ₂					
TOTAL					



ANNEXE IV : Liste des productions scientifiques

Présentations orales :

- The effect of field margin vegetation on the regulation of crop herbivores in two winter crops. Anna Pollier, Lucille Guillomo, Yann Tricault, Manuel Plantegenest, Armin Bischoff. *Sécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences*, Marseille 24-27 Octobre 2016.
- Importance des bordures dans la régulation des ravageurs : cas de deux cultures d'hiver. Anna Pollier, Lucille Guillomo, Yann Tricault, Manuel Plantegenest, Armin Bischoff. *Séminaire Chaire AEI d'Angers* le 7 juillet 2016.
- Influence de la végétation spontanée des bordures sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : cas du blé. *Séminaire PEERLESS - Rennes*, février 2016.
- Influence de la végétation spontanée des bordures sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : cas du blé. *Journal ŷ Jeudi c'est Ecologie ŷ*, Angers le 28 janvier 2015.
- Extrafloral nectar provisioning close to host patches increases parasitoid longevity, offspring production, recruitment, retention and host parasitism. Jaloux B., Pollier A., Dosdat S., Duboit-Pot C., Crépellière S., Aligon S., Jamont M.. *4th International Entomophagous Insects Conference*, 4-9 october 2015. Torre del Mar, Malaga, Spain.
- Méthode de marquage isotopique : exploitation du nectar extrafloral par les auxiliaires. Anna Pollier, Simon Dosdat, Yann Tricault, Armin Bischoff, Manuel Plantegenest, Bruno Jaloux. *Journal ŷ Jeudi c'est Ecologie ŷ*, Angers le 30 juillet 2015.
- Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, paysage et contrôle biologique des ravageurs des cultures. A. Pollier, Y. Tricault et A. Bischoff. *Séminaire Chaire AEI de Rennes* le 2 juillet 2015.
- Influence du paysage et de la flore locale sur la régulation des populations d'insectes ravageurs des cultures de blé et de colza. *Journal des doctorants IGEPP* le 12 mars 2015.
- Influence du paysage et de la flore locale sur la régulation des populations d'insectes ravageurs des cultures. *Séminaire PEERLESS - Angers*, mars 2015.
- La flore des bords de champ au service de la régulation des insectes ravageurs par les insectes auxiliaires ? Y. Tricault, A. Pollier et A. Bischoff. *Les rencontres du végétal - Angers* le 13 janvier 2015.
- Effets du paysage et de la végétation des bordures de champs sur la régulation des populations d'insectes ravageurs des cultures : de l'approche corrélative aux mécanismes. A. Pollier, A. Bischoff et Y. Tricault. *Journées scientifiques VENAM* 4 et 5 décembre 2014.



- Le service de contrôle biologique. TR2 : Expliciter la relation fonction écologique - service écosystémiques. A. Pollier. Première journée des rencontres EFESE et thèses le 8 octobre 2014.
- Interactions entre végétation des habitats semi-naturels et contrôle biologique des ravageurs des cultures. A. Pollier, Y. Tricault et A. Bischoff. Séminaire Chaire AEI de Nantes le 3 juillet 2014.
- Présentation de la thèse : Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - optimisation de l'approche bande fleurie - A. Pollier, Y. Tricault Y, M. Plantegenest et A. Bischoff. Journée des doctorants IGEP le 27 mars 2014.
- Explication de l'expérimentation botanique : les relevés floristiques à A. Pollier et A. Bischoff. Séminaire PEERLESS - Avignon, février 2014.
- Présentation de la thèse : Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - optimisation de l'approche bande fleurie - A. Pollier, Y. Tricault Y, M. Plantegenest et A. Bischoff. Séminaire PEERLESS - Avignon, février 2014.
- Présentation de la thèse : Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - optimisation de l'approche bande fleurie - A. Pollier, Y. Tricault Y, M. Plantegenest et A. Bischoff. UMR IGEP-EGI le 20 décembre 2013.

Communications sous forme de posters ou articles :

- Les bords de champs passés à la loupe. Isabelle Hingand dans Horizon octobre 2015.
- The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores. A. Pollier, Y. Tricault Y, B. Jaloux, M. Plantegenest, A. Saphore et A. Bischoff. Colloque des doctorants SPE - Rennes, juillet 2015.
- The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores. A. Pollier, Y. Tricault Y, B. Jaloux, M. Plantegenest, A. Saphore et A. Bischoff. Colloque Ecoveg (Ecologie végétale) de Grenoble, mars 2015.
- The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores in wheat crop. A. Pollier, Y. Tricault Y, B. Jaloux, M. Plantegenest, A. Saphore et A. Bischoff. Séminaire BES-SFE de Lille, décembre 2014.
- The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores. A. Pollier, Y. Tricault Y, B. Jaloux, M. Plantegenest, A. Saphore et A. Bischoff. Séminaire IALE (Ecologie du paysage) de Dijon, Octobre 2014.



Articles scientifiques :

- What is the relative contribution of field margin vegetation, landscape and agricultural practices on the regulation service? Anna Pollier, Lucille Guillomo, Manuel Plantegenest, Armin Bischoff, Yann Tricault (in preparation).
- Are wildflower strips optimized for nectar provisioning more efficient in crop herbivore regulation than spontaneous vegetation or commercial grass mixtures? Anna Pollier, Yann Tricault, Manuel Plantegenest, Armin Bischoff (submitted).
- The effect of field margin vegetation on the regulation of crop herbivores in two winter crops. Anna Pollier, Lucille Guillomo, Yann Tricault, Manuel Plantegenest, Armin Bischoff (submitted).
- Using the stable isotope marker ^{13}C to study extrafloral nectar uptake by parasitoids in crop fields. Anna Pollier, Simon Dosdat, Yann Tricault, Armin Bischoff, Manuel Plantegenest, Bruno Jaloux (2016, in press). *Entomologia experimentalis et applicata*.
- Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on Brassica oleracea crop herbivory (2016). Bischoff A, Pollier A, Lamarre E, Salvadori O, Cortes-Aro A, Le Ralec A, Tricault Y and Jaloux B. *Agriculture Ecosystems & Environment* 223:135-143.

Rapports des stagiaires :

- Evaluation des ressources alimentaires fournies par un aménagement de bordure au sein d'une parcelle agricole (2016). Corentin Jaunet (M2).
- Relations entre la flore de bord de champ, le paysage et le service écosystémique de régulation des insectes ravageurs du colza (2015). Lucille Guillomo (M2).
- Influence du paysage et de la flore de bordure de champs sur la régulation des ravageurs de blé (2015). Stanislas Le Barazer (M1).
- Influence de la végétation en bordure de parcelles agricoles et de la composition du paysage sur les populations de ravageurs du blé et de leurs auxiliaires associés (2014). Arnaud Saphore (M1).
- Le service écosystémique de régulation des insectes ravageurs du colza est-il influencé par la végétation spontanée des bordures de champ ? (2014). Théo Sollet (LP).
- Influence de la distance aux bandes fleuries sur la consommation de nectar et le contrôle du puceron par le parasitoïde *Diaeretiella rapae* en parcelle de colza (2014). Simon Dosdat (M2).
- Influence de la composition du paysage sur les populations d'insectes auxiliaires et ravageurs (2013). Maeliss Gion (M1).
- Evaluation du rôle de la végétation des bordures dans le contrôle des ravageurs du colza (2013). Laura Rochet (M1).



ANNEXE V: Poster The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores.

The effect of landscape structure and field margin vegetation on the regulation of crop herbivores

Pollier A.^a, Tricault Y.^a, Jaloux B.^a, Plantegenest M.^b, Saphore A.^a et Bischoff A.^c

^a AGROCAMPUS OUEST Angers, UMR 1349 IGEPP, France;

^b AGROCAMPUS OUEST Rennes, UMR 1349 IGEPP, France;

^c Université d'Avignon, IUT, UMR CNRS 7263/IRD 237 IMBE, France.

anna.pollier@agrocampus-ouest.fr

A better understanding of pest control mechanisms is required to reduce pesticide use in crop production. The required control level depends on interactions between pest populations, their predators, land use, and the complexity of surrounding landscapes. Plant species of semi-natural habitats such as field margins are refuges and provide resources for important predator groups. Non crop habitats have been found to increase the abundance of different predator groups feeding on crop herbivores. The floristic composition of such habitats has been suggested as a key factor since plant species differ in resource provisioning and other habitat functions. However, empirical evidence for the role of plant species composition and the structure of landscape in the control of crop herbivores is still lacking.

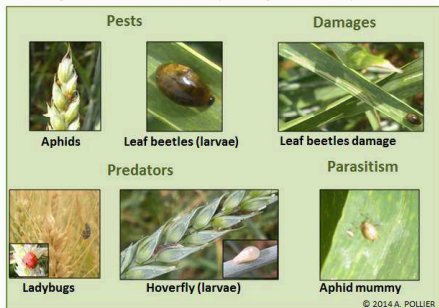
Approach:

- We studied 16 wheat fields in Western France (Maine et Loire).



Vegetation survey: One survey within the field margin (75 m²) including cover and phenological stage of all vascular plant species. The cover of flowering entomophilous species was calculated by multiplying %cover and %plants in flowering stage.

Entomological surveys: Two surveys analyzing 50 wheat plants at two distances from the field margin: insect abundance, crop damage, herbivore parasitism.



Landscape survey: The surrounding landscape was mapped within a distance of 1000m around the 16 wheat fields.

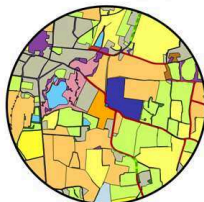


Table 1: Landscape variables used in this study

Landscape variables		
Shannon	Landscape diversity	$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$
Cereal	Cereal crops	Area
Semi-natural structures	Woods, wide hedges, parks	
	Grasslands	
	Other semi-natural structures	

Statistical analysis: Linear models including vegetation data (diversity, cover of flowering entomophilous plants, grass cover) and landscape variables (Table 1) were fitted. A stepwise backward procedure was used to select explanatory variables giving the best model fit (stepAIC using MASS package in R). Different models were calculated landscape variables at a distance of 100, 200, 500 and 1000m.

Results:

Importance of spatial scale and scale selection:

Table 2: Model fit at different spatial scales using the Akaike Information Criterion (AIC)

	AIC	1000m	500m	200m	100m
Aphids	-45.46	-46.35	-53.93	-46.96	
Leaf beetle damage	-111.1	-112.45	-110.4	-113.44	
Leaf beetle larvae	-46.43	-54.53	-47.46	-47.46	
Hoverflies	-31.42	-32.75	-38.01	-36.46	
Ladybugs	-25.14	-25.14	-25.32	-26.13	
Mummies	-19.27	-19.27	-21.29	-21.55	
Aphid parasitism rate	-77.4	-77.4	-77.92	-79.93	

Aphid parasitism (rate) = (mummy abundance / (aphid + mummy abundance)) X 100

Overall influence of vegetation and landscape variables:

Table 3: Influence of landscape and vegetation variables on crop herbivores and natural enemies (scale with best model fit)

	Plant species diversity	Cover flowering entomophilous plants	Grass cover	Shannon	Cereal crop	Semi-natural structures
Aphids	0	0	0	0	-*	-**
Leaf beetle damage	**	0	0	-*	0	0
Leaf beetle larvae	-**	(-)	0	0	-**	0
Hoverflies	0	0	0	0	(-)	-*
Ladybugs	0	0	0	0	0	0
Aphid mummies	0	+(*)	0	0	(-)	0
Aphid parasitism rate	0	**	+(*)	+(*)	0	0

Codes: + positive influence; - negative influence; 0 not significant; P<0.1 (*); <0.05 (**); <0.01 (**); <0.001 (***)

Landscape variables:

- The area of semi-natural structures was negatively correlated with aphid abundance suggesting a better aphid control (Table 3). However, contrary to the hypothesis that semi-natural habitats present important resources for hoverflies, the correlation with hoverfly abundance was negative.
- The abundance of crop herbivores and natural enemies was negatively correlated with the density of cereal crops in the surrounding landscape.
- Landscape diversity was positively correlated with leaf beetle damage and negatively aphid parasitism.

Vegetation variables:

- The cover of flowering entomophilous plants had a relatively strong influence on herbivore control. A higher aphid parasitism and a lower leaf beetle abundance was found close to field margins with a high cover of flowering entomophilous plants (Table 3, Fig. 1). However, the control effect was not strong enough to significantly reduce aphid abundance and leaf beetle damage.

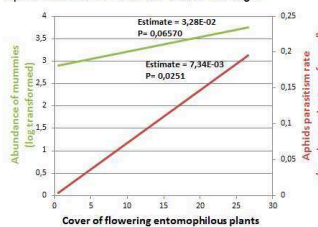


Fig. 1: The influence of flowering entomophilous plants on number and rate of parasitised aphids (mummies) using parameter estimates of multifactorial linear models.

- The influence of plant diversity was positive for leaf beetle damage but negative for beetle abundance.
- Grass cover had only a small influence on response variables.

Conclusions:

The results demonstrate the importance of landscape structure and plant species composition at relatively small spatial scales. Interactions between surrounding habitats, crop herbivores and their natural enemies may be limited by the low mobility of the involved insect species. Landscapes dominated by cereal crops were not attractive for natural enemy groups but the abundance of the two most important pest insects species was also lower. Evidence for a contribution of semi-natural structures to biological control was quite poor. However, we found a clearly positive effect of flowering entomophilous plants on the control of crop herbivores suggesting that the presence of related resources (nectar, pollen) is crucial for the activity of natural enemies.



We thank the farmers for their cooperation, support and time during this project. This study is funded by the French National Research Agency (ANR, PEERLESS project) and by the Chair Ecologically Intensive Agriculture (AEI).

If you have any questions, please contact us: anna.pollier@agrocampus-ouest.fr



ANNEXE VI: Article dans le journal Horizon



Les bords de champs passés à la loupe

La gestion des bords de champs apparaît de plus en plus comme un outil en faveur d'une agriculture raisonnée. A travers sa thèse, Anna Pollier cherche à en apporter la preuve.

On sait déjà depuis un certain temps que la gestion des bords de champs influe sur la présence des insectes auxiliaires, et que ces derniers régulent le nombre de ravageurs dans les cultures. Mais aucune donnée précise n'existait jusqu'alors. Différents travaux menés en France par des équipes scientifiques* dans le cadre du projet Peerless (programme ANR Agrobiosphère) portent sur ce service de régulation afin de l'analyser, et de le modéliser pour concevoir des paysages accueillants pour les insectes auxiliaires et défavorables aux ravageurs. Débutée fin 2013, la thèse de Anna Pollier participe à cette recherche en se focalisant sur les interactions entre le milieu cultivé et le milieu semi-naturel (haies, bosquets, forêts, prairie permanente...). L'objectif est d'évaluer le rôle joué par la flore des bords de champ pour la régulation des ravageurs à travers les ressources qu'elle offre aux insectes auxiliaires : abris, nectar, pollen, proies ou plantes de substitution. Un sujet pensé par Armin Bischoff, professeur d'Ecologie à l'Université d'Avignon qui co-encadre cette thèse avec Yann Tricaud et Manuel Plantegenest, enseignants chercheurs à Agrocampus-Ouest.

Trois expérimentations en cours

Les travaux portent sur des cultures à fort enjeu économique, le blé et le colza, qui se succèdent dans les rotations. Trente deux parcelles (16 de colza et 16 de blé), appartenant à des agriculteurs du Maine et Loire, sont le lieu de trois expérimentations.

La première vise à évaluer l'influence respective de la végétation spontanée des bords de champs, du paysage et des pratiques agricoles dans le service de régulation des insectes ravageurs. Pour cela, des relevés entomologiques sont réalisés (printemps et été 2014 et 2015), complétés par l'analyse de la végétation et de l'occupation des sols dans un rayon de un kilomètre. La présence des ravageurs les plus connus y est analysée : pucerons, melligèthes, charançons, criocères et leur cortège d'auxiliaires : guêpes parasitoïdes, syrphes, coccinelles, carabes, araignées... Aux relevés s'ajoute une enquête agronomique auprès des agriculteurs. Il est ainsi possible d'analyser l'impact de la flore, du paysage et des pratiques agricoles sur les observations entomologiques.

La seconde expérimentation consiste à mettre en place des bandes de végétation de 3 fois 30 mètres disposées le long de sept parcelles de colza en 2014, puis des blés leur succédant en 2015. Une première bande est composée d'un mélange fleuri, imaginé pour favoriser la présence d'insectes auxiliaires. La seconde est une bande enherbée associant deux graminées, et la troisième est constituée de la flore spontanée qui repousse après le retournement du sol. L'expérimentation vise à comparer l'impact de ces différentes bandes à l'aide de relevés entomologiques et botaniques.

Enfin, la troisième expérimentation cherche à vérifier si les minuscules guêpes parasitoïdes friandes de pucerons, s'alimentent sur les fleurs des bords de champ de colza en

testant une méthode originale de marquage de ces fleurs.

Des premières tendances

Ces expérimentations sont encore au stade de l'observation. « Il est nécessaire d'être prudent quant à l'interprétation mais des tendances se dégagent. Il existe bel et bien un effet de la flore des bords de champ sur la régulation des insectes ravageurs », confirme Yann Tricaud. On observe un meilleur taux de parasitisme des pucerons du blé par les guêpes parasitoïdes lorsque la flore est davantage fleurie sur les bords de champs. Et plus celle-ci est abondante, plus les larves de melligèthes sont parasitées. De même, plus il y a d'éléments semi-naturels non boisés dans le paysage, moins il y a de melligèthes. « Les paysages plus variés semblent aussi favoriser la présence de syrphes dans le blé », complète Yann Tricaud.

Concernant les différentes bandes de végétation, il est trop tôt pour tirer des enseignements. Mais d'ores et déjà, on peut souligner la diversité importante de la flore spontanée le long des cultures de blé et de colza : plus de 170 espèces identifiées !

En termes de pratiques agricoles, quelques précisions peuvent être avancées. Il apparaît souhaitable de favoriser la diversité floristique et le fleurissement des bords de champs, et d'éviter toute dérive d'insecticides sur les bords de parcelle. Dans une certaine limite, il peut être aussi envisagé de laisser la flore spontanée repousser sur les parcelles cultivées.

A l'issue de cette thèse, en novembre 2016, des précisions pourront être faites



L'INITIATIVE LOCALE L'INITIATIVE LOCALE

Enseigner à produire autrement

Tirant profit de cette thèse, une collaboration s'est établie entre Agrocampus-Ouest et le Lycée agricole du Fresnes à Angers, spécialisé en horticulture ainsi qu'avec le Lycée Nature de La Roche-sur-Yon. Des bandes fleuries sont déployées sur des parcelles expérimentales de ces deux lycées et accueillent des travaux de développement complémentaires. Une façon de s'inscrire dans le cadre du programme FloreGul (financé par le Casdar Transition Agro-écologique) qui vise à intégrer dans l'enseignement technique agricole la prise en compte de la biodiversité et des services écosystémiques en utilisant des bandes fleuries comme support pédagogique. De cette manière, il est possible de tester des protocoles accessibles, pour ensuite les utiliser en travaux pratiques dans l'enseignement. C'est en quelque sorte une réorientation de l'enseignement agricole vers une formation plus sensible à l'agroécologie, conformément à l'ambition d'« Enseigner à produire autrement ».

pour tendre vers une flore de bord de champ favorable en identifiant les espèces d'intérêt pour les insectes auxiliaires. Les autres expérimentations menées en France permettront de confirmer ces résultats pour l'avenir, de limiter le recours aux traitements phytosanitaires, tout en répondant aux enjeux de préservation de la biodiversité. ■ Isabelle Hingand

* Inra d'Avignon, Inra d'Orléans, Armas, AgroParisTech, Agrocampus Ouest



ANNEXE VII : Plaquettes 2015 pour les agriculteurs



Impact de la flore de bordure de champs et du paysage sur les insectes ravageurs et auxiliaires des cultures de blé



Contexte général de l'étude

La compréhension des mécanismes du service écosystémique de régulation des bioagresseurs dans les agrosystèmes peut permettre le développement de systèmes de production agricoles économes en produits phytosanitaires. Dans le cas des insectes ravageurs et de leurs auxiliaires arthropodes, prédateurs et parasitoïdes, le niveau de régulation au champ dépend des interactions entre les populations de ravageurs et d'auxiliaires, de l'environnement parcellaire et du paysage agricole. Les espèces végétales des habitats semi-naturels, notamment des bordures de parcelles, peuvent constituer des refuges et proposer des ressources pour les insectes inféodés aux cultures. Ainsi, la composition floristique des bords de champ peut influencer les conditions de survie des insectes ravageurs et auxiliaires, leurs abondances et leurs interactions.

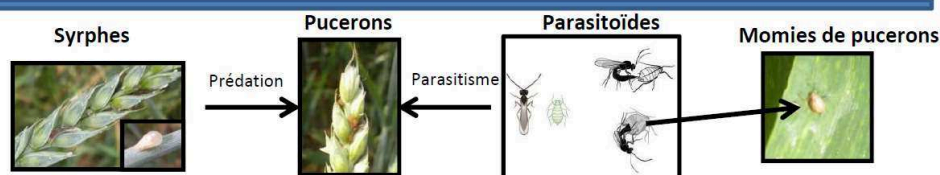
Cette étude se fixe pour objectif de :

1/ Mettre en relation la composition floristique des bordures de parcelles, et la régulation des principaux insectes ravageurs dans les cultures de blé.

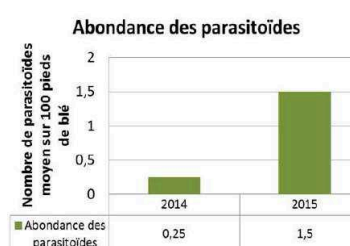
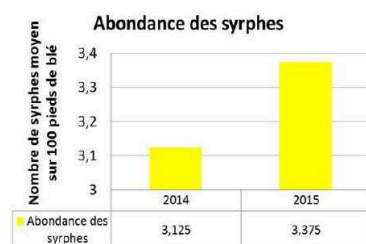
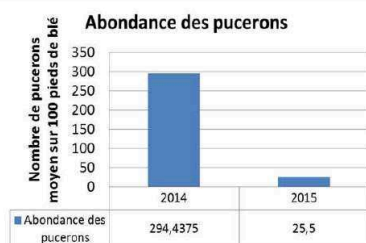
2/ Déterminer comment la composition du paysage influe sur le service de régulation des herbivores.

Les expérimentations menées sur 32 parcelles de blé dans le Maine et Loire sur 2 ans (2014 et 2015) s'appuient sur des campagnes de relevés botaniques (flore spontanée) et entomologiques dans des champs, ainsi que sur des relevés d'occupation des sols dans le paysage entourant les parcelles agricoles.

Insectes choisis pour l'étude



Abondances des insectes en moyenne sur 100 pieds de blé



Contact: Anna Pollier; anna.pollier@agrocampus-ouest.fr; Agrocampus Ouest Centre d'Angers; 02.41.22.54.50/06.26.55.65.83
 Réalisation: Anna Pollier, Yann Tricault, Armin Bischoff
 Financements: ANR et Chaire AEI



Impact de la flore de bordure de champs et du paysage sur les insectes ravageurs et auxiliaires des cultures de blé

Résultats préliminaire généraux de l'étude

→ La flore

- Augmentation de la diversité végétale des bordures



Plus de parasitoïdes dans les parcelles de blé.

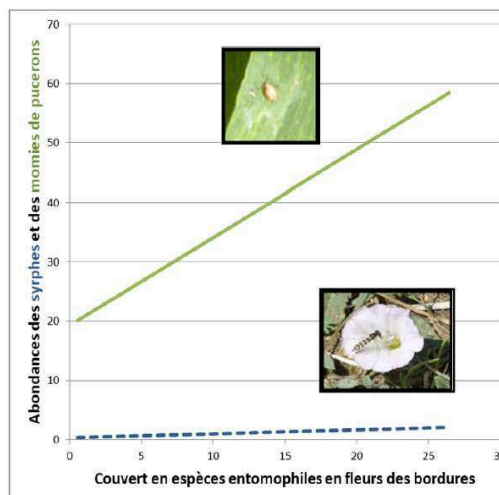


- Augmentation du couvert végétal en plantes entomophiles en fleurs (attractives pour les insectes) dans les bordures

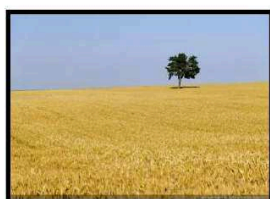


Plus de syrphes et plus de pucerons parasités dans la parcelle de blé.

La flore de bordure peut favoriser les parasitoïdes et les prédateurs des pucerons. Cette flore spontanée joue donc un rôle important dans la régulation des pucerons du blé.



→ Le paysage



Plus la surface en céréale est importante autour des champs de blé suivis, plus on observe de pucerons dans ce champ.



Plus la surface en végétation spontanée est importante autour des champs de blé suivis, moins on observe de pucerons dans ce champ.

Les paysages homogènes (cultures identiques) ont tendance à favoriser le maintien des ravageurs des cultures dans les parcelles. La végétation spontanée grâce aux ressources qu'elle met à disposition aux auxiliaires (nectar, pollen, abris, sites de reproduction), favorise la prédation des ravageurs des cultures.

Nous remercions vivement tous les agriculteurs qui ont participé à cette étude pour leur accueil, leur disponibilité et leur contribution. N'hésitez pas à nous contacter si vous avez des questions.



Impact de la flore de bordure de champs et du paysage sur les insectes ravageurs et auxiliaires des cultures de colza



Contexte général de l'étude

La compréhension des mécanismes du service écosystémique de régulation des bioagresseurs dans les agrosystèmes peut permettre le développement de systèmes de production agricoles économes en produits phytosanitaires. Dans le cas des insectes ravageurs et de leurs auxiliaires arthropodes, prédateurs et parasitoïdes, le niveau de régulation au champ dépend des interactions entre les populations de ravageurs et d'auxiliaires, de l'environnement parcellaire et du paysage agricole. Les espèces végétales des habitats semi-naturels, notamment des bordures de parcelles, peuvent constituer des refuges et proposer des ressources pour les insectes inféodés aux cultures. Ainsi, la composition floristique des bords de champ peut influencer les conditions de survie des insectes ravageurs et auxiliaires, leurs abondances et leurs interactions.

Cette étude se fixe pour objectif de :

1/ Mettre en relation la composition floristique des bordures de parcelles, et la régulation des principaux insectes ravageurs dans les cultures de colza.

2/ Déterminer comment la composition du paysage influe sur le service de régulation des herbivores.

Les expérimentations menées sur 32 parcelles de colza dans le Maine et Loire sur 2 ans (2014 et 2015) s'appuient sur des campagnes de relevés botaniques (flore spontanée) et entomologiques dans des champs, ainsi que sur des relevés d'occupation des sols dans le paysage entourant les parcelles agricoles.

Insectes choisis pour l'étude

Coccinelles



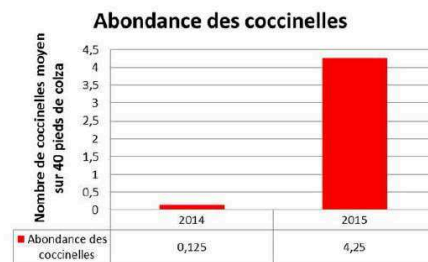
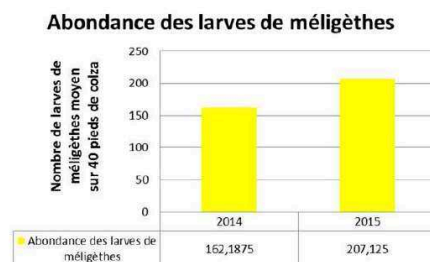
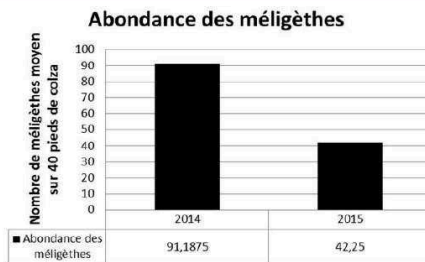
Pucerons (momie et adultes)



Méligèthes (larve parasitée et adultes)



Abondances des insectes en moyenne sur 40 pieds de colza



Contact: Anna Pollier; anna.pollier@agrocampus-ouest.fr; Agrocampus Ouest Centre d'Angers; 02.41.22.54.50/06.26.55.65.83
Réalisation: Anna Pollier, Yann Tricault, Armin Bischoff
Financements: ANR et Chaire AEI



Impact de la flore de bordure de champs et du paysage sur les insectes ravageurs et auxiliaires des cultures de colza



Résultats préliminaires généraux de l'étude

La flore

- Augmentation de la diversité végétale des bordures



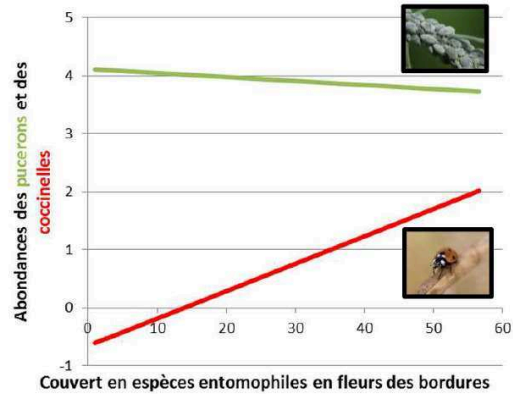
Plus de pucerons parasités dans la parcelle colza.
Plus de larves de mégilèthes parasitées dans la parcelle de colza.



- Augmentation du couvert végétal en plantes entomophiles en fleurs (attractives pour les insectes) dans les bordures

Plus de coccinelles et moins de pucerons dans la parcelle de colza.

La flore de bordure peut favoriser les parasitoïdes et prédateurs de pucerons et de mégilèthes. Cette flore spontanée joue donc un rôle important dans la régulation des pucerons et mégilèthes du colza.



Le paysage



Plus la surface en végétation spontanée est importante autour des champs de colza suivis, plus on observe de prédateurs des pucerons dans ce champ.

Plus la longueur des linéaires de végétation spontanée est importante autour des champs de colza suivis, moins on observe de pucerons dans ce champ.

La végétation spontanée grâce aux ressources qu'elle met à disposition aux auxiliaires (nectar, pollen, abris, sites de reproduction), favorise les prédateurs et la diminution des ravageurs des cultures.

Nous remercions vivement tous les agriculteurs qui ont participé à cette étude pour leur accueil, leur disponibilité et leur contribution. N'hésitez pas à nous contacter si vous avez des questions.



INTERACTIONS ENTRE VÉGÉTATION DES HABITATS SEMI-NATURELS, PRATIQUES AGRICOLES ET CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS DES CULTURES - OPTIMISATION DE L'APPROCHE BANDE FLEURIE.

La dégradation des éléments semi-naturels du paysage agricole et l'intensification des pratiques agricoles ont conduit à l'altération des services écosystémiques. Une meilleure compréhension des mécanismes de la régulation des bioagresseurs permet le développement de systèmes agricoles économes en produits phytosanitaires. Les espèces végétales des habitats semi-naturels, notamment des bordures de parcelles, peuvent constituer des refuges et proposer des ressources pour les insectes bénéfiques aux cultures. La thèse vise à expliciter le rôle de la végétation des bords de champ pour alimenter l'ingénierie agroécologique. Les analyses s'appuient sur des relevés botaniques et entomologiques, sur des enquêtes agronomiques, sur des relevés d'occupation des sols dans le paysage, ainsi que sur la mise en place de mélange d'espèces tests le long des cultures. Nous avons mis en évidence l'importance de la végétation spontanée de bordures et surtout du couvert des plantes entomophiles en fleurs dans la régulation des ravageurs. En comparaison avec le paysage entourant les parcelles, les facteurs locaux (pratiques agricoles, flore des bordures) ont une plus grande influence sur les populations des ravageurs. La mise en place d'une nouvelle méthode de marquage du nectar au ^{13}C nous a permis de suivre l'alimentation et le déplacement de parasitoïdes. Les bandes fleuries optimisées pour la production des ressources florales améliorent la régulation des ravageurs. Les résultats obtenus dans ce travail permettent de formuler de nouvelles pistes de gestion de la végétation dans les agrosystèmes.

Mots-clés : Service de régulation, Végétation spontanée, Paysage, Pratiques agricoles, Bande fleurie, Colza, Blé

INTERACTIONS BETWEEN SPECIES COMPOSITION OF FIELD MARGIN VEGETATION, LANDSCAPE STRUCTURE, LAND USE AND PEST CONTROL - AN OPTIMISATION OF THE WILDFLOWER STRIP APPROACH.

The degradation of semi-natural habitats and land use intensification have resulted in a loss of ecosystem services. A better understanding of the mechanisms of crop herbivore regulation is needed to improve plant protection and to reduce insecticide treatments. Plant species of semi-natural habitats such as herbaceous field margins, provide shelter and food resources for crop insects. The thesis aims to evaluate the role of the field margin vegetation to improve our knowledge on interaction with crop herbivores and natural enemies and to optimise ecological engineering approaches. The studies are based on botanical and entomological surveys, on questionnaire information (land use) and on landscape mapping. In one experiment we manipulated field margin vegetation, to compare effects of vegetation rich in floral resources with control treatments (spontaneous vegetation, grass strips). We demonstrated the importance of spontaneous vegetation, particularly the abundance of flowering entomophilous plants in regulating crop herbivores. Local factors such as land use intensity and field margin vegetation had a stronger influence on crop herbivores and natural enemies than landscape features. A new method of labelling source plant nectar with ^{13}C sugar was tested to analyse nectar uptake and the movements of parasitoids between field margin and crop. Margin vegetation optimised for floral resource provisioning improved regulation service. The results are discussed in terms of management recommendations for agri-environment schemes.

Keywords: Regulation service, Spontaneous vegetation, Landscape, Land use, Wildflower strip, Oilseed rape, Wheat



RÉSUMÉ

ABSTRACT

Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - Optimisation de l'approche bande fleurie.

La dégradation des éléments semi-naturels du paysage agricole et l'intensification des pratiques agricoles ont conduit à l'altération des services écosystémiques. Une meilleure compréhension des mécanismes de la régulation des bioagresseurs permet le développement de systèmes agricoles économes en produits phytosanitaires. Les espèces végétales des habitats semi-naturels, notamment des bordures de parcelles, peuvent constituer des refuges et proposer des ressources pour les insectes inféodés aux cultures. La thèse vise à expliciter le rôle de la végétation des bords de champ pour alimenter l'ingénierie agroécologique. Les analyses s'appuient sur des relevés botaniques et entomologiques, sur des enquêtes agronomiques, sur des relevés d'occupation des sols dans le paysage, ainsi que sur la mise en place de mélanges d'espèces tests le long des cultures. Nous avons mis en évidence l'importance de la végétation spontanée de bordures et surtout du couvert des plantes entomophiles en fleurs dans la régulation des ravageurs. En comparaison avec le paysage entourant les parcelles, les facteurs locaux (pratiques agricoles, flore des bordures) ont une plus grande influence sur les populations des ravageurs. La mise en place d'une nouvelle méthode de marquage du nectar au ^{13}C nous a permis de suivre l'alimentation et le déplacement de parasitoïdes. Les bandes fleuries optimisées pour la production des ressources florales améliorent la régulation des ravageurs. Les résultats obtenus dans ce travail permettent de formuler de nouvelles pistes de gestion de la végétation dans les agrosystèmes.

Mots-clefs : service de régulation, végétation spontanée, paysage, pratiques agricoles, bande fleurie, colza, blé

Interactions between species composition of field margin vegetation, landscape structure, land use and pest control – An optimisation of the wildflower strip approach.

The degradation of semi-natural habitats and land use intensification have resulted in a loss of ecosystem services. A better understanding of the mechanisms of crop herbivore regulation is needed to improve plant protection and to reduce insecticide treatments. Plant species of semi-natural habitats such as herbaceous field margins, provide shelter and food resources for crop insects. The thesis aims to evaluate the role of the field margin vegetation to improve our knowledge on interaction with crop herbivores and natural enemies and to optimise ecological engineering approaches. The studies are based on botanical and entomological surveys, on questionnaire information (land use) and on landscape mapping. In one experiment we manipulated field margin vegetation, to compare effects of vegetation rich in floral resources with control treatments (spontaneous vegetation, grass strips). We demonstrated the importance of spontaneous vegetation, particularly the abundance of flowering entomophilous plants in regulating crop herbivores. Local factors such as land use intensity and field margin vegetation had a stronger influence on crop herbivores and natural enemies than landscape features. A new method of labelling soruce plant nectar with ^{13}C sugar was tested to analyse nectar uptake and the movements of parasitoids between field margin and crop. Margin vegetation optimised for floral resource provisioning improved regulation service. The results are discussed in terms of management recommendations for agri-environment schemes.

Keywords: Regulation service, Spontaneous vegetation, Landscape, Land use, Wildflower strip, Oilseed rape, Wheat



AGROCAMPUS OUEST • Institut 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