



**HAL**  
open science

# La régulation naturelle des insectes ravageurs des cultures légumières et ses conséquences sur la production : quantification du service fourni et recherche de leviers pour son intensification

Xavier Mesmin

## ► To cite this version:

Xavier Mesmin. La régulation naturelle des insectes ravageurs des cultures légumières et ses conséquences sur la production : quantification du service fourni et recherche de leviers pour son intensification. Biologie animale. Agrocampus Ouest, 2018. Français. NNT : 2018NSARC134 . tel-01892160

**HAL Id: tel-01892160**

**<https://theses.hal.science/tel-01892160>**

Submitted on 10 Oct 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

**Xavier MESMIN • 15 juin 2018**

Thèse AGROCAMPUS OUEST  
sous le label de l'Université Bretagne Loire  
pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST**  
Spécialité Sciences agronomiques

ÉCOLE DOCTORALE • Écologie, Géosciences, Agronomie et  
Alimentation (EGAAL)

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

**La régulation naturelle des  
insectes ravageurs des  
cultures légumières et ses  
conséquences sur la production :  
quantification du service fourni  
et recherche de leviers  
pour son intensification**

**Philippe LETERME**

Professeur émérite AGROCAMPUS OUEST, UMR SAS / *président*

**Isabelle BADENHAUSSER**

Ingénieure de recherche, UMR CEBC / *rapporteuse*

**Jean-Noël AUBERTOT**

Directeur de recherche, UMR AGIR / *rapporteur*

**Françoise LESCOURET**

Directrice de recherche, UR PSH / *examinatrice*

**Adrien RUSCH**

Chargé de recherche, UMR SAVE / *examineur*

**Anne LE RALEC**

Professeure AGROCAMPUS OUEST, UMR IGEPP / *directrice de thèse*

**Anne-Marie CORTESERO**

Professeure Université Rennes1, UMR IGEPP / *co-directrice de thèse*

**Vincent FALOYA**

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

.....  
**Anaïs MASSE**

Ingénieure, Agrial / *membre invitée*





## **THESE / AGROCAMPUS OUEST**

Sous le label de l'Université Bretagne Loire  
pour obtenir le diplôme de :

### **DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST**

**École doctorale : Écologie, Géosciences, Agronomie et  
Alimentation (EGAAL)**

Spécialité : Sciences agronomiques  
présentée par :

**Xavier Mesmin**

**La régulation naturelle des insectes ravageurs des cultures  
légumières et ses conséquences sur la production : quantification  
du service fourni et recherche de leviers pour son intensification**

Soutenue le 15/06/2018, devant le jury composé de :

|                             |   |
|-----------------------------|---|
| <b>Isabelle Badenhaut</b>   | Ingénieure de recherche, UMR CNRS-ULR CEBC / <i>rapporteuse</i>                               |
| <b>Jean-Noël Aubertot</b>   | Directeur de recherche, UMR INPT-INRA AGIR / <i>rapporteur</i>                                |
| <b>Françoise Lescourret</b> | Directrice de recherche, UR INRA PSH / <i>examinatrice</i>                                    |
| <b>Adrien Rusch</b>         | Chargé de recherche, UMR BSA-INRA- ISVV SAVE / <i>examineur</i>                               |
| <b>Philippe Leterme</b>     | Professeur émérite, AGROCAMPUS OUEST, UMR AO-INRA SAS /<br><i>examineur</i>                   |
| <b>Anne Le Ralec</b>        | Professeure, AGROCAMPUS OUEST, UMR AO-INRA-UR1 IGEPP<br><i>/ directrice de thèse</i>          |
| <b>Anne-Marie Cortesero</b> | Professeure, Université de Rennes 1, UMR AO-INRA-UR1 IGEPP /<br><i>co-directrice de thèse</i> |
| <b>Vincent Faloya</b>       | Ingénieur de recherche, UMR AO-INRA-UR1 IGEPP / <i>co-directeur<br/>de thèse</i>              |
| <b>Anaïs Masse</b>          | Ingénieur service agronomique et protection des cultures, Agrial /<br><i>membre invitée</i>   |







Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution  
- Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

# Remerciements

C'est un grand plaisir que d'avoir ici l'occasion de remercier toutes les personnes qui m'ont accompagné, aidé, encadré, durant cette thèse, et sans qui ce travail n'aurait jamais pu être possible. D'abord un grand merci à **Anne Le Ralec**, **Anne-Marie Cortesero** et **Vincent Faloya** pour avoir écrit ce beau projet de thèse et merci également à la **Chaire AEI** et à la **Région Bretagne** d'avoir cru en l'utilité d'un tel projet en apportant leur financement. Merci de nouveau aux trois individus susnommés pour avoir relu ma prose un nombre incalculable de fois (vraiment : incalculable !). Merci d'avoir rayé, reformulé, raturé, gribouillé les différentes parties qui suivent malgré vos emplois du temps tous plus surchargés les uns que les autres. On parle beaucoup de la quantité de travail des doctorants mais j'ai été bien placé pour voir qu'une thèse représente également un investissement hors du commun du côté des encadrants. Merci particulièrement à **Anne** pour tes relectures consciencieuses (nous avons bien compris dès le début que rien ne partirait sans que tu l'aies relu), pour être venue de temps en temps sur le terrain, pour les séances de rédaction en commun, pour le voyage d'étude PPE, pour m'avoir donné un aperçu de ce qu'est la vie d'un enseignant-chercheur (pas toujours réjouissant, soyons honnête) et pour ton humour qui a permis de passer les périodes de turbulences en faisant un pas de côté, en prenant un peu de recul. Un merci spécial à **Anne-Marie** pour tes relectures et pour la forme particulièrement bien tournée de tes remarques, jamais cassantes, et constructives. Difficile en effet de faire parvenir des idées avec un ton approprié à un interlocuteur avec qui on échange presque exclusivement par documents Word. Merci à **Vincent** pour tous les conseils agronomiques sur la mise en place des essais, merci pour les nombreuses discussions sur la conception des expériences et merci d'avoir annulé un après-midi de bureau pour venir planter des choux en urgence, un jour de printemps 2016. Enfin merci à tous les trois pour avoir toujours cru qu'on allait y arriver !

Ensuite merci aux deux personnes qui m'auront le plus appris en termes pratiques et techniques durant cette thèse : merci à **Marion Maret** et à **Loïc Daniel**. Merci à la première d'avoir accueilli avec bienveillance un jeune parvenu, parachuté d'on ne sait où pour plus ou moins lui piquer son boulot. Merci de m'avoir transmis ton expérience sur les cultures légumières, sur l'entomologie, sur l'organisation d'un terrain. Et merci de t'être investie sans compter dans un essai sur lequel tu n'avais objectivement pas beaucoup d'intérêt à t'arracher. **Loïc**, merci pour ton aide extrêmement précieuse au champ et au laboratoire. J'espère (et je crois savoir) que nous t'avons bien accueilli dans notre équipe. J'étais aux avant-postes et suis content d'avoir partagé une année et demie de terrain avec toi. J'en profite également pour remercier **tous les agriculteurs qui nous ont permis de travailler sur leurs parcelles**, qui se sont montrés intéressés par notre travail, qui nous ont interrogés. Merci également aux relais que nous avons pu avoir par les cadres et techniciens des coopératives agricoles partenaires : je pense en particulier à **Julien Prat**, **Jean-René Gloaguen**, **David Corrigan** et **Clément Quiguer** chez Triskalia ; à **Bernard Guillard**, **Jérôme Hulin**, **Philippe Fraisse** et **Lucie Viel** chez Agrial. Merci enfin à **Michel Thouanel**, pour les régulières discussions « agriculture »

tout au long de ces 3(,5...) années, mais cette fois hors du cadre de la thèse. Merci pour ton soutien et pour ce que tu m'as appris sur le métier d'agriculteur.

Ensuite merci aux instituts et structures qui m'ont permis de réaliser cette thèse dans de très bonnes conditions : merci à l'**unité expérimentale de la Motte**, merci à l'**IGEPP**, merci à **Agrocampus Ouest** et particulièrement à l'UP ESP. Les conditions logistiques dont j'ai bénéficié pour la mise en place des essais, pour les déplacements sur le terrain, pour la rédaction étaient excellentes. J'en profite pour remercier **Michèle Béguinel**, **Isabelle Baumgarten**, **Ingrid Lévêque** et **Patricia Nadan** qui ont assuré le soutien logistique et administratif de cette thèse. Il me faut également remercier ici le **bureau de l'école doctorale EGAAL**, pour avoir fait preuve de souplesse concernant ma fin de thèse. Je suis bien conscient de vous avoir mis dans l'embarras et aurais moi-même bien aimé que ça ne se passe pas comme ça...

Merci ensuite à tous les collègues ayant aidé à la mise en place des essais : **Camille Puech**, **Fabrice Lamy**, **Julien Raitif**, **Anthony Roume**, **Didier Fouville**, **Josselin Montarry**, **Valérie Chaminade**, **Laurence Albert**, **Yoann Navasse**, **Mélanie Leclair** et j'en oublie sans doute. Merci particulièrement aux deux premiers pour les régulières réunions « brassicacées légumières » et pour les nombreuses entraides et dépannages sur le terrain. Je remercie également **Marie Vincent**, **Paul Adam**, **Marguerite Chartois** et **Franck Duval**, venus faire des périodes plus ou moins longues de stage ou CDD avec nous, au champ ou à la détermination d'insectes. Merci à tous pour votre bonne humeur, pour votre curiosité, pour vos questions... Toutes ces périodes étaient très enrichissantes, pour vous j'espère, mais pour moi c'est sûr.

Merci aux collègues de l'UP ESP qui, je pense, ne remangeront pas de navets de si tôt (ça c'est sûr, ça part moins vite que les fraises, n'est-ce pas Estelle ?) ! Je pense notamment à **Yannick Outreman** et **Manuel Plantegenest** pour les nombreuses discussions « stats ». Je pense à **Marie-Thérèse Querrien**, à **Bernard Chaubet** et à **Christelle Buchard** pour m'avoir introduit à l'entomologie, pour m'avoir formé et pour avoir déterminé un bon nombre des arthropodes dont nous allons bientôt parler. Merci à **Michel Bozec**, pour avoir régulièrement détendu l'atmosphère avec tes messages codés souvent plus difficiles à déchiffrer que des mots croisés. Et je pense plus généralement à tous les collègues que j'ai croisés tous les jours durant cette dernière année et demie de rédaction, et qui m'ont encouragé au moment où nous étions vraiment dans le dur. J'ai été agréablement surpris de recevoir autant de soutien, un grand merci donc à **Dominique Barloy**, **Jacques Haury**, **Florence Val**, **Isabelle Baumgarten**, **Estelle Postic**, **Christophe Le May**, **Elsa Canard** et au-delà de notre UP, merci à **Yann Tricault** et à **Benoît Bellot** (et j'en oublie sans doute...) pour leurs encouragements durant cette période délicate.

Faire une thèse c'est aussi expliquer inlassablement ce que c'est qu'être un doctorant : « Euh, mais c'est un vrai travail ? Oui, on est payé, on cotise pour la retraite, on n'a plus de cours... Ah, donc t'es plus étudiant ? Ouai, c'est un peu plus compliqué que ça... ». J'espère avoir convaincu **Régine Alaphilippe**, **Bernard Mesmin**, **Marie-Thérèse Mesmin**, **Maurice** et **Marie-Françoise Alaphilippe** que j'avais bien un vrai travail. Merci donc à ma famille pour le soutien constant, et pour avoir essayé, avec acharnement, de comprendre ce que je faisais et où j'en étais ! Merci également à mes amis, je pense particulièrement à « la famille » de l'agro. Si je suis là maintenant c'est aussi grâce à vous, grâce à nos nombreuses discussions sur nos

orientations professionnelles, sur ce qu'on fait de notre vie, sur ce que c'est qu'être utile à la société et aussi sur tout un tas d'autres sujets beaucoup moins sérieux ! Bref, un grand merci, notre aventure continue, j'espère pour longtemps. Vous m'excuserez de ne pas avoir ici la place de tous vous nommer mais vous vous reconnaîtrez ! Je remercie également **Jérémie Broudou**, **Jeffrey Pardessus**, **Maxime Collin** et **Étienne Vincent** qui ont aussi essayé de comprendre ce que je faisais et pour m'avoir soutenu. Enfin merci à **Baptiste Groff**, indéfectible colocataire qui fut là à tous les moments chauds de cette thèse, mais aussi pour plein de bons moments.

Je finirai par des remerciements plus « scientifiques » adressés aux membres de mes deux comités de thèse : **Yann Tricault**, **Aude Vialatte**, **Frédéric Ysnel**, **Nicolas Ris** et **Lucie Viel** pour leurs propositions d'expériences et leurs conseils. Et enfin je remercie **Isabelle Badenhauer** et **Jean-Noël Aubertot** d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse ; **Philippe Leterme**, **Adrien Rusch** et **Françoise Lescourret** d'avoir accepté d'en être examinateurs et **Anais Masse** d'avoir accepté de prendre part à ce jury. J'espère que les lignes qui suivent ouvriront sur des discussions intéressantes !



# Sommaire

|  |            |
|--|------------|
| <b>PREAMBULE</b> .....   | <b>9</b>   |
| <b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....   | <b>13</b>  |
| CONTEXTE GENERAL.....  | 14         |
| OBJECTIFS DE LA THESE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT.....  | 49         |
| MODELE BIOLOGIQUE : CULTURES MODELES, RAVAGEURS ET ENNEMIS NATURELS ASSOCIES .....   | 52         |
| MATERIELS ET METHODES GENERAUX.....  | 61         |
| <b>PARTIE 1 : LA NUISIBILITE DES INSECTES RAVAGEURS, UNE DONNEE ESSENTIELLE POUR EVALUER L'EFFICACITE DU CONTROLE BIOLOGIQUE</b> .....         | <b>73</b>  |
| OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA PARTIE 1 .....   | 74         |
| SYNTHESE DE L'ARTICLE 1 : LA MOUCHE DU CHOU EST-ELLE REELLEMENT NUISIBLE SUR BROCOLI ? .....   | 75         |
| ARTICLE 1 : PEST DENSITY AND PLANT DAMAGE: HOW <i>DELIA RADICUM</i> AFFECTS BROCCOLI YIELD ? .....   | 76         |
| NUISIBILITE DE LA MOUCHE DU CHOU SUR BROCOLI ET SUR NAVET.....   | 95         |
| <b>PARTIE 2 : QUANTIFIER LE PROCESSUS ET LE SERVICE DE REGULATION NATURELLE</b> .....  | <b>97</b>  |
| OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA PARTIE 2 .....   | 98         |
| CHAPITRE 2.1 : LES PREDATEURS EPIGES CONTROLANT SIMULTANEMENT DEUX TYPES DE RAVAGEURS DIFFERENTS .....   | 99         |
| <i>Synthèse de l'article 2</i> .....   | 99         |
| <i>Article 2 : Ground dwelling predators can simultaneously control below and above ground pests of broccoli</i> .....                         | 100        |
| CHAPITRE 2.2 : LA REGULATION NATURELLE DES PUCERONS PAR LEURS ENNEMIS NATURELS EPIGES ET AERIENS .....   | 124        |
| CHAPITRE 2.3 : L'IMPACT DES PREDATEURS EPIGES SUR LA PRODUCTION AGRICOLE : PROCESSUS ET SERVICE DE REGULATION EN BRASSICACEES LEGUMIERES ..... | 137        |
| <i>Synthèse de l'article 3</i> .....   | 137        |
| <i>Article 3 : Impact of natural enemies on crop production: evaluating pest regulation process and service in brassicaceous crops</i> .....   | 138        |
| <b>PARTIE 3 : QUELLES PRATIQUES POUR INTENSIFIER LE CONTROLE BIOLOGIQUE ?</b> .....  | <b>161</b> |
| OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA PARTIE 3 .....   | 162        |
| CHAPITRE 3.1 : REGULATION NATURELLE DES RAVAGEURS ET PERIODE D'ACTIVITE DES ENNEMIS NATURELS ASSOCIES.....                                     | 163        |
| <i>Synthèse de l'article 4</i> .....   | 163        |
| <i>Article 4 : Carabid predation on Delia radicum: the early bird catches the worm</i> .....   | 165        |
| CHAPITRE 3.2 : LA SIMPLIFICATION DU TRAVAIL DU SOL EST-ELLE UNE PRATIQUE DE LUTTE BIOLOGIQUE PAR CONSERVATION ? .....                          | 174        |
| <i>Synthèse de l'article 5</i> .....   | 174        |
| <i>Article 5 : Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly Delia radicum in brassicaceous crops</i> .....          | 176        |
| <i>Complément à l'article 5 : L'intensité du travail du sol impacte-t-elle la régulation des populations de pucerons ?</i> .....               | 198        |

|   |            |
|---|------------|
| <b>DISCUSSION GENERALE .....</b>  | <b>207</b> |
| 1 LA NUISIBILITE DES INSECTES RAVAGEURS : UNE INFORMATION SOUVENT MAL CONNUE MAIS INDISPENSABLE A L'EVALUATION DU SERVICE DE REGULATION ..... | 208        |
| 2 LA QUANTIFICATION DU SERVICE DE REGULATION : QU'EST-CE QUI DETERMINE L'EFFICACITE DES COMMUNAUTES D'ENNEMIS NATURELS ? .....                | 211        |
| 3 QUELLES PERSPECTIVES D'INTENSIFICATION DU SERVICE DE REGULATION NATURELLE ?.....  | 222        |
| 4 PERSPECTIVES .....  | 226        |
| <b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES (HORS ARTICLES) .....</b>  | <b>229</b> |
| <b>ANNEXES.....</b>   | <b>245</b> |
| ANNEXE 1 : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE REGULATION NATURELLE ET DOMMAGES .....  | 246        |
| ANNEXE 2 : QUANTIFICATION DE LA PONTE DE LA MOUCHE DU CHOU SUR NAVETS ET CHOUX CHINOIS.....   | 254        |
| ANNEXE 3 : COMPTES-RENDUS TECHNIQUES AUX COOPERATIVES PARTENAIRES .....   | 255        |
| ANNEXE 4 : LISTE DES PRODUCTIONS ECRITES ET ORALES .....  | 273        |

# Préambule

Dans la perspective du développement d'une agriculture moins dépendante en intrants chimiques, il est primordial d'évaluer l'efficacité de leviers alternatifs de protection des cultures. Parmi eux, certains consistent à maximiser les bénéfices que les hommes tirent du fonctionnement naturel des écosystèmes (appelés « services écosystémiques ») et qui soutiennent la production agricole. La régulation des populations d'insectes ravageurs par leurs ennemis naturels est l'un de ces bénéfices, dont la maximisation peut passer par l'évolution des pratiques agricoles et / ou des environnements parcellaires dans un sens qui soit favorable aux ennemis naturels des ravageurs. Ce levier potentiel de protection des cultures est appelé « lutte biologique par conservation ». L'identification de pratiques potentiellement favorables nécessite au préalable d'identifier les espèces ou les groupes fonctionnels d'ennemis naturels impliqués dans le service de régulation et de quantifier leur importance relative. Cette quantification doit permettre, en comparaison avec le nombre maximal de ravageurs acceptable pour l'agriculteur, d'évaluer la part du travail assurée par les ennemis naturels des ravageurs. L'objectif principal de cette thèse est donc de quantifier l'efficacité du service de régulation naturelle à la fois en termes de nombre de ravageurs supprimés et d'amélioration de la production. Nous évaluerons également le potentiel d'intensification de ce service grâce à des pratiques adaptées à l'échelle de la parcelle.

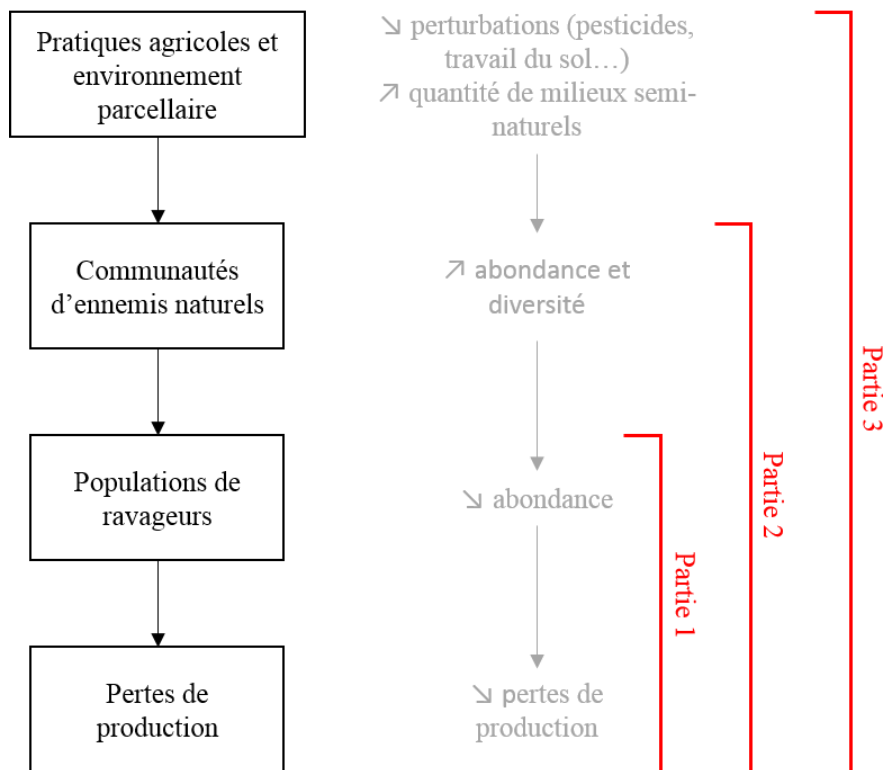


Figure 1 : Schéma simplifié de l'ensemble des relations de cause à effet étudiées durant cette thèse (en noir), des hypothèses classiques portant sur ces relations (en gris) et du positionnement des 3 grandes parties de cette thèse.



La Figure 1 présente le schéma logique sur lequel est construite la thèse. Les grandes hypothèses conduisant théoriquement des pratiques agricoles appropriées à de moindres pertes de récolte y sont indiquées. L'hypothèse la plus directe concerne le lien entre ravageurs et pertes de production : on suppose que quand le nombre de ravageurs diminue, le rendement obtenu augmente. On suppose ensuite qu'en augmentant l'abondance et la diversité spécifique des ennemis naturels, on réduit l'abondance des ravageurs. Enfin, on suppose qu'en réduisant les perturbations (*e.g.* pesticides, travail du sol) appliquées à la parcelle, on augmente l'abondance et la diversité des ennemis naturels (Figure 1). Ces hypothèses sont toutefois simplificatrices, en effet :

1. La relation entre populations de ravageurs et pertes de production est probablement non linéaire dans de nombreux cas et présente souvent des seuils, c'est-à-dire des densités de ravageurs à partir desquelles les pertes de production augmentent brutalement. Dans de nombreux modèles biologiques, la nuisibilité des ravageurs est encore mal déterminée.
2. L'abondance et la diversité des communautés d'ennemis naturels ne suffisent sans doute pas à expliquer leur effet sur les ravageurs. Leurs traits fonctionnels, c'est-à-dire les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques (*e.g.* taille, régime alimentaire, période d'activité...) déterminant leurs interactions avec les ravageurs, doivent sans doute être considérés, notamment pour la vision mécaniste des interactions qu'ils véhiculent.
3. L'effet des pratiques agricoles sur les ennemis naturels potentiels n'est généralement pas uniforme. Notamment, de nombreuses espèces passent au moins une partie de leur cycle biologique (typiquement l'hivernation) hors des parcelles agricoles, ce qui implique que les pratiques parcellaires ont peu d'effet sur eux durant ces périodes. Là encore, la prise en compte des traits fonctionnels, cette fois-ci en ce qu'ils déterminent la réponse des individus aux perturbations environnementales pourrait permettre de comprendre en quoi l'intensité, la période de réalisation et les caractéristiques précises des pratiques agricoles favorisent ou perturbent les ennemis naturels.

Ces hypothèses ont été testées sur les insectes ravageurs des brassicacées légumières et sur le cortège associé d'arthropodes prédateurs et parasitoïdes. Les essais ont été menés sur brocoli : *Brassica oleracea* var. *italica* Plenck et sur navet : *Brassica rapa* var. *rapa* L.. Les insectes ravageurs étudiés sont la mouche du chou : *Delia radicum* (L.) et les pucerons *Brevicoryne brassicae* (L.) et *Myzus persicae* (Sulzer). Enfin, une diversité d'ennemis naturels a été étudiée, avec une attention particulière accordée aux prédateurs épigés, groupe majoritairement constitué de carabes (Coleoptera : Carabidae), de staphylins (Coleoptera : Staphylinidae), d'araignées (Araneae) et d'opilions (Opiliones).

Ce projet de thèse a été soutenu par la **chaire d'entreprises AEI (pour « Agriculture Écologiquement Intensive »)**, consortium de coopératives agricoles (Agrial, Terrena, Triskalia) et d'établissements d'enseignement supérieur et de recherche agricole (ESA, Agrocampus-Ouest, Oniris, en partenariat avec l'INRA) créé en septembre 2011 dans l'objectif de mettre en pratique des principes d'agroécologie dans les systèmes alimentaires du grand

Ouest de la France. Une de ses missions est le pilotage de projets de recherche par le financement de stages de fin d'étude ou de thèses. Par le biais de ce financement, l'objectif était d'évaluer le potentiel du contrôle biologique en tant que réel levier de protection des cultures, c'est-à-dire en tant que solution économiquement viable pour les producteurs. Cet objectif a été poursuivi par la réalisation d'essais en parcelles expérimentales, permettant de tester les hypothèses présentées précédemment (Figure 1) et par le suivi de parcelles de producteurs durant ces trois années, afin d'évaluer le potentiel de régulation en situation de production et de tester l'effet d'une technique de lutte alternative compatible avec les contraintes pratiques des producteurs. Les essais en parcelles expérimentales ont été réalisés sur le site INRA du Rheu et sur une station expérimentale du Nord des Côtes d'Armor, totalisant 6 essais entre 2014 et 2016. Les suivis en parcelles de producteurs ont été effectués dans le bassin de Loudéac-Pontivy et dans les polders du Mont-Saint-Michel, pour un total de 15 parcelles suivies entre 2015 et 2017. C'est dans l'objectif d'évaluer, à court terme, les possibilités d'intensification du contrôle biologique, que nous nous sommes focalisés sur l'**échelle spatiale de la parcelle**, échelle à laquelle il est généralement plus facile et rapide d'agir qu'à l'échelle d'un ensemble de parcelles, impliquant plusieurs producteurs, ou d'un paysage agricole, pouvant impliquer d'autres types d'acteurs (propriétaires forestiers, syndicats de bassin versant...). Le présent document traite essentiellement des expériences effectuées en parcelles expérimentales. Un aperçu du travail effectué chez les producteurs est donné par les comptes-rendus annuels en annexe, et un second document sera produit ultérieurement dans l'objectif de vulgariser les résultats et d'intégrer les connaissances obtenues en parcelles de production.



# Introduction générale

## Contexte général

### 1 La lutte biologique : définition et fondements écologiques

#### 1.1 Protection intégrée des cultures et lutte biologique

Les premières remises en cause du modèle agricole mis en place à l'issue de la seconde guerre mondiale dans les pays industrialisés, reposant sur une utilisation importante d'intrants chimiques (pesticides et engrais essentiellement), ont porté sur la protection des plantes vis-à-vis des bioagresseurs<sup>1</sup>, et en particulier vis-à-vis des insectes ravageurs, cibles des premiers produits phytosanitaires organiques de synthèse. Celles-ci ont été effectuées tôt, avec une quantité importante de travaux scientifiques réalisés entre 1945 et 1960, synthétisés dans la revue précoce de Stern *et al.* (1959). Plusieurs points ont été soulevés par ces auteurs, soulignant les effets potentiellement indésirables de l'utilisation des pesticides tels que l'apparition de résistance chez les bioagresseurs ; la résurgence de bioagresseurs secondaires ou les risques d'utilisation des pesticides pour les agriculteurs (Stern *et al.* 1959). Dans l'optique de sortir d'une stratégie « tout chimique », ces auteurs ont développé le concept de **protection intégrée des cultures**, initialement définie comme une combinaison de la lutte biologique et de la lutte chimique vues non pas comme des possibilités exclusives, mais potentiellement complémentaires (Stern *et al.* 1959). Ce concept a largement été repris depuis et différentes typologies ont été développées pour synthétiser les principaux leviers de lutte contre les bioagresseurs (Eilenberg *et al.* 2001; Aubertot & Savary 2005; Deguine *et al.* 2016). On en distingue classiquement cinq:

- La **lutte chimique**, méthode la plus couramment utilisée à l'heure actuelle dans les systèmes agricoles des pays industrialisés.
- La **lutte culturale** correspond aux éléments du système de culture pouvant limiter le développement des bioagresseurs (Launais *et al.* 2014), par exemple l'implantation de couverts intermédiaires, les associations de culture ou le choix des dates de plantation ou de semis.
- La **lutte génétique** correspond à l'utilisation de plantes résistantes aux bioagresseurs, soit par des caractéristiques génétiques conférant une résistance intrinsèque, soit par la morphologie du couvert végétal produit par ses plantes moins propice au développement du bioagresseur.
- La **lutte physique** correspond aux méthodes permettant de supprimer mécaniquement les bioagresseurs ou d'empêcher qu'ils accèdent à la culture. L'exemple le plus courant est l'utilisation d'outils de travail du sol pour lutter contre les adventices.
- La **lutte biologique** correspond à l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par les bioagresseurs (IOBC/WPRS 1973). Ces organismes sont appelés ennemis naturels et peuvent être des prédateurs (*i.e.* organismes qui tuent et consomment des proies pour effectuer leur développement), des parasitoïdes (*i.e.*

---

<sup>1</sup> On appelle **bioagresseur** tout organisme dont l'activité a des conséquences délétères sur la physiologie de l'hôte (Pedigo *et al.* 1986). Cette définition englobe des adventices (*i.e.* flore spontanée concurrente de la culture), des bactéries, des champignons, des insectes, des mollusques (*e.g.* limaces), des virus, des mammifères (lapins, sangliers)...

organismes qui doivent réaliser une partie de leur cycle biologique à l'intérieur d'un hôte et dont le développement conduit à la mort de cet hôte) ou des agents pathogènes (champignons, bactéries ou virus) dont le développement conduit également à la mort de l'hôte.

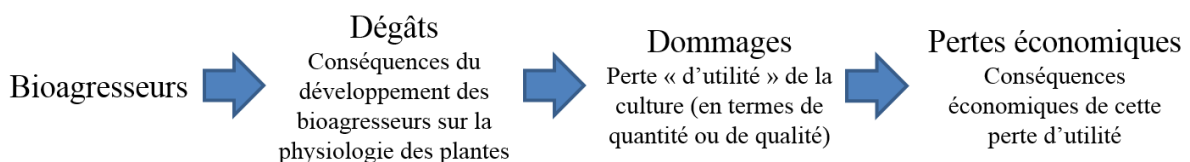
Ces différents leviers ont tous pour objectif une limitation des pertes économiques dues aux bioagresseurs. Nous détaillons dans l'encadré 1 les différentes notions définies pour décomposer l'effet des bioagresseurs sur les cultures, notions qui seront utilisées dans tout ce document. Trois grandes stratégies de lutte biologique ont été définies par Aubertot & Savary (2005) :

- La **lutte biologique classique** correspond à l'introduction d'ennemis naturels exotiques d'un bioagresseur, lui-même souvent exotique et introduit accidentellement.
- La **lutte biologique par augmentation** correspond à l'augmentation du nombre d'ennemis naturels grâce à l'introduction d'un petit nombre d'organismes censés se multiplier dans l'environnement (on parle aussi de lutte biologique par inoculation) ou d'un grand nombre d'organismes qui peuvent ou non se fixer dans l'environnement (on parle aussi de lutte biologique inondative).
- La **lutte biologique par conservation** correspond à la modification de l'environnement ou des pratiques agricoles dans un but de préserver et si possible de favoriser les populations d'ennemis naturels, qu'on ne manipule cette fois pas directement.

Dans cette thèse, nous nous sommes fixé pour objectif de développer les **connaissances nécessaires à la mise en pratique de la lutte biologique par conservation**.

Encadré 1 : Définition des notions importantes relatives à la nuisibilité des bioagresseurs

Zadoks (1985), puis Pedigo *et al.* (1986) plus particulièrement pour les insectes ravageurs, ont défini les différentes notions importantes pour décomposer la nuisibilité des bioagresseurs (figure ci-dessous). Le développement des bioagresseurs a des conséquences visibles sur la physiologie des plantes (surface racinaire ou foliaire consommée, diminution de la taille des plantes, retard dans l'apparition de certains organes ...) qui sont appelées **dégâts** (« injury » en anglais). Ces dégâts peuvent générer des **dommages** (« damage » ou « crop loss » en anglais, Zadoks 1985), c'est-à-dire une diminution du rendement par rapport au rendement accessible (*i.e.* niveau de production lorsque la culture est débarrassée de la contrainte phytosanitaire étudiée ; Savary 1991) attribuable à la quantité et / ou la qualité de la production récoltée. Deux paramètres entrent dans le calcul du rendement de n'importe quelle culture : le **nombre de produits récoltables par unité de surface**, qui peut s'exprimer en nombre d'épis/m<sup>2</sup>, en nombre de légumes/ha par exemple et **la masse de chaque produit** (ou lorsque les éléments récoltés sont petits comme pour les céréales, de plusieurs produits, typiquement le poids de mille grains), qui peut s'exprimer en kg/produit. On considérera dans ce document qu'on peut parler de dommage dès lors qu'une de ces composantes est significativement modifiée. Enfin, ces dommages peuvent se traduire en **pertes économiques** (Aubertot & Savary 2005 ; « loss » en anglais, Zadoks 1985) pour l'agriculteur, exprimées en €/ha par exemple. Il est à noter que la définition des pertes économiques ne fait pas intervenir le coût de protection des cultures, ces pertes correspondent uniquement à la différence entre la valeur de la production obtenue par unité de surface et la valeur de la production lorsque la culture est débarrassée de la contrainte phytosanitaire étudiée (Savary 1991).



Différents paramètres peuvent déterminer les conséquences des bioagresseurs sur les dégâts, des dégâts sur les dommages et enfin des dommages sur les pertes économiques. Dans le cas des insectes ravageurs, le **nombre d'individus** et le **type de phytophagie** (consommateurs de sève, défoliateurs, consommateurs des racines...) sont deux paramètres qui déterminent en bonne partie le niveau et le type de dégâts obtenus (Bardner & Fletcher 1974; Pedigo *et al.* 1986). Ensuite, la quantité de dégâts, l'organe récolté et le moment de l'attaque sont des caractéristiques pouvant déterminer l'intensité des dommages pour un certain niveau de dégâts (voir cependant Pedigo *et al.* 1986 pour une revue plus complète). Enfin, les critères de qualité (aspect des produits notamment) déterminent en bonne partie les pertes économiques dues à un certain niveau de dommages (Aubertot & Savary 2005) : si un lot récolté a une qualité non conforme à l'attente, le lot entier peut être refusé ; dans ces conditions, un agriculteur peut choisir de ne pas récolter sa parcelle... Dans ces deux cas, les pertes économiques sont totales alors que le rendement n'est pas nul.

## 1.2 Lutte biologique par conservation et services écosystémiques

Beaucoup de leviers potentiels pour la conception de ces systèmes agricoles plus durables consistent à maximiser les bénéfices que l'homme tire du fonctionnement naturel des agroécosystèmes <sup>2</sup>. Ces bénéfices ont été synthétisés dans la notion de « service écosystémique », définie lors du Millenium Ecosystem Assessment (2005) et ne concernent pas uniquement la production agricole, mais l'ensemble des activités humaines. Initialement, quatre grandes catégories de services ont été définies :

- Les **services de support** sont tous les processus naturels dont l'homme ne tire pas de bénéfice direct, mais qui sont indispensables à tous les autres services. On compte par exemple la formation des sols, la photosynthèse, le recyclage des nutriments par les réseaux trophiques...
- Les **services de production** (ou d'approvisionnement) correspondent aux bénéfices que l'homme tire du fonctionnement des écosystèmes via la fourniture de biens matériels : production de nourriture, de bois, de carburants, fourniture d'eau douce...
- Les **services de régulation** correspondent aux bénéfices que l'homme retire de la régulation naturelle de processus ou de populations, notamment de ceux potentiellement nuisibles aux hommes tels que l'érosion, les catastrophes naturelles, les populations de moustiques vecteurs de maladies, les bioagresseurs nuisibles aux cultures ou aux animaux d'élevage.
- Les **services culturels** enfin correspondent aux bénéfices non matériels que l'homme retire du fonctionnement des écosystèmes, tels que l'attrait touristique, la valeur esthétique, les aspects culturels...

Cette définition large considère sous le même terme « service » à la fois des **composantes** (*i.e.* des biens) de l'écosystème (blé, bois, eau potable, paysage...) et des **processus** (épuration de l'eau par une forêt, contrôle des organismes nuisibles par leurs ennemis naturels...). Par ailleurs elle englobe des biens et des processus dont les hommes bénéficient **directement** (eau potable, régulation naturelle des populations de moustiques vecteurs de virus...) ou **indirectement** (le rôle d'épuration joué par une forêt peut permettre d'avoir des eaux de bonne qualité indispensables à la pêche de loisir, la pollinisation ne bénéficie à la production agricole que via l'augmentation de production qu'elle permet...). Ce manque de précision dans la première définition a été pointé par de nombreux auteurs, faisant du concept de service écosystémique une notion très débattue en écologie (Boyd & Banzhaf 2007; Daily *et al.* 2009; Bommarco *et al.* 2013; Gos 2013; Kandziora *et al.* 2013). Une des principales vocations de ce concept est d'intégrer les services que les écosystèmes fournissent aux hommes dans les processus de décision (*i.e.* politique), qui font essentiellement appel à des données économiques chiffrées. L'objectif est donc de pouvoir traduire ces services en unité monétaire (Costanza *et al.* 1997; Losey & Vaughan 2006). Dans cette perspective, considérer des processus ou des biens intermédiaires dans l'évaluation pose le problème de leur double

---

<sup>2</sup> Un agroécosystème est un écosystème intégrant une parcelle agricole ou un ensemble de parcelles agricoles ainsi que les milieux semi-naturels (haies, bois, cours d'eau...) qui interagissent avec ces milieux cultivés, via des transferts d'organismes, de matière ou d'énergie (Rabb 1978 ; Altieri & Letourneau 1982). La surface considérée dépend donc des phénomènes étudiés.



comptage : au niveau intermédiaire mais aussi au niveau final, intégrés dans la quantité de biens fournis *in fine* (Boyd & Banzhaf 2007). Dans ce document, nous retiendrons la définition de Boyd & Banzhaf (2007) qui, si elle est relativement restrictive, présente l'avantage d'être claire : un service est une **composante** de (ou un bien fourni par) l'écosystème **directement consommée ou utilisée** par les hommes et contribuant à leur bien-être. Cette définition exclue les processus écosystémiques, et donc une large partie des « services » de régulation et de support initialement définis dans le Millenium Ecosystem Assessment (2005) dans la mesure où ils sont intermédiaires et ne participent qu'indirectement au bien-être humain. Le service est donc une **quantité**, qui doit pouvoir être **mesurée physiquement** et est à distinguer de sa valeur monétaire qui peut être obtenue grâce à des coefficients, en €/t ou €/m<sup>3</sup> par exemple (Boyd & Banzhaf 2007). Les différents termes définis dans ce paragraphe sont placés sur la Figure 2, dans le contexte de l'étude du service de régulation naturelle des bioagresseurs.

La lutte biologique par conservation consiste finalement à **maximiser le service de régulation fourni par les ennemis naturels des bioagresseurs**. Dans ce document, nous considérerons les expressions **régulation naturelle** et **contrôle biologique** comme synonymes. Le type de mesure auquel cela correspond (*i.e.* nombre de ravageurs supprimés ou gain de rendement obtenu) sera défini par les termes « processus » ou « service ». Lorsque l'on parle de l'utilisation de ce processus dans un objectif de protection des cultures, en tant que levier agronomique, on parlera de **lutte biologique**. Les traductions anglais – français pouvant être source de confusions, nous précisons que nous utiliserons, dans les parties rédigées en anglais, « **natural regulation** » pour traduire régulation naturelle et contrôle biologique alors que nous utiliserons « **biological control** » pour traduire lutte biologique.

### 1.3 Synthèse

Dans ce travail de thèse, nous allons nous intéresser à la **régulation naturelle** des **insectes ravageurs des cultures** qui est un service écosystémique majeur soutenant la production agricole. Plus précisément, nous nous focaliserons sur le service fourni par les macro-organismes prédateurs et parasitoïdes. L'objectif est de développer des connaissances nécessaires à la mise en pratique de la **lutte biologique par conservation**. Ce travail se place donc dans un contexte de protection intégrée des cultures.

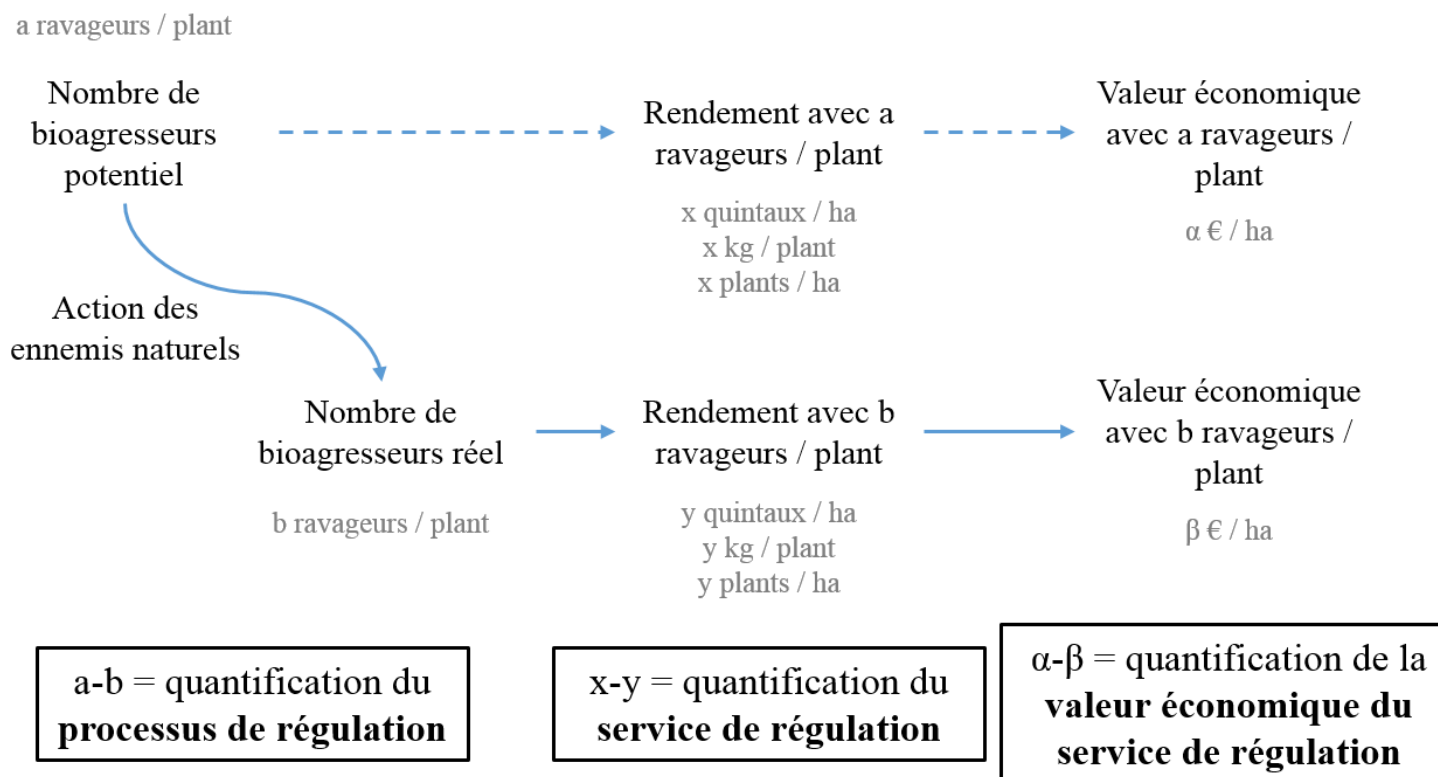


Figure 2 : Définition des notions de processus, service et valeur économique de la régulation naturelle des bioagresseurs. La notion centrale de service écosystémique est ici définie au sens de Boyd & Banzhaf (2007) : c'est une composante de l'écosystème qui est directement consommée ou utilisée par les hommes et qui contribue à leur bien-être. Dans ce cadre, la suppression d'un certain nombre de bioagresseurs par leurs ennemis naturels ne peut pas être considéré comme un service.

## 2 Pourquoi et comment mesurer le service de régulation naturelle ?

### 2.1 Pourquoi mesurer le service de régulation naturelle ?

Il existe un grand nombre d'articles traitant plus ou moins directement du service de régulation naturelle comme en attestent les nombreuses revues et méta-analyses produites sur le sujet (Symondson *et al.* 2002; Rusch *et al.* 2010; Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Macfadyen *et al.* 2015). Pourtant, l'adoption de méthodes de lutte biologique par conservation reste très limitée. Il y a en réalité un seul exemple de mesure mise en pratique dans cet objectif à large échelle, ce sont les bandes enherbées aménagées en milieu de parcelle pour servir de refuges aux prédateurs épigés (« beetle banks » en anglais) chez des agriculteurs du Royaume-Uni et d'autres pays d'Europe du Nord (Landis *et al.* 2000; Collins *et al.* 2002). D'autres pratiques comme l'implantation de bandes fleuries deviennent assez répandues mais restent encore au stade expérimental (Tschumi *et al.* 2015; Albert *et al.* 2017).

D'une manière générale, changer de pratiques nécessite d'avoir des références sur les conséquences attendues de ce changement. Du point de vue de l'agriculteur, les conséquences de pratiques de lutte biologique par conservation doivent se quantifier en termes de nombre de ravageurs supprimés et si possible en termes économiques, intégrant l'évolution attendue des pertes dues au ravageur et le coût des méthodes de lutte biologique. Or dans la majeure partie des études effectuées, la variable finale mesurée est le **nombre d'ennemis naturels** et / ou le **nombre de ravageurs** et non pas le **processus de régulation** (Macfadyen *et al.* 2015) c'est-à-dire le nombre (ou la proportion) de ravageurs éliminés par les ennemis naturels. Ainsi, sur les 46 études analysées par Chaplin-Kramer *et al.* (2011) concernant l'effet de la complexité du paysage agricole sur les bioagresseurs et leurs ennemis naturels, seulement 13 avaient mesuré l'effet des ennemis naturels sur les insectes ravageurs. La littérature sur le sujet du contrôle biologique est donc relativement abondante, mais une proportion importante ne répond pas à la question qui nous intéresse ici et qui est fondamentale pour évaluer le potentiel de la lutte biologique : **combien de bioagresseurs les ennemis naturels permettent-ils de supprimer ?**

La proportion d'études ayant mesuré le **service de régulation naturelle** tel que nous l'avons défini plus haut (Figure 2), c'est-à-dire en termes d'évolution du rendement, est encore plus faible. Toujours dans la revue de Chaplin-Kramer *et al.* (2011), seulement 3 études ont évalué les conséquences du développement des ravageurs sur les plantes (Thies & Tschamntke 1999; Thies *et al.* 2003, 2008), toutes évaluant la proportion de bourgeons de colza attaqués par les méligèthes et le nombre de gousses, sans d'ailleurs que les variations de ces quantités entre parcelles puissent être formellement attribuées à l'effet des ennemis naturels. Dans une autre revue, focalisée sur l'effet des prédateurs généralistes (*i.e.* consommant au moins 2 ordres d'arthropodes) sur les arthropodes ravageurs, Symondson *et al.* (2002) ont trouvé 181 études évaluant l'effet des prédateurs sur les ravageurs. Sur ces 181 études, 102 concernent des situations très particulières où une seule espèce de prédateur est testée contre un seul ravageur, souvent dans des microcosmes où ravageurs et prédateurs sont introduits (Symondson *et al.* 2002). Finalement, en reprenant la liste de références de cette revue, on trouve en réalité seulement **huit études** dans lesquelles l'effet des prédateurs est évalué sur au moins un aspect du rendement (et généralement aussi sur les populations de ravageurs). Depuis cette revue (2002

inclus), nous avons trouvé **29 études** évaluant le service de régulation naturelle assuré par des prédateurs. Parmi ces 37 études, 26 (70%) ont été effectuées en culture annuelle de plein champ (Tableau 1) et 11 ont été effectuées sur d'autres types de cultures (Tableau 2). Les cultures, ravageurs et prédateurs étudiés dans chaque article sont détaillés dans le Tableau S 1 (annexe 1). Dans l'ensemble, 78% de ces études (29 sur 37) démontrent un effet significatif des prédateurs sur la production de la culture. Parmi les 37 études, seulement 19 ont été effectuées en conditions de colonisation naturelle du ravageur et des prédateurs, *i.e.* dans des conditions représentatives du service de régulation ambient, dont **14 en cultures annuelles de plein champ**. Des travaux supplémentaires sur la quantification du processus et du service de régulation des insectes ravageurs sont donc nécessaires, en particulier dans des conditions de colonisation naturelle, de sorte à limiter les biais potentiels dus à l'introduction d'un nombre fixe de ravageurs. En effet, outre la démonstration de l'intérêt du service de régulation dans certaines situations, il faut être capable de déterminer, sur une diversité de ravageurs, la **variabilité de ce service** entre années et entre régions.

Pour que la lutte biologique devienne un levier de protection des cultures largement mobilisé, il est donc nécessaire d'évaluer la régulation naturelle sur le nombre de bioagresseurs retirés et sur le gain de rendement obtenu. *In fine*, on peut prédire que des méthodes de lutte biologique par conservation (soit via des pratiques, soit via des organisations paysagères) ne seront adoptées à large échelle que si l'on montre que les pertes de production sont suffisamment basses pour qu'un traitement ne soit pas économiquement justifié (au moins dans la plupart des cas) ou si l'on choisit politiquement de prendre en charge financièrement et collectivement les pertes dues aux changements de pratique (Etrillard 2016), qu'il reste nécessaire de quantifier.

Tableau 1 : Synthèse des études ayant évalué le service de régulation fourni par les prédateurs d'arthropodes ravageurs en culture de plein champ.

| <b>Ravageur : infestation naturelle ou artificielle (e.g. proies sentinelles)</b> | <b>Prédateurs : colonisation naturelle ou artificielle (i.e. introduction)</b> | <b>Référence</b>                |
|---|--|---------------------------------|
| Artificielle  | Artificielle   | Biever & Chauvin (1992)         |
|   | Naturelle  | Wei <i>et al.</i> (1995)        |
|   |  | Cardinale <i>et al.</i> (2003)  |
|   |  | Harvey & Eubanks (2004)         |
|   |  | Seagraves & McPherson (2006)    |
|   |  | Figueiredo <i>et al.</i> (2006) |
|   |  | Costamagna <i>et al.</i> (2007) |
|   |  | Costamagna <i>et al.</i> (2008) |
| Lee & Edwards (2012)  |  |                                 |
| Naturelle   | Artificielle   | Gould & Jeanne (1984)           |
|   |  | Grundy & Maelzer (2002)         |
|   |  | Tomson <i>et al.</i> (2017)     |
|   | Naturelle  | Helenius (1990)                 |
|   |  | Stam & Elmosa (1990)            |
|   |  | Holland <i>et al.</i> (1996)    |
|   |  | Snyder & Wise (1999)            |
|   |  | Snyder & Wise (2001)            |
|   |  | Vichitbandha & Wise (2002)      |
|   |  | Östman <i>et al.</i> (2003)     |
|   |  | Liere <i>et al.</i> (2015)      |
|   |  | Suenaga & Hamamura (2015)       |
|   |  | Douglas <i>et al.</i> (2015)    |
|   |  | Maine & Boyles (2015)           |
|   |  | Tschumi <i>et al.</i> (2016)    |
| Birkhofer <i>et al.</i> (2016)  |  |                                 |
| Sutter <i>et al.</i> (2018)   |  |                                 |

Tableau 2 : Synthèse des études ayant évalué le service de régulation fourni par les prédateurs d'arthropodes ravageurs sur des cultures sous serre ou sur cultures arboricoles (café, cacao, huile de palme).

| <b>Ravageur : infestation naturelle ou artificielle (e.g. proies sentinelles)</b> | <b>Prédateurs : colonisation naturelle ou artificielle (i.e. introduction)</b> | <b>Référence</b>               |
|---|--|--------------------------------|
| Artificielle  | Artificielle   | Opit <i>et al.</i> (2004)      |
|   |  | Parolin <i>et al.</i> (2015)   |
|   | Naturelle  | Denmead <i>et al.</i> (2017)   |
| Naturelle   | Artificielle   | Shipp and Wang (2003)          |
|   |  | Jess & Schweizer (2009)        |
|   |  | Weintraub <i>et al.</i> (2011) |
|   | Naturelle  | Maas <i>et al.</i> (2013)      |
|   |  | Wielgoss <i>et al.</i> (2014)  |
|   |  | Anato <i>et al.</i> (2015)     |
|   |  | Gras <i>et al.</i> (2016)      |
|   |  | Cahenzli <i>et al.</i> (2017)  |

## 2.2 Comment mesurer le processus et le service de régulation des insectes ravageurs ?

Il est dans un premier temps nécessaire de préciser que lorsque l'objectif d'une étude est d'évaluer le **service de régulation des bioagresseurs**, il est obligatoire de travailler dans des conditions réalistes de production, dans la mesure où ce qui nous intéresse est la variation du rendement en fonction des caractéristiques des ennemis naturels. En revanche, lorsque l'objectif est seulement d'évaluer le **processus de régulation**, c'est-à-dire de quantifier le nombre de ravageurs supprimés, il est envisageable de travailler dans des conditions de production moins réalistes, voire en laboratoire.

**Au laboratoire** il est possible de considérer de manière analogue les interactions proies – prédateurs et hôtes – parasitoïdes. On connaît en effet le nombre de proies (resp. d'hôtes) et de prédateurs (resp. de parasitoïdes) en début et en fin d'expérience. La différence entre les nombres de proies initiaux et finaux (resp. le nombre d'hôtes parasités) nous donne le nombre de bioagresseurs supprimés. En revanche, **en conditions naturelles** il est nécessaire de différencier les méthodes permettant de quantifier les interactions hôtes-parasitoïdes de celles permettant de quantifier les interactions proies-prédateurs. Le cycle de développement des parasitoïdes implique une consommation intégrale des tissus de l'hôte, mais préserve généralement sa cuticule externe. Il reste donc souvent possible de déterminer l'espèce (ou le genre, la sous-famille...) qui a été parasitée. En prélevant l'organisme parasité au bon moment et en déterminant le parasitoïde à son émergence, on a également accès à l'identité de l'ennemi naturel. On peut donc analyser assez simplement le nombre d'individus parasités par une espèce donnée ou le taux de parasitisme dû à cette espèce. Toutefois, la manière dont est obtenu le taux de parasitisme a une importance (Navasse 2016) : dans les premières phases du développement du parasitoïde, l'hôte reste vivant, son aspect n'est pas modifié et le parasitisme est visuellement indétectable. Ainsi, l'évaluation d'un taux de parasitisme basé sur l'aspect des hôtes, méthode fréquemment utilisée car rapide, peu coûteuse et potentiellement non destructive (lorsque les hôtes sont facilement accessibles), peut conduire à une sous-estimation du nombre réel d'hôtes parasités. Pour pallier ce problème, il est possible de disséquer les hôtes à la recherche des œufs ou des larves de parasitoïdes (*e.g.* Rusch *et al.* 2011) et il est possible de rechercher l'ADN des parasitoïdes à l'intérieur des hôtes grâce à des marqueurs spécifiques (Derocles *et al.* 2011; Navasse 2016).

Contrairement au parasitisme, il reste souvent peu de traces de la prédation. De nombreux auteurs ont toutefois essayé d'identifier les proies de divers arthropodes prédateurs en identifiant le contenu des tubes digestifs soit via la reconnaissance morphologique des restes de proies (Sunderland 1975; Sunderland & Vickerman 1980), soit via la recherche de traces moléculaires, protéines ou ADN essentiellement (Coaker & Williams 1963; Symondson 2002; Hosseini 2007; Staudacher *et al.* 2016). Jusqu'à maintenant, aucune de ces méthodes ne permet de quantifier le nombre de ravageurs consommés par ennemi naturel.

### 2.2.1 Des méthodes pour évaluer le processus de régulation

Un nombre important d'études effectuées au laboratoire ont évalué le nombre de proies consommées par prédateur (ou le nombre d'hôtes parasités par parasitoïdes <sup>3</sup>) et par unité de temps (e.g. Holling 1959b; Fathipour *et al.* 2006; Butt & Xaaceph 2015), une métrique connue sous le terme de **réponse fonctionnelle** (Holling 1959a, b). Trois grands types de réponse fonctionnelle ont été définis (Holling 1959b; Heisswolf *et al.* 2009), chacun prédisant une augmentation du nombre de proies consommées par prédateur lorsque le nombre de proies initialement disponibles augmente, jusqu'à un seuil à partir duquel le nombre de proies consommées par prédateur reste constant (Figure 3). L'utilisation des modèles mathématiques établis (équation du disque de Holling par exemple, Holling 1959a) sur les données acquises permet d'estimer des paramètres relatifs au temps de manipulation et de recherche de la proie, reflétant ainsi les mécanismes importants dans le processus de prédation. En revanche ce type de réponse est très difficile à obtenir au champ (Heisswolf *et al.* 2009) vue la quantité de paramètres qu'il est nécessaire de maîtriser ou de déterminer expérimentalement (nombre de proies initialement disponibles, nombre de prédateurs ayant prospecté la zone d'étude...). Finalement, les études menées au laboratoire apportent des informations intéressantes sur le processus de prédation, mais ne disent rien du nombre de proies consommées en conditions naturelles car de nombreux paramètres peuvent modifier la réponse (notamment le degré de spécialisation des prédateurs en présence d'une diversité de proies).

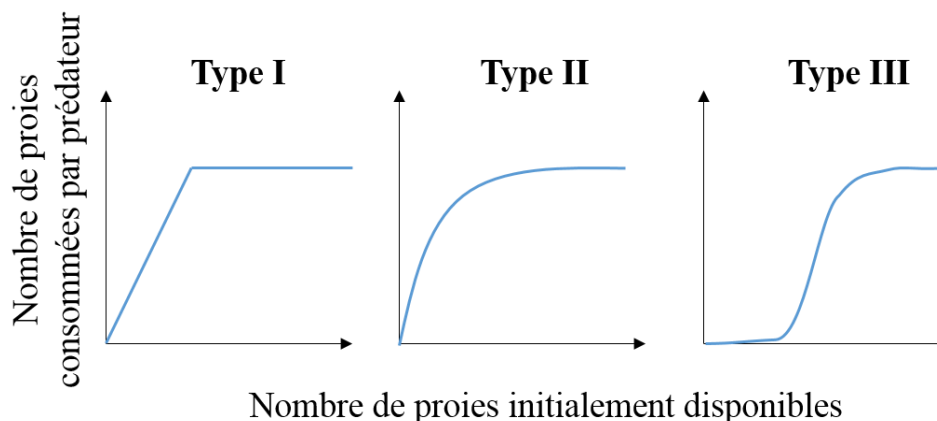


Figure 3 : Représentation graphique des 3 principaux types de réponses fonctionnelles attendues dans les relations proies – prédateurs et hôtes – parasitoïdes (repris de Holling 1959b).

En conditions naturelles, la méthode la plus simple pour évaluer le nombre de ravageurs consommés par les prédateurs (*i.e.* le processus de régulation) consiste à utiliser des **cartes de prédation**, généralement de petites surfaces de papier abrasif sur lesquelles sont collées des proies mortes (Östman *et al.* 2001; Ameixa & Kindlmann 2008; Bertrand *et al.* 2016). Le principe général de la méthode consiste donc à introduire un certain nombre de proies dans le milieu étudié, à attendre quelques jours et à compter le nombre de proies restantes à la fin de

<sup>3</sup> Pour alléger la rédaction de ce paragraphe, nous utiliserons simplement l'exemple de la relation « proie-prédateur » dans la mesure où la relation « hôte-parasitoïde » est directement analogue lorsqu'on travaille au laboratoire (§2.2).



l'expérience. La simplicité de la méthode vient du fait que le nombre de proies ne peut ni augmenter ni diminuer pour une cause indépendante de la prédation et le nombre d'individus retirés peut directement être interprété comme de la prédation. Cette méthode est aussi beaucoup utilisée pour évaluer la consommation de graines d'adventices par les arthropodes granivores (Brust & House 1988; Westerman *et al.* 2003; Trichard *et al.* 2014; Petit *et al.* 2017). Cependant, la méthode utilisée est susceptible de biaiser la mesure du processus de régulation obtenu (Zou *et al.* 2017). D'abord parce qu'une bonne partie des composantes de l'interaction proie-prédateur (détection de signaux chimiques, de mouvements...) sont biaisées par le collage de proies mortes. Ensuite parce que le positionnement des proies, généralement à la surface du sol, est peu réaliste par rapport à leur situation normale. Enfin parce que l'agrégation des proies à un même endroit est souvent peu représentative de la densité et de la répartition réelles dans une parcelle. Il est impossible d'aller jusqu'à la mesure du service de régulation avec cette méthode dans la mesure où les bioagresseurs n'attaquent pas les plantes.

### *2.2.2 Des méthodes pour évaluer le processus et le service de régulation*

Plusieurs méthodes consistent à comparer une modalité expérimentale dans laquelle les ennemis naturels que l'on souhaite étudier sont retirés grâce à diverses méthodes et un témoin (Luck *et al.* 1988; Symondson *et al.* 2002; Birkhofer *et al.* 2017). Le principe consiste alors à comparer les dynamiques de populations des ravageurs étudiés (via les taux de mortalité, le nombre de ravageurs en fin d'expérience...) dans les deux modalités pour quantifier la contribution des ennemis naturels exclus au contrôle biologique du ravageur étudié (Figure 4). De manière analogue, on compare les rendements obtenus dans ces deux situations pour quantifier le service de régulation. En pratique, ces **méthodes d'exclusion** (voir Luck *et al.* 1988 pour une synthèse sur la question) peuvent être de deux types : **chimique** par l'application d'insecticides, essentiellement contre les ennemis naturels épigés (Wright *et al.* 1960; Luck *et al.* 1988), **ou physique**, en général grâce à l'utilisation de cages restreignant l'immigration des individus selon leurs traits de dispersion et/ou leur taille. On trouve essentiellement quatre méthodes d'exclusion physique dans la littérature : l'exclusion des vertébrés (souvent petits mammifères) grâce à des cages à larges mailles (*e.g.* Menalled *et al.* 1999) ; l'exclusion des arthropodes volants, grâce à des filets à maille fine (*e.g.* Smith & De Bach 1942) ; l'exclusion de vertébrés volants (oiseaux, chauve-souris) grâce à des filets à maille large (*e.g.* Gras *et al.* 2016) et l'exclusion des arthropodes épigés grâce à des barrières partiellement enterrées (*e.g.* Hopper *et al.* 1995; Gontijo *et al.* 2015). Dans la Figure 4, il est important de noter que dans les deux modalités on part du même nombre potentiel de bioagresseurs, ce qui signifie que le dispositif d'exclusion utilisé ne doit pas modifier le processus d'infestation par le ravageur, ou au minimum que ce biais doit être quantifié. De même, il est nécessaire, pour évaluer le service de régulation, que les principaux facteurs d'élaboration du rendement (richesse minérale du sol, teneur en eau, ensoleillement, température...) soient constants dans les deux modalités.

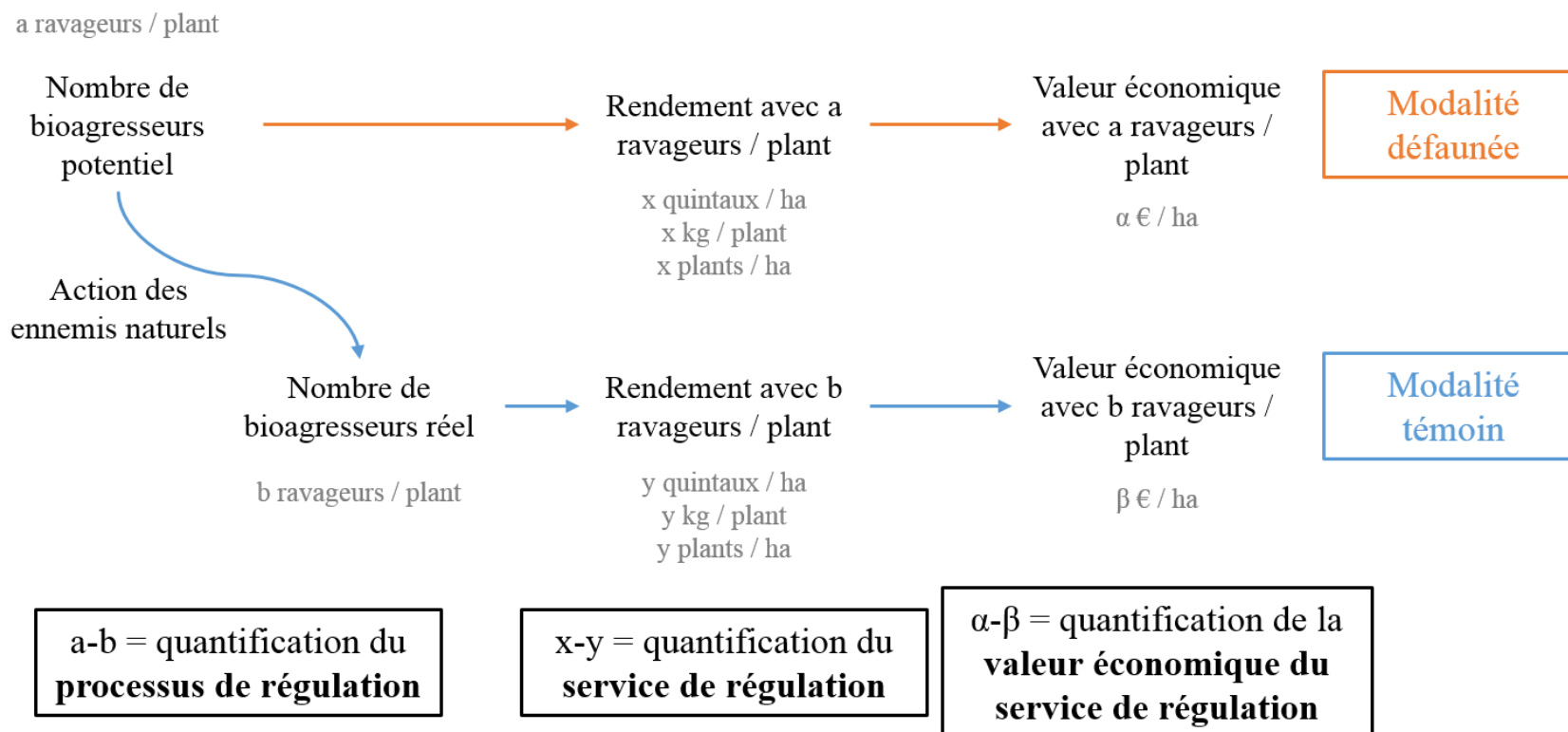


Figure 4 : Schéma du principe de la méthode de quantification de l'efficacité des ennemis naturels par la comparaison entre une modalité où on les retire (« défaunage ») et une modalité témoin (communauté présente naturellement).

L'étude du processus et du service de régulation peut se faire sur des populations naturelles de ravageur (*e.g.* Edwards *et al.* 1979; Chiverton 1987b) ou sur des populations artificiellement introduites (*e.g.* Costamagna *et al.* 2015; Rusch *et al.* 2015). L'avantage de la première méthode est d'aboutir à une **quantification du processus et du service « réels »** de régulation. En revanche, la forte hétérogénéité de l'infestation des parcelles agricoles par les insectes ravageurs complique la quantification de l'écart entre modalité d'exclusion et témoin, qui ne peut être précise sur une parcelle donnée qu'en faisant un grand nombre de comptages. L'utilisation de proies artificiellement introduites permet en revanche un calcul plus précis du taux de mortalité puisque l'effectif initial est connu, mais la valeur obtenue n'est qu'un **estimateur du véritable processus ou service de régulation naturelle**, en particulier parce que le nombre de ravageurs introduits n'est pas toujours réaliste en comparaison de l'infestation moyenne de la parcelle dans laquelle ils sont introduits. Par ailleurs le mode d'apport est souvent éloigné des conditions d'infestation naturelle et peut placer la proie dans des conditions de sensibilité anormalement élevées aux ennemis naturels ou aux conditions abiotiques (froid, dessiccation...).

### *2.2.3 Le processus de régulation ne se traduit pas nécessairement en service : la nuisibilité des bioagresseurs et la fonction de dommages*

La fourniture d'un **service** de régulation significatif (*i.e.* différent de 0) par les ennemis naturels des bioagresseurs dépend de deux paramètres : 1) de la fourniture d'un **processus** de régulation significatif et 2) de l'effet de la diminution de densité du bioagresseur sur la production des plantes (Figure 1). Ce second paramètre correspond à l'analyse de la **nuisibilité** des bioagresseurs, dont le vocabulaire spécifique a déjà été défini (encadré 1). Si cela paraît être un lien direct, relativement simple à établir, l'effet des ravageurs (ou des dégâts qu'ils infligent aux plantes) sur les dommages est en réalité complexe et dépend de plusieurs paramètres (Bardner & Fletcher 1974; Fenemore 1984; Pedigo *et al.* 1986). Précisément, cette relation dégâts – dommages est définie comme la **fonction de dommages** (Zadoks 1985; Aubertot & Savary 2005). Poston *et al.* (1983) en ont défini deux grands types : une **réponse sensible** pour laquelle les dommages augmentent linéairement avec les dégâts et une **réponse tolérante** où la fonction de dommages est sigmoïde décroissante (Figure 5).

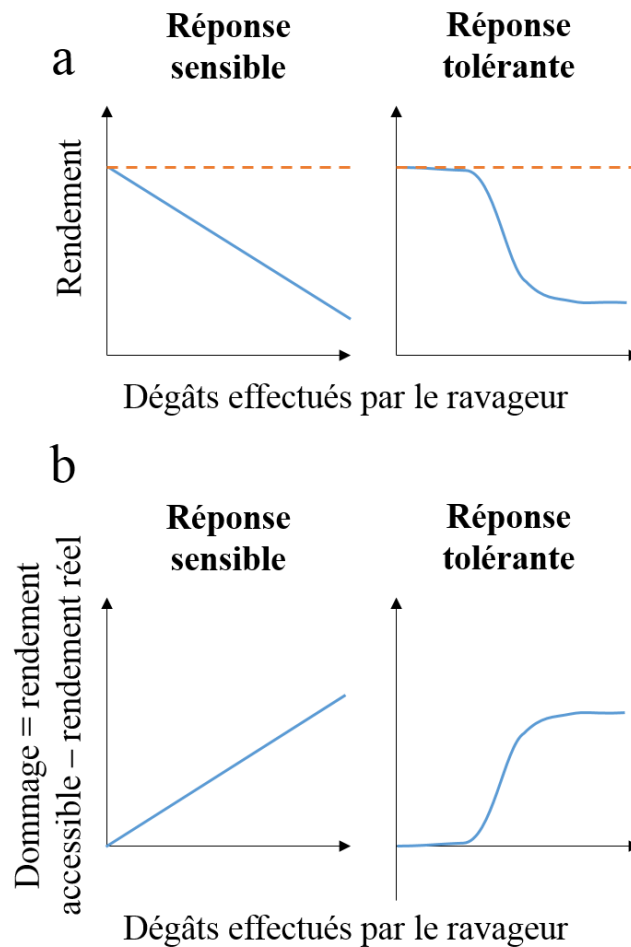


Figure 5 : Deux grands types de fonction de dommage (repris de Poston *et al.* 1983) selon que l'on considère le rendement (a) ou les dommages (*i.e.* écart au rendement accessible ; b) en variable réponse. Le trait tireté orange représente le rendement accessible (*i.e.* le rendement obtenu lorsque la plante est débarrassée de la contrainte phytosanitaire étudiée ; Savary 1991).

Fenemore (1984) liste quatre facteurs déterminant la forme de cette fonction de dommages chez les insectes ravageurs :

- La **partie de la plante attaquée** en relation avec la partie de la plante qui est commercialisée. On parle de **dégâts directs**<sup>4</sup> lorsque le ravageur attaque l'organe de la plante qui est commercialisé alors qu'on parle de **dégâts indirects** lorsque le ravageur attaque un organe non commercialisé. Dans les modèles biologiques où le ravageur inflige des dégâts directs à la plante, on observe souvent une réponse sensible (Poston *et al.* 1983), surtout quand l'aspect du produit récolté a une importance.
- Le **moment où le ravageur inflige des dégâts** à la plante, par rapport à son stade de développement. Les plantules sont souvent particulièrement sensibles à l'attaque des ravageurs, dont les dégâts (souvent indirects, car organes de récolte non formés) sont susceptibles de faire mourir la plante. Durant la principale phase de croissance, la plante

<sup>4</sup> Cette typologie « dégâts directs / dégâts indirects » est également utilisée dans d'autres situations, notamment pour catégoriser les dégâts d'hémiptères (e.g. pucerons). Dans ce document, sauf précisions contraires, nous utiliserons les notions de dégâts directs et indirects telles que définies par Fenemore (1984).

peut souvent tolérer une certaine quantité de ravageurs. Les plantes peuvent enfin redevenir sensibles aux attaques de ravageurs en fin de développement, au moment de la formation des organes de récolte (Figure 6).

- La **nature des dégâts** : insectes défoliateurs, piqueurs-suceurs (*e.g.* consommateurs de sève élaborée), insectes consommateurs des racines.
- Les **conditions environnementales** : l'hypothèse dominante est que des plantes placées dans des conditions de croissance optimales subissent, à niveau de dégâts fixé, moins de dommages que des plantes placées dans des conditions où des facteurs de croissance sont limitants (Maschinski & Whitham 1989).

La Figure 6 représente schématiquement différents types de fonctions de dommages (correspondant à des réponses sensibles ou tolérantes) qui peuvent être attendues selon le stade de développement des plantes et selon le type de dégâts subis par la plante (exemple des céréales, modifié à partir de Fenemore 1984). Dans l'ensemble la réponse tolérante semble être la plus fréquente, surtout dans le cas de dégâts indirects (Poston *et al.* 1983). Il y a ainsi de nombreux cas où les bioagresseurs ne sont pas effectivement nuisibles aux cultures, *i.e.* ne génèrent pas de dommages, en tout cas dans les densités naturelles. Rosenheim *et al.* (1997) montrent par exemple qu'*Aphis gossypii* n'est pas nuisible sur coton en Californie avant floraison, grâce aux capacités de compensation des plantes (ici probablement via une diminution de croissance aux niveaux des méristèmes secondaires) et grâce à la régulation naturelle des populations de pucerons.

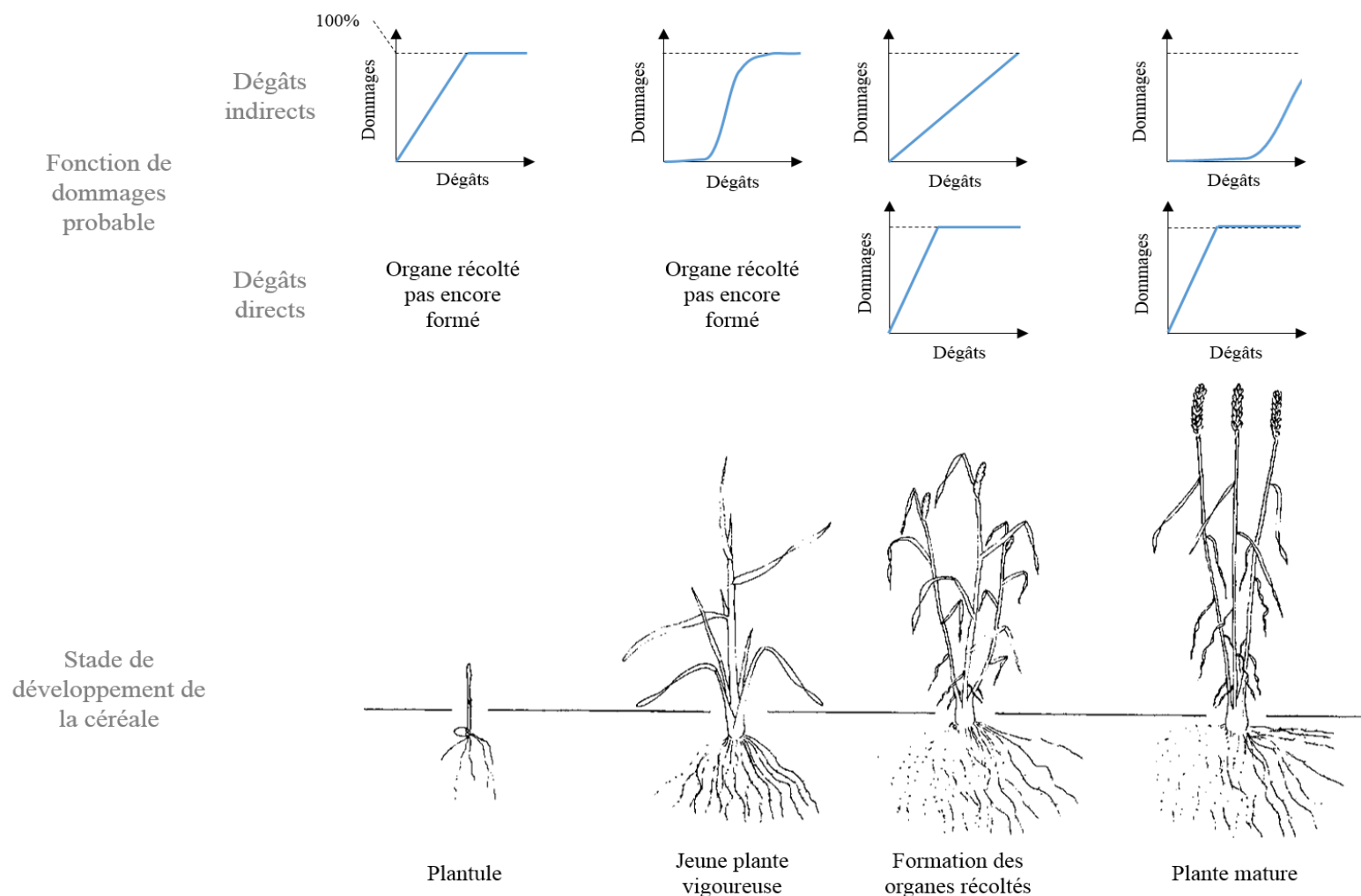


Figure 6 : Représentation schématique des différentes fonctions de dommage attendues selon le stade de développement de la plante attaquée (ici une céréale) et en fonction de l'organe attaqué : dans cet exemple, on a des dégâts directs si le ravageur attaque directement les fleurs et / ou les épis (e.g. *Sitobion avenae*, *Sitodiplosis mosellana*, *Contarinia tritici*) et des dégâts indirects si le ravageur attaque les feuilles, les tiges ou les racines (e.g. *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum*, *Agriotes lineatus*). Schéma adapté de Fenemore (1984).

Lorsqu'on utilise des méthodes d'exclusion pour quantifier le service de régulation des ravageurs, on compare deux situations. On a donc deux moyennes (avec la variabilité associée) correspondant à deux points sur la fonction de dommages. Si ces deux points se situent en début / en fin de réponse tolérante, ou en fin de réponse sensible (Figure 5), il est très probable d'avoir un service nul. Lorsqu'on souhaite quantifier le service de régulation des ravageurs par leurs ennemis naturels, il est donc préférable de **se placer dans des conditions où le ravageur est suffisamment abondant pour être dans la phase croissante de la fonction de dommages**. Cette question de conception expérimentale peut être résolue par la connaissance des sites d'étude (suivis de long terme de l'infestation des cultures par les ravageurs via des dispositifs comme le Bulletin de Santé du Végétal, ou expériences précédentes par exemple) et / ou par la connaissance de la fonction de dommage sur le modèle biologique étudié. Nous avons vu que la fonction de dommage était dépendante de nombreux paramètres, et il paraît difficile de déterminer l'importance de chacun de ces paramètres sur une diversité de modèles biologiques. Toutefois, il reste assez surprenant de voir le manque de données disponibles concernant ce lien dégâts (dans certains cas, la densité de ravageurs peut être considérée comme un estimateur fiable des dégâts) – dommages sur les insectes ravageurs.

Plusieurs facteurs rendent compliquée l'estimation d'une fonction de dommage en conditions de plein champ. En infestation naturelle, les densités de ravageurs par plante (et / ou les dégâts générés) peuvent couvrir une gamme de valeurs insuffisante pour établir une fonction de dommage complète, *i.e.* focalisation sur une portion seulement de la courbe (Poston *et al.* 1983). Par ailleurs le moment de l'infestation (qui, nous l'avons vu plus haut, peut déterminer le niveau des dommages pour un niveau de dégât donné) est généralement variable d'une plante à l'autre et il n'est pas toujours possible de le connaître (le comptage des ravageurs, notamment souterrains, est souvent destructif). Enfin, il n'est tout simplement pas toujours possible de connaître le nombre de ravageurs ayant attaqué une plante, typiquement lorsque les ravageurs sont mobiles et attaquent plusieurs plantes (*e.g.* altises, méligèthes) et les dégâts directs ne sont pas toujours facilement quantifiables non plus. Il est finalement souvent nécessaire de passer par des **expérimentations en conditions contrôlées pour établir une ou des fonctions de dommages**. Ainsi, Rogers & Brier ont établi des fonctions de dommages pour les attaques d'*Helicoverpa armigera* sur soja à deux stades du développement de la culture : avant formation des gousses (Rogers & Brier 2010b) et pendant le remplissage des gousses (Rogers & Brier 2010a). Différentes densités de ravageurs (chenilles) ont été introduites, de manière synchrone dans chacune des expériences, dans des cages installées au champ, empêchant l'accès des ennemis naturels et d'autres ravageurs. De manière cohérente avec la théorie présentée plus haut (Figure 6), les auteurs obtiennent une réponse sensible aux dégâts lorsque le ravageur attaque la plante durant le remplissage des gousses tandis qu'ils obtiennent une réponse tolérante lorsque le ravageur attaque durant la phase végétative. Cette expérience permet de déterminer que, lorsque l'infestation par *H. armigera* a lieu durant la phase végétative, il n'est pas nécessaire d'obtenir un contrôle intégral du ravageur : la plante est capable de supporter une certaine quantité de chenilles sans que la production soit affectée (Rogers & Brier 2010b). Cela permet donc, dans le cadre de recherche de méthodes de lutte alternative à efficacité obligatoirement partielle comme la lutte biologique par conservation, de comparer la diminution de populations de ravageurs assurée par les ennemis naturels au niveau de

populations acceptable pour les agriculteurs. Ce nombre de ravageurs résiduels acceptable peut être calculé à partir de données économiques par une méthode de type coût – bénéfice (encadré 2).

*Encadré 2 : Seuils économiques de nuisibilité*

Initialement, les travaux évaluant la nuisibilité des bioagresseurs, à savoir les dégâts, dommages ou pertes engendrés, ont essentiellement eu pour objectif de déterminer la densité de bioagresseurs (ou l'ampleur des dégâts générés par ceux-ci) à partir de laquelle la valeur économique des pertes devenait supérieure au coût du traitement phytosanitaire disponible (El Titi 1979; Rogers & Brier 2010b, a; Chasen *et al.* 2015). Ce seuil est appelé **seuil de nuisibilité économique** « **Economic Injury Level** », abrégé « **EIL** » en anglais (Stern *et al.* 1959; Pedigo *et al.* 1986; Caussanel 1989). Compte tenu du temps nécessaire pour mettre en œuvre le traitement et pour que ce traitement fasse effet, agir lorsque la densité de bioagresseurs dépasse ce seuil peut être insuffisant pour limiter les pertes dus à ceux-ci. Ainsi, un seuil complémentaire définit la densité de bioagresseurs à partir de laquelle il faut agir de sorte à ce que le nombre de bioagresseurs ne dépasse pas l'EIL, un seuil appelé « **Economic Threshold** » (Stern *et al.* 1959; Pedigo *et al.* 1986), abrégé « **ET** » en anglais (à notre connaissance, aucune traduction largement acceptée n'existe en français).

Toutefois, ces seuils ne sont réellement pertinents que lorsque la principale méthode de lutte envisagée est rapide à mobiliser et très efficace, ce qui convient tout à fait dans le cadre du raisonnement de la lutte chimique (Pedigo *et al.* 1986). Ils sont en revanche d'une faible utilité lorsque ces leviers ne sont plus disponibles (retrait de substances actives par exemple) et qu'on souhaite mobiliser des leviers préventifs à efficacité partielle comme la lutte biologique par conservation. Par ailleurs, cette expression économique de la nuisibilité n'est généralement valable que pendant une courte période, car le prix des denrées agricoles et des produits phytosanitaires autorisés peut varier largement d'une année sur l'autre (Pedigo *et al.* 1986). C'est donc plutôt la relation entre densité de bioagresseurs et dégâts / dommages qui nous intéresse, sachant qu'il est toujours possible, *a posteriori*, d'utiliser des données économiques actualisées pour calculer ces seuils économiques (Bligaard 1999).



### 2.3 Synthèse

Malgré le nombre important d'études effectuées sur le thème général de la régulation naturelle des bioagresseurs, beaucoup se sont limitées à l'analyse des communautés d'ennemis naturels (notamment en termes d'abondance, mais voir 3.2) et peu ont en réalité quantifié les métriques permettant d'évaluer l'effet de ces communautés sur les bioagresseurs, à savoir le nombre de bioagresseurs supprimés (processus de régulation) et le gain de rendement obtenu (service de régulation). En conséquence, on sait peu de choses, sur de nombreux modèles biologiques, de **l'effet des communautés naturelles de prédateurs et de parasitoïdes sur les ravageurs** (processus de régulation) **et sur les pertes de production qu'ils engendrent** (service de régulation).

En conditions naturelles, la mesure du service de régulation des ravageurs passe presque obligatoirement par l'utilisation de **dispositifs d'exclusion** par lesquels l'abondance des ennemis naturels est expérimentalement réduite. La comparaison avec un témoin permet **d'évaluer le service de régulation** obtenu grâce à une communauté d'ennemis naturels (celle qu'on a choisi de retirer ou d'enrichir expérimentalement).

Lorsqu'on souhaite évaluer le service de régulation assuré par les ennemis naturels des bioagresseurs, il est nécessaire, non seulement de se placer dans des **conditions de production réalistes**, mais également de travailler dans des **conditions où le ravageur génère des dommages quantifiables**. L'utilisation de méthodes d'exclusion ne permet toutefois que de déterminer deux points dans les fonctions de dommages propres aux ravageurs étudiés. Si l'on souhaite déterminer des effets de seuil dans la relation ravageurs – dégâts – dommages, notamment les densités minimales de ravageurs à partir desquelles il y a des dommages, il est nécessaire de mettre en place des essais dédiés. L'identification de ce type de seuil est intéressante en ce qu'elle permet de **comparer la réduction du nombre de ravageurs obtenue** grâce aux ennemis naturels au **nombre maximal acceptable pour les agriculteurs**.

### 3 Quelles caractéristiques des ennemis naturels déterminent le service de régulation qu'ils fournissent ?

#### 3.1 La lutte biologique par conservation repose sur des communautés d'ennemis naturels

Historiquement, l'intérêt pour la lutte biologique vient d'exemples d'introductions réussies d'ennemis naturels exotiques pour lutter contre des ravageurs eux-mêmes accidentellement importés (*i.e.* lutte biologique classique). C'est le cas par exemple de l'introduction, en 1889, de la coccinelle *Rodolia cardinalis* pour lutter contre les populations de cochenilles australiennes (*Icerya purchasi*) en Californie (Doutt 1964). Par ailleurs, la lutte biologique inondative, essentiellement utilisée en serres à l'heure actuelle (Oerke 2006), s'appuie généralement sur des ennemis naturels (prédateurs ou parasitoïdes) spécialistes comme en attestent les listes **un ravageur – un ennemi naturel** de Van Lenteren & Woets (1988).

Contrairement aux deux autres formes de lutte biologique, la lutte biologique par conservation ne repose pas sur des introductions mais sur l'activité des ennemis naturels naturellement présents dans le milieu. Ces organismes sont très divers taxonomiquement, et on a souvent des informations incomplètes sur leur niveau de spécialisation, particulièrement pour les prédateurs (Kendall 2003). Il est donc fréquent de ne pas savoir précisément, parmi une diversité d'ennemis naturels dont on a quantifié l'efficacité (en termes de processus et de service de régulation), ceux qui ont le plus contribué au processus et au service mesuré. Pour essayer de déterminer cela, il est nécessaire d'utiliser diverses métriques synthétisant les caractéristiques des **communautés d'ennemis naturels**. Ces communautés sont définies, en écologie, comme l'ensemble des espèces présentes dans un même endroit au même moment (Fauth *et al.* 1996). L'« endroit » et le « moment » à l'intérieur desquels les espèces co-existent sont définis de manière subjective, selon l'échelle spatiale et temporelle des processus étudiés.

#### 3.2 Comment caractériser une communauté ?

Une communauté écologique peut être caractérisée de différentes manières. On peut s'attacher à l'identité des espèces qui composent cette communauté, à leurs effectifs respectifs, à leurs caractéristiques morphologiques, comportementales... on parle alors de **composition de la communauté** (Lavorel & Garnier 2002). On peut également s'attacher aux liens que ces espèces ont entre elles, liens qui peuvent être établis à l'intérieur d'un niveau trophique (*e.g.* compétition) ou entre niveaux trophiques (*e.g.* mutualisme, prédation, parasitisme), liens qui peuvent être nombreux ou rares, forts ou faibles (*e.g.* beaucoup ou peu de proies consommées par une espèce de prédateur)... on parle alors de **structure de la communauté** (Müller *et al.* 1999; Derocles 2012). L'étude de la structure des communautés correspond notamment à l'analyse des niches spatiales et temporelles des espèces (Paine 1974), qui peuvent être la cause ou la conséquence des interactions mentionnées précédemment. Dans cette thèse, nous étudierons les relations trophiques entre insectes ravageurs et ennemis naturels, nous étudierons donc la structure des communautés d'insectes inféodés à une culture. Toutefois nous ne quantifierons pas ces liens espèce par espèce à la manière de Müller *et al.* (1999), notamment parce qu'établir ce type de lien pour des relations proie – prédateur est encore impossible techniquement (Kamenova 2013). Cette structure sera caractérisée, assez grossièrement, par le

processus de régulation naturelle, *i.e.* le nombre de ravageurs supprimés par les ennemis naturels. Nous quantifierons par ailleurs des **métriques de composition des communautés d'ennemis naturels** et nous essaierons de voir quelles métriques sont susceptibles d'expliquer le processus de régulation naturelle.

La grande majorité des études réalisées en écologie ont utilisé deux métriques pour décrire et comparer la composition des communautés : le **nombre d'individus** (*i.e.* la taille de la communauté) et le **nombre d'espèces** (*i.e.* la richesse spécifique). Toutefois, évaluer la composition d'une communauté au seul nombre d'espèces est réducteur et sous-entend que les différentes espèces présentes se valent d'un point de vue fonctionnel. Une première manière de dépasser cette limite a consisté à développer d'autres métriques pour caractériser la diversité spécifique, en donnant un poids variable aux espèces selon l'abondance relative de leurs individus au sein de la communauté (Jost 2006) : **indices de Shannon, Simpson...** Mais on peut avoir des diversités égales avec des espèces très différentes qui sont donc susceptibles de rendre des services différents. Finalement, la manière la moins réductrice de caractériser la composition spécifique des communautés consiste à analyser l'abondance relative des différentes espèces par des analyses multivariées (Paliy & Shankar 2016). De telles analyses peuvent permettre de rassembler en groupes des communautés qui se ressemblent ou de synthétiser l'information contenue dans le jeu de données dans un petit nombre de variables discriminant de manière optimale (statistiquement parlant) les communautés étudiées. Par exemple, Geiger *et al.* (2009) utilisent des analyses de redondance pour essayer de mettre en relation les effectifs de différentes espèces d'arthropodes avec le type de milieu échantillonné (ici, le type de milieu semi naturel : herbacé, haie, forêt...). De même, Baguette & Hance (1997) utilisent une analyse des correspondances pour identifier des espèces de carabes inféodées à différentes cultures et à différents types de travail du sol. Généralement, l'analyse statistique retient 2 variables (en tout cas on représente en général ces deux-là) qui sont censées discriminer les différentes communautés étudiées le mieux possible.

Depuis la fin du 20<sup>ème</sup> siècle, une seconde approche est de plus en plus utilisée pour caractériser les communautés et consiste à se baser non pas sur des critères taxonomiques (espèce, genre, famille...) mais sur des critères morphologiques, physiologiques, phénologiques et comportementaux appelés **traits fonctionnels** (Lavorel *et al.* 1997; Lavorel & Garnier 2002; Pey *et al.* 2014), ou plus simplement **traits** (Violle *et al.* 2007). Ces traits peuvent être qualitatifs, *i.e.* composés de catégories, ordonnées (grands / petits) ou non (carnivores / omnivores / phytophages) mais aussi quantitatifs (longueur d'un animal, hauteur d'une plante...). Les méthodes d'analyse associées à cette approche ne diffèrent pas fondamentalement de celles utilisées pour l'analyse taxonomique des communautés (Tableau 3). L'ambition de cette approche est d'utiliser des descripteurs de la **composition** de la communauté qui soient le plus possible associés à son fonctionnement et donc potentiellement aux services écosystémiques qu'elle fournit. On parle d'**écologie fonctionnelle** pour définir cette manière de décrire et d'étudier les communautés et les écosystèmes (Keddy 1992).

Tableau 3 : Synthèse des différentes manières de décrire la composition des communautés (végétales ou animales). Les cases grisées correspondent à l'approche jusqu'ici majoritairement utilisée consistant à analyser les communautés en se basant sur leur taille, sur leur diversité spécifique et éventuellement sur l'abondance relative des différentes espèces (impliquant des analyses multivariées).

| Dimension décrite                                      | Métriques utilisables  |
|--|--|
| Taille de la communauté                                | Nombre d'individus   |
| Caractéristiques des individus composant la communauté | Abondance relative des différentes espèces (tableau de contingence relevé – espèce)  |
|  | Abondance relative dans différentes catégories d'un trait fonctionnel qualitatif (tableau de contingence relevé – modalité d'un trait)                         |
|  | Valeur moyenne d'un trait fonctionnel quantitatif  |
|  | Analyse multi-traits (tableau de contingence relevé – plusieurs traits)  |
| Diversité de la communauté                             | Diversité spécifique : nombre d'espèces, indice de Shannon, indice de Simpson...   |
|  | Diversité phylogénétique : distance moyenne entre deux individus de la communauté dans un arbre phylogénétique   |
|  | Diversité fonctionnelle pour un trait qualitatif : nombre de catégories représentées dans la communauté, indices de Shannon, Simpson... calculées sur ce trait |
|  | Diversité fonctionnelle pour un trait quantitatif : variance des mesures effectuées pour un trait donné  |
|  | Diversité fonctionnelle sur plusieurs traits   |

### 3.3 Que sait-on des caractéristiques déterminant le service de régulation fourni par des ennemis naturels?

Dans le paragraphe 2.2 nous avons détaillé les méthodes disponibles pour évaluer le nombre de ravageurs retirés par les ennemis naturels ainsi que le gain de rendement potentiellement obtenu. En plus de quantifier, dans une diversité de modèles biologiques, le processus et le service de régulation, ces méthodes permettent de comparer l'efficacité de différentes communautés d'ennemis naturels. Cette comparaison peut se faire essentiellement de trois manières :

1. Comparer la réponse fonctionnelle de différents ennemis naturels au laboratoire.
2. Utiliser des **dispositifs permettant d'isoler l'effet de groupes fonctionnels** voire d'espèces. Cela peut se faire en travaillant sur les **dispositifs d'exclusion différentielle**, par exemple en comparant l'effet de l'exclusion d'ennemis naturels aériens par des filets et de l'exclusion d'ennemis naturels épigés par des barrières ; en comparant l'efficacité

d'ennemis naturels aériens de différente taille par l'utilisation de filets plus ou moins fins... Cela peut également se faire en **introduisant différentes espèces d'ennemis naturels à l'intérieur de milieux « insect-proof »** dans lesquels le ravageur a été introduit.

3. Mettre en place des dispositifs d'exclusion d'un groupe d'ennemis naturels déterminé sur une diversité de parcelles et tester les **corrélations entre les caractéristiques des communautés d'ennemis naturels** et les valeurs du **processus et du service de régulation** obtenu sur ces différentes parcelles (Costamagna *et al.* 2015; Rusch *et al.* 2015). Cette **approche corrélative** peut être utilisée que le processus de régulation soit estimé via des **cartes de prédation** ou qu'il soit quantifié de manière plus réaliste par des dispositifs d'exclusion.

La première méthode présente les mêmes limites que pour la quantification du processus de régulation : si une espèce A consomme (ou parasite) plus de ravageurs qu'une espèce B au laboratoire, rien ne dit que les efficacités relatives seront conservées en plein champ, car le ravageur peut être difficile d'accès en conditions naturelles, l'ennemi naturel peut être spécialisé sur d'autres ressources... Les deux autres méthodes sont utilisables en plein champ.

### 3.3.1 La taille de la communauté d'ennemis naturels

Le **nombre d'ennemis naturels** a été une métrique très utilisée dans les études effectuées en conditions naturelles. Chez les prédateurs épigés, Trichard *et al.* (2014) montrent dans une étude corrélative avec cartes de prédation que le nombre de carabes granivores est positivement corrélé au potentiel de prédation de graines d'adventices (*Viola arvensis*). Ces auteurs montrent également dans deux études que le nombre de carabes omnivores est associé positivement au taux de prédation de graines d'adventices (Trichard *et al.* 2013, 2014). A l'inverse, Rusch *et al.* (2015) ne trouvent aucune corrélation entre l'abondance des carabes, des araignées, ou des staphylins et le taux de prédation de pucerons des céréales (*Rhopalosiphum padi*). Par ailleurs, la **méthode d'exclusion elle-même**, lorsqu'elle n'a qu'une efficacité partielle, peut être considérée comme un test de l'effet de la taille de la communauté d'ennemis naturels sur le processus et le service de régulation. La Figure 7 schématise le principe d'une expérience de défaunage vue de cette manière. Dans les expériences d'exclusion des prédateurs épigés, l'exclusion physique, en utilisant barrières semi-enterrées et pièges est très souvent à efficacité partielle (*e.g.* Chiverton 1987a; Carrillo *et al.* 2007). Ainsi, la revue de Symondson *et al.* (2002) montre que la réduction d'abondance des prédateurs généralistes a, dans 65 cas sur 79 (si on retire les études portant sur 1 seule espèce de prédateur, souvent effectuées en conditions très contrôlées), un effet négatif sur le nombre de ravageurs supprimés par ces prédateurs.

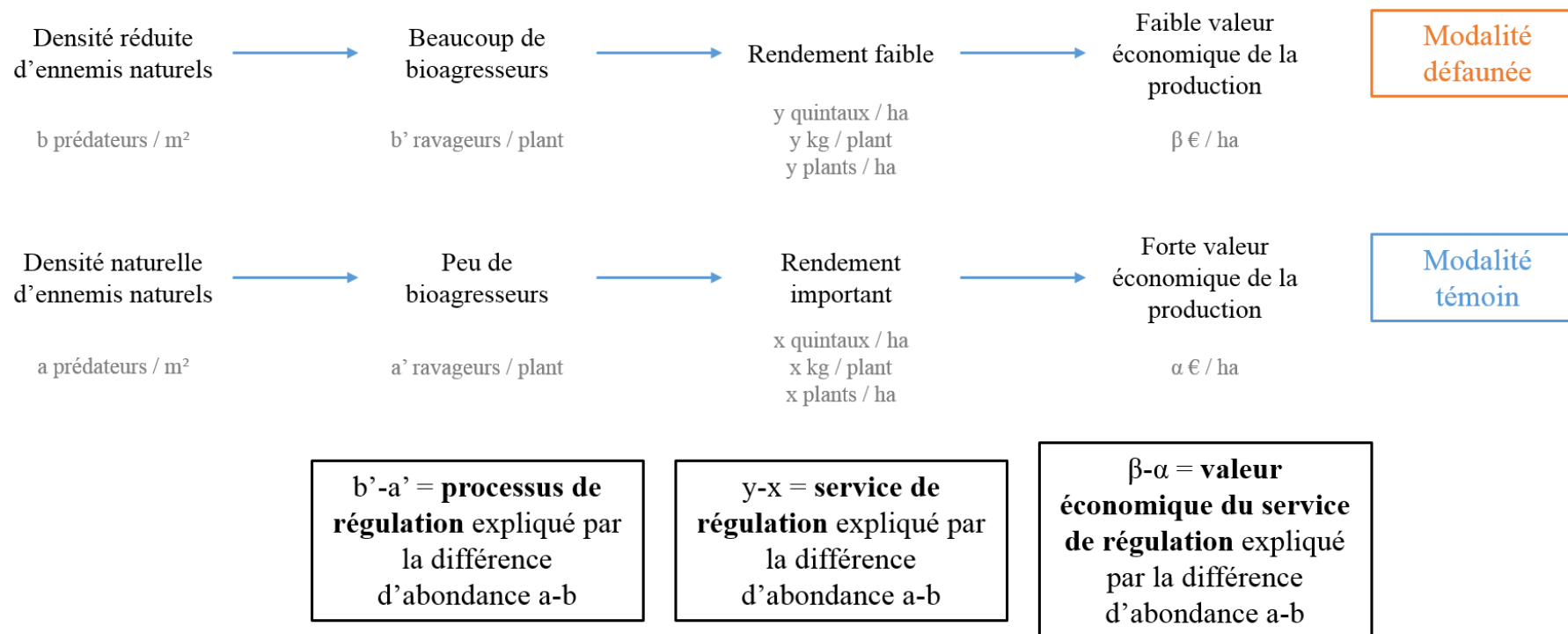


Figure 7 : Schéma du principe de la méthode de défaunage (lorsque son efficacité est partielle) vue comme un test de l'effet de la taille des communautés d'ennemis naturels sur le processus et sur le service de régulation des bioagresseurs. On peut considérer qu'il y a un processus et un service de régulation non nuls dans la modalité défaunée et que le test de la différence défauné – témoin porte sur l'effet de la taille des communautés d'ennemis naturels sur le processus et le service de régulation obtenus.

### 3.3.2 La diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés d'ennemis naturels

La relation entre biodiversité (taxonomique et fonctionnelle) et processus ou services écosystémiques a été une question abondamment étudiée en écologie (Schwartz *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2001; Denoth *et al.* 2002; Hooper *et al.* 2005; Balvanera *et al.* 2006; Letourneau *et al.* 2009). Dans une méta-analyse synthétisant 266 comparaisons (provenant de 62 articles scientifiques) du nombre d'arthropodes supprimés (en milieu agricole et naturel) selon la **richesse spécifique des communautés d'ennemis naturels**, Letourneau *et al.* (2009) montrent qu'une augmentation du nombre d'espèces conduit dans 69% des cas analysés à une réduction des populations de phytophages. L'ampleur de cette réduction reste toutefois difficile à corrélérer avec l'écart de richesse spécifique car l'essentiel des études ont comparé des modalités différent de 1 à 3 espèces (Letourneau *et al.* 2009). Un bon exemple (intégré dans la méta-analyse de Letourneau *et al.* 2009) est donné par l'expérience de Straub & Snyder (2008) qui montrent, à densité constante d'ennemis naturels (contrôlée par des lâchers), que le nombre de pucerons (*Myzus persicae*) est davantage réduit lorsque 4 espèces d'ennemis naturels (*i.e.* *Coccinella septempunctata*, *Nabis* spp., *Hippodamia convergens* et *Aphidius matricariae*) sont présentes que lorsque chacune est présente seule. Grâce à des méthodes corrélatives utilisant des cartes de prédation, Trichard *et al.* (2013) montrent que la diversité spécifique (Shannon) des communautés de carabes granivores est positivement corrélée au potentiel de prédation de graines d'adventices.

D'un point de vue théorique, Loreau *et al.* (2001) ont défini deux hypothèses pouvant expliquer cet effet souvent positif de la biodiversité (taxonomique et fonctionnelle, voir Tableau 3) sur les fonctions (= processus) de l'écosystème :

- Les espèces peuvent **exploiter des ressources de manière complémentaire**, par différenciation des niches spatiales et temporelles, mais aussi par facilitation. On parle alors de **complémentarité des espèces** (Loreau *et al.* 2001; Gontijo *et al.* 2015; Dainese *et al.* 2017).
- Lorsque le nombre d'espèces augmente, la probabilité qu'il y ait, parmi celles-ci, une ou des espèces fournissant un service très important par rapport à leur abondance relative, augmente. Ce phénomène est appelé **effet d'échantillonnage** (Loreau *et al.* 2001)

Différentes études ont ainsi cherché à tester l'intérêt de combiner différentes espèces et / ou groupes fonctionnels d'ennemis naturels pour supprimer les ravageurs. Sur pucerons des céréales, on sait par exemple qu'une part de l'effet des prédateurs épigés sur les pucerons des céréales est due à la consommation de proies tombées à terre (Winder 1990) et on sait par ailleurs que la chute de ces pucerons est souvent due à la perturbation par d'autres ennemis naturels, actifs au niveau des feuilles, comme les parasitoïdes (Gowling & Van Emden 1994) ou les coccinelles (Hoki *et al.* 2014). En utilisant des dispositifs d'exclusion aérienne et terrestre (facteurs croisés), Schmidt *et al.* (2003) démontrent que le retrait des ennemis naturels aériens des pucerons des céréales (surtout des parasitoïdes) cause une augmentation de 70% des populations de pucerons tandis que le retrait des ennemis naturels épigés ne cause qu'une augmentation de 18% de ces populations. Les auteurs démontrent également que le retrait des deux types d'ennemis naturels a un effet plus qu'additif : les populations de pucerons

augmentent de 170% lorsque ni les ennemis naturels aériens, ni les ennemis naturels épigés sont retirés (Schmidt *et al.* 2003). Les auteurs suggèrent l'**hypothèse de complémentarité des espèces** pour expliquer ce résultat. Cardinale *et al.* (2003) montrent également un effet plus qu'additif de la présence de trois ennemis naturels d'*Acyrtosiphon pisum* : une coccinelle (*Harmonia axyridis*), une punaise prédatrice (*Nabis* spp.) et un parasitoïde (*Aphidius ervi*), en utilisant un dispositif expérimental proche de conditions de laboratoire, avec introduction des ravageurs et des ennemis naturels à l'intérieur de cages insect-proof placées au champ. Les auteurs suggèrent là encore une **hypothèse de complémentarité**, faisant intervenir une proie alternative d'*H. axyridis*. Leurs résultats suggèrent qu'*Harmonia axyridis* consomme préférentiellement un autre puceron, *Aphis craccivora*, augmentant ainsi la dominance d'*A. pisum* dans la communauté de pucerons et facilitant leur détection et donc le taux de parasitisme par *A. ervi* (*a priori*, *A. craccivora* n'est pas un hôte utilisé par *A. ervi* ; Turpeau *et al.* 2016).

Il faut toutefois mentionner plusieurs exemples dans lesquels la diversité, taxonomique ou fonctionnelle, des ennemis naturels, n'a pas eu d'effet sur le processus ou sur le service de régulation naturelle. C'est notamment le cas du taux de prédation de *R. padi* dans Rusch *et al.* (2015) : ni la diversité taxonomique (évaluée par la richesse spécifique, l'équitabilité, et la diversité phylogénétique), ni la diversité fonctionnelle (évaluée par la diversité des tailles, la diversité des modes de chasse, des habitats et des strates de végétation préférés des araignées et enfin par des métriques de diversité multi-traits) des communautés de prédateurs épigés (carabes, araignées et staphylins) ne sont corrélées au processus de régulation de *R. padi*. En combinant dispositifs d'exclusion (pour retirer les coccinelles prédatrices) et introduction d'un parasitoïde (*Lysiphlebus testaceipes*), Costamagna *et al.* (2007) montrent que, dans les densités introduites, les parasitoïdes n'ont pas d'effet sur l'abondance des pucerons tandis que les coccinelles (en abondance naturelle) en retirent une quantité significative. Enfin, dans une étude menée au champ, avec infestation artificielle de plants de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) par des pucerons (*Myzus persicae*) et avec introduction des ennemis naturels en nombres contrôlés, Straub & Snyder (2006) montrent que la richesse spécifique de la communauté d'ennemis naturels n'a pas d'effet sur le nombre de pucerons supprimés. En revanche, ils montrent, à abondance égale et introduits seuls, que certains ennemis naturels (*Coccinella* spp. et *Nabis* spp.) retirent beaucoup plus de pucerons que d'autres (*e.g.* *Harpalus* spp., *Misumenops* spp., *Aphidius matricariae*). Ils montrent également que ces mêmes ennemis naturels efficaces présents seuls retirent plus de pucerons que les communautés assemblant quatre ou cinq espèces d'ennemis naturels (Straub & Snyder 2006). Cette expérience démontre ainsi l'importance d'un petit nombre d'ennemis naturels, que l'on pourrait appeler **espèces-clés** pour la régulation naturelle de *Myzus persicae* sur pommes de terre.

### 3.3.3 La composition spécifique et les valeurs de traits fonctionnels

Dans l'expérience décrite ci-dessus, Straub & Snyder (2006) montrent que l'identité des espèces présentes peut avoir plus d'importance sur le niveau de régulation d'un ravageur que la diversité spécifique. Cela pose la question générale de la contribution relative de différentes



espèces d'une même **gilde**<sup>5</sup> à la fourniture d'un service écosystémique. En écologie végétale, Grime (1998) a défini l'hypothèse selon laquelle la contribution d'une espèce aux processus ayant lieu au sein d'une communauté est largement déterminée par sa biomasse relative dans cette communauté : c'est l'**hypothèse des ratios de biomasses**. L'auteur précise dans ce même article que cette hypothèse n'a pas vocation à être étendue à d'autres niveaux trophiques (prédateurs, phytophages, parasitoïdes...), pour lesquels il est probable que des facteurs indépendants de l'abondance aient une grande importance (Grime 1998). Parmi ces facteurs, l'effet de la **spécialisation** des phytophages sur les plantes-hôtes et des prédateurs ou parasitoïdes sur les phytophages pourrait être particulièrement important. En effet, on attend généralement des espèces spécialistes un **fort impact sur les populations** de la proie / de l'hôte / de la plante-hôte **dont ils sont spécialistes** (Devictor *et al.* 2010; Navasse 2016). Ainsi, on n'attendrait une validation de l'hypothèse des ratios de biomasse dans les niveaux trophiques des phytophages et des prédateurs que si on n'avait que des purs généralistes, impactant tous de manière équivalente (à biomasse égale) une proie ou une plante donnée. Cela est peu probable au niveau des phytophages puisque ceux-ci sont généralement spécialisés sur un petit nombre de plantes-hôtes (Jaenike 1990). On sait globalement moins de choses sur les niveaux de spécialisation des prédateurs et parasitoïdes des insectes phytophages, mais on considère généralement qu'il existe un gradient allant des prédateurs épigés que l'on considère plutôt généralistes (Kendall 2003) aux parasitoïdes qui sont parfois capables de parasiter une seule ou quelques espèce(s) d'hôtes (*e.g.* Navasse 2016 concernant les parasitoïdes de pucerons). Parmi le premier groupe, les carabes ont été particulièrement étudiés et, en se basant sur des études de morphologie des mandibules (Jørgensen & Toft 1997) ou de préférence alimentaire en conditions contrôlées (Kamenova *et al.* 2015), ont pu être divisés en trois grandes catégories de régime alimentaire (reflétant le niveau de spécialisation). On distingue des espèces **carnivores**, des espèces **omnivores** et des espèces **phytophages / granivores** (Purtauf *et al.* 2005). Cette distinction permet de faire des hypothèses sur la **répartition des espèces selon les ressources disponibles** mais aussi sur l'**impact de différents prédateurs sur les populations de proies** ou stocks de graines. On s'attend ainsi à ce que les carnivores suppriment davantage d'arthropodes ravageurs que les omnivores, qui eux-mêmes devraient en supprimer davantage que les phytophages (théoriquement ~ 0). Inversement, les phytophages devraient assurer un processus de régulation des graines adventices supérieur au processus attribuable aux omnivores et ces derniers devraient assurer un processus de régulation plus important que celui assuré par les carnivores (théoriquement ~ 0). Toutefois, en utilisant cette classification, Rusch *et al.* (2015) ne montrent aucun effet du régime alimentaire dominant dans les communautés de carabes sur le taux de prédation de pucerons sur orge.

Pour finir sur la question de la contribution relative de différentes espèces au service mesuré il faut préciser que certaines espèces peuvent avoir, à l'intérieur d'une guildes donnée, un impact négatif sur le processus de régulation des ravageurs, par interférence intra-guilde. Le principal

---

<sup>5</sup> En écologie, la notion de **gilde** est, tout comme la notion de **communauté** précédemment définie, une manière de regrouper les organismes vivants. Les guildes sont définies en fonction des ressources que les organismes utilisent (par exemple pour se nourrir, pour se reproduire...) et de la manière qu'ils ont de les utiliser (Root 1967; Fauth *et al.* 1996; Ricklefs & Miller 2005). Dans le cadre des études d'interactions proies – prédateurs ou hôtes – parasitoïdes, on peut considérer que cette notion est proche de celle de « **niveau trophique** ».

cas d'interférence étudié dans la littérature est la **prédation intra-gilde** (Polis *et al.* 1989; Meyhöfer 2001). Sur le modèle *Acyrtosiphon pisum* (puceron du pois) – *Aphidius ervi* (ennemi naturel parasitoïde) – *Pterostichus melanarius* (ennemi naturel prédateur), Snyder & Ives (2001) montrent par exemple que la présence de *P. melanarius* conduit à une augmentation des populations de pucerons, via la consommation de pucerons parasités et donc via la diminution du nombre de pucerons contrôlés par *A. ervi*. Sur ce même prédateur (*P. melanarius*), Prasad & Snyder (2006) montrent que le taux de prédation d'œufs de mouche (*Musca domestica*) placés sur des cartes de prédation diminue lorsque *P. melanarius* est présent en forte densité, probablement parce que dans ces conditions, ce prédateur consomme peu d'œufs de mouche mais beaucoup d'autres prédateurs, *e.g.* des petits carabes (Prasad & Snyder 2004).

L'importance de différentes espèces composant la communauté d'ennemis naturels ainsi que leur niveau de spécialisation peut généralement s'expliquer par leurs **traits fonctionnels** (Devictor *et al.* 2010; Lavorel *et al.* 2013). Cette approche fonctionnelle est intéressante en ce qu'elle permet plus facilement de généraliser les résultats, puisque la composition taxonomique des communautés d'ennemis naturels diffère souvent largement entre zones géographiques. D'une manière générale, la **taille des prédateurs** comparée à celle de leur proie est considérée comme un trait important, déterminant la taille des proies consommées (Brose *et al.* 2006; Honek *et al.* 2007) et la réponse fonctionnelle des prédateurs sur différentes proies (Finch 1996; Ball *et al.* 2015). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette influence, parmi lesquels les besoins énergétiques et nutritionnels du prédateur, qui sont fonction de son métabolisme et de sa taille (Brose *et al.* 2006) ou la capacité du prédateur à trouver et à se saisir efficacement de la proie (Holling 1959b). Ainsi, par une étude effectuée au laboratoire, Finch (1996) montre que la taille des carabes est corrélée positivement au nombre d'œufs de mouche du chou (*Delia radicum*) consommés. L'auteur met également en évidence que, même en situation de non choix, cette ressource est inadaptée pour les très gros carabes comme *P. melanarius* (~ 1.5cm) ou *Abax parallelepipedus* (~ 2cm) qui ne consomment aucun œuf de mouche. En conditions de plein champ, Rusch *et al.* (2015) mettent en évidence un effet de la taille des carabes et des araignées sur le processus de régulation de *R. padi* : le taux de prédation diminue lorsque la taille moyenne de ces ennemis naturels augmente. Les auteurs expliquent ce résultat par une augmentation de l'intensité de la prédation intra-gilde lorsque la taille moyenne des ennemis naturels augmente, du fait notamment de la présence de très gros carabes (~ 1.5cm) consommant des petites araignées (< 0.5cm).

La **précocité** des ennemis naturels pourrait également déterminer le nombre de ravageurs qu'ils suppriment, et ce pour plusieurs raisons. D'abord, les ravageurs peuvent par exemple changer de niche spatiale ou de taille au cours de leur développement devenant ainsi plus ou moins facilement accessibles pour les ennemis naturels. Ensuite, sur des ravageurs à reproduction continue comme les pucerons, la suppression d'un certain nombre d'individus en début ou en fin de dynamique des populations a des conséquences très différentes. Ekbom *et al.* (1992) montrent par exemple par simulation de dynamiques de population que la prédation précoce de *R. padi*, lorsque les prédateurs sont abondants, peut limiter de manière importante le nombre de pucerons au pic de population, tandis que la prédation tardive n'a aucun effet sur cette population au pic, quelle que soit l'abondance en prédateurs. Ce résultat est expliqué par

la dynamique de populations exponentielle des pucerons, qui devient, à partir d'une certaine densité, incontrôlable par les prédateurs (*i.e.* leur taux de consommation est bien inférieur au taux d'accroissement de la population). Enfin, nous avons vu dans le paragraphe 2.2.3 que le moment de l'attaque du ravageur pouvait déterminer le type de réponse des plantes aux dégâts subis, avec typiquement une sensibilité maximale des plantes au moment de leur implantation pour les cultures annuelles (Figure 6). Ainsi, En plus d'impacter possiblement le service de régulation via une **suppression plus efficace des ravageurs**, la précocité des ennemis naturels peut également permettre d'**éliminer des ravageurs au moment où ils sont les plus nuisibles pour la plante**. Plus la régulation naturelle a lieu tôt par rapport à la formation des dégâts, plus l'effet de cette régulation sur les dommages subis par la plante est censé être fort. Inversement, on n'attend aucun effet, sur le cycle de culture en cours, des ennemis naturels contrôlant les populations de ravageurs après la formation des dégâts (parasitoïdes des larves de méligèthes par exemple).

### 3.4 Synthèse

La lutte biologique a longtemps été vue de manière analogue à la lutte chimique sur le format « un problème – une solution », privilégiant ainsi les méthodes de lutte biologique classique ou par augmentation. De plus en plus, la lutte par conservation est vue comme un levier intéressant de protection des cultures, mais elle nécessite de changer d'approche et de considérer que le **service sera rendu par une multitude d'organismes**, c'est-à-dire par une communauté d'ennemis naturels.

**Différents paramètres semblent déterminer le processus et le service de régulation** assurés par ces communautés d'ennemis naturels, parmi lesquels le **nombre d'individus** et la **diversité spécifique** ont été très étudiés. Dans l'ensemble, une augmentation du nombre d'individus et de la richesse spécifique des ennemis naturels s'accompagne d'une augmentation du nombre de ravageurs supprimés. Toutefois l'**identité des espèces** présentes (et le niveau de spécialisation à la proie ou à l'hôte correspondant) ainsi que la **valeur moyenne de traits fonctionnels** (et / ou la proportion de plusieurs groupes fonctionnels) pourraient également expliquer une partie importante du processus et du service de régulation obtenu. Cette dernière approche (*i.e.* traits fonctionnels) est particulièrement intéressante parce qu'elle permet de dépasser les différences taxonomiques entre ennemis naturels de zones géographiques différentes et ainsi de généraliser plus facilement les résultats.

En pratique, déterminer la contribution de différentes espèces ou de différents groupes fonctionnels composant une communauté d'ennemis naturels au processus et au service de régulation est important. Si un **petit nombre d'espèces** assure l'essentiel du service, ce sont essentiellement des pratiques visant à favoriser ces espèces-là qui auront une chance d'être efficaces en lutte biologique par conservation. A l'inverse, si les ennemis naturels ont tous un faible niveau de spécialisation sur un ravageur donné, ou si différentes espèces ont des effets complémentaires, c'est probablement plutôt une diversité d'ennemis naturels qu'il faudra essayer de favoriser.

## 4 Comment favoriser les ennemis naturels des bioagresseurs et améliorer le service de régulation naturelle ?

Une fois que les caractéristiques des communautés d'ennemis naturels déterminant le nombre de ravageurs retirés ont été identifiées, il reste une étape fondamentale pour aller vers la lutte biologique par conservation : déterminer des leviers agronomiques réalistes permettant de favoriser ces organismes. Il est peu probable / impossible, à partir de pratiques agricoles, de favoriser une seule espèce d'ennemis naturels : on s'attend plutôt à favoriser un groupe d'espèces ayant des caractéristiques morphologiques, phénologiques, comportementales (*i.e.* des traits fonctionnels) semblables et de ce fait des réponses analogues aux modifications de l'environnement (Lavorel & Garnier 2002). Beaucoup de pratiques agricoles ont lieu au niveau de la parcelle (travail du sol, traitement phytosanitaire, implantation et récolte d'une culture, choix de la diversité végétale...) et nombre d'entre-elles constituent des perturbations, ayant parfois pour but la lutte contre certains bioagresseurs (*e.g.* enfouissement des graines d'adventices par le labour). Ainsi, le premier type de pratiques de lutte biologique consiste en la **préservation de ces ennemis naturels** en limitant le nombre et l'intensité de ces perturbations, par exemple en réduisant le nombre de pesticides épandus ou le nombre de passages de travail du sol. Un second type de pratique vise à **augmenter l'abondance des groupes d'ennemis naturels efficaces**, via la **fourniture de ressources** dont ils ont besoin grâce à des bandes enherbées ou des bandes fleuries par exemple. Nous passons ici en revue plusieurs pratiques agricoles susceptibles de préserver, voire de favoriser différents groupes des communautés d'ennemis naturels, en précisant quels traits des ennemis naturels peuvent expliquer un effet ou une absence d'effet de la pratique en question.

L'**abondance de milieux non cultivés dans le paysage** semble être dans l'ensemble plus favorable aux ennemis naturels des insectes ravageurs qu'aux ravageurs eux-mêmes (Rusch *et al.* 2010; Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Fonctionnellement parlant, cette abondance de milieux non cultivés est susceptible de bénéficier à des ennemis naturels mobiles, ayant besoin de ressources fournies par ces milieux pour effectuer leur développement. C'est le cas par exemple des syrphes, dont certaines utilisent les lisières de bois (et particulièrement les zones exposées au Sud) pour hiverner au stade adulte (Sarhou *et al.* 2005). Les bandes enherbées en bord de champ sont également des zones non cultivées qui peuvent être importantes, notamment pour l'hivernation des arthropodes épigés. Marrec *et al.* (2015) montrent par exemple que *Brachinus sclopeta* est une espèce de carabe qui hiverne presque exclusivement dans les bordures de parcelles qui étaient en colza l'année précédente. C'est cet **intérêt des zones non cultivées pour l'hivernation des arthropodes** qui a motivé les expérimentations sur les bandes enherbées installées en milieu de champ (les « beetle banks »), dans le but de compenser la perte de surface de bordure associée à l'augmentation de taille des parcelles (Thomas *et al.* 1991; Collins *et al.* 2002). Ainsi, Thomas *et al.* (1991) montrent que l'implantation d'une bande enherbée au cœur d'une parcelle de blé d'hiver permet de concentrer les arthropodes hivernant, arthropodes qui émigrent ensuite au cours du printemps dans la parcelle. Enfin, les **bandes fleuries** peuvent également être des milieux non cultivés intéressants pour les ennemis naturels. Tschumi *et al.* (2015) ont par exemple démontré récemment que le semis de bandes fleuries en bord de champ permettait de limiter les populations d'*Oulema* spp. (Coleoptera :

Chrysomelidae) et de limiter les dégâts dus à ce ravageur, à la fois à proximité (~ 5m) mais aussi à l'intérieur des parcelles (~ 15m). Tschumi *et al.* (2016) montrent en plus qu'à proximité de la bande fleurie, le rendement du blé est significativement plus important, démontrant ainsi un **service de régulation** assuré par les ennemis naturels favorisés par les bandes fleuries. D'un point de vue fonctionnel, ce sont plutôt les **organismes ayant besoin de nectar et / ou de pollen** qui vont bénéficier de ces aménagements, comme par exemple les syrphes ou les parasitoïdes (Pollier 2016; Pollier *et al.* 2016). Pour finir, les milieux non cultivés de bord de champ (bandes enherbées, bandes fleuries, haies) sont susceptibles de **fournir des hôtes et / ou des proies alternatives** pour les ennemis naturels lorsqu'il n'y a plus de ressources dans la parcelle (*e.g.* après récolte). Toutefois, cet échange entre milieu cultivé et non cultivé pourrait être limité pour des ennemis naturels spécialistes. Par exemple, peu de parasitoïdes de pucerons sont capables d'exploiter des hôtes dans ces deux types de milieu (Derocles *et al.* 2014a; Navasse 2016).

La **diversité végétale à l'intérieur des parcelles** agricoles (obtenue grâce à l'implantation simultanée de plusieurs cultures, de couverts végétaux, à la tolérance de quelques adventices...) est globalement favorable aux ennemis naturels (Altieri & Letourneau 1982; Andow 1991; Rusch *et al.* 2010; Letourneau *et al.* 2011). L'apport de ressources (proies et hôtes) complémentaires pour les ennemis naturels pourrait également être une cause de cet effet globalement positif. L'augmentation de la diversité végétale intra-parcelle peut également s'accompagner d'une augmentation de la densité du couvert, modifiant ainsi les conditions micro-climatiques à l'intérieur de la parcelle. On sait que plusieurs arthropodes épigés sont sensibles à ces conditions. Mitchell (1963) montre par exemple, sur une culture de choux, que *Metallina lampros* est une espèce essentiellement piégée entre les rangs tandis que *Trechus quadristriatus* est essentiellement piégé sur les rangs, sous les plantes. Aspects comportementaux mis à part (recherche de proies, fuite des prédateurs...), cette répartition pourrait s'expliquer par des réponses différentes à l'intensité lumineuse et par des besoins différents en termes de température (Mitchell 1963). Un couvert végétal plus dense pourrait donc favoriser plutôt les espèces hygrophiles, préférant des milieux frais.

Dans l'ensemble, le **travail du sol** semble être défavorable aux ennemis naturels épigés (Holland & Reynolds 2003; Rusch *et al.* 2010; Henneron *et al.* 2015). Inversement, on peut envisager que la réduction du nombre de travail du sol soit une pratique favorisant les ennemis naturels des ravageurs. La majorité des études effectuées sur la question ont utilisé des méthodes ne permettant pas de distinguer les **effets directs du travail du sol** (mortalité induite par les outils, dessiccation, exposition accrue aux prédateurs...) de ses **effets indirects** (moins d'enherbement, moins de résidus de culture dans les zones labourées). Nous avons vu précédemment que les espèces d'arthropodes épigés sont susceptibles de réagir différemment à la densité du couvert végétal. On peut donc attendre un effet indirect positif d'une simplification du travail du sol sur les espèces préférant des milieux à forte couverture végétale. Thorbek & Bilde (2004) ont réalisé la seule étude à l'heure actuelle dans laquelle ces effets directs et indirects ont été distingués. Les auteurs montrent que pour des outils classiques de préparation de sol (labour puis herse classique) utilisés au printemps (fin avril), aucun effet direct n'est observé sur les carabes, araignées et staphylins. En revanche, ils observent un effet très

important sur les carabes et sur les araignées en échantillonnant les arthropodes 26 jours après travail du sol (Thorbek & Bilde 2004) qu'ils considèrent comme un effet indirect. L'absence d'effet direct est tout de même à nuancer du fait de la faible durée de l'échantillonnage (collecte des individus sortis des tentes à émergence six jours après installation). Ce protocole pourrait avoir masqué des effets directs sur des organismes émergeant plus tard au printemps. En effet, plusieurs études ont déjà discuté des **effets directs du travail du sol en lien avec les traits fonctionnels des arthropodes** étudiés. Tout d'abord il est évident que le travail du sol n'est susceptible d'impacter que les organismes qui sont dans la parcelle au moment de l'opération culturale. Si le travail du sol a lieu en fin d'hiver (*e.g.* en préparation d'une culture de printemps), son impact sur les arthropodes dépendra donc de leur lieu d'hivernation. L'effet du travail du sol dépend également de la sensibilité des organismes au moment où a lieu l'opération : Purvis & Fadl (1996, 2002) montrent que les carabes hivernant au stade adulte sont moins impactés par le labour que les carabes hivernant au stade larvaire. De manière analogue, Fadl *et al.* (1996) montrent, en se focalisant sur une espèce (*P. melanarius*), qu'une même pratique de travail du sol peut avoir des conséquences différentes selon le moment de l'opération (travail du sol au printemps impacte les stades larvaires *vs* travail du sol à l'automne n'a pas d'effet sur les adultes).

Enfin, l'**utilisation de pesticides**, et particulièrement d'insecticides, a des effets négatifs sur les communautés d'ennemis naturels qui ont été abondamment étudiés (Edwards & Thompson 1975; Desneux *et al.* 2007; Geiger *et al.* 2010; Bommarco *et al.* 2011). Réciproquement, la réduction de leur utilisation peut constituer un levier de lutte biologique par conservation. Ainsi, Geiger *et al.* (2010) montrent par une étude menée dans 8 pays européens que les fermes ayant pris des engagements en termes de mesures agro-environnementales (dans le cadre de la Politique Agricole Commune) ont globalement, sur leurs parcelles de blé d'hiver, une diversité spécifique plus importante de carabes (voir également Kleijn *et al.* 2006 sur d'autres taxons) et un meilleur niveau de régulation des pucerons (estimé par des taux de prédation sur cartes de prédation). Les conséquences de ces mesures agro-environnementales restent toutefois assez peu évaluées et n'ont pas systématiquement des effets positifs (Kleijn *et al.* 2001). Il existe par ailleurs de plus en plus d'articles montrant que la conduite de parcelles en **agriculture biologique** est globalement favorable aux ennemis naturels, en termes d'abondance et / ou de diversité spécifique (Crowder *et al.* 2010; Geiger *et al.* 2010; Puech *et al.* 2014; Muneret *et al.* 2018). La principale raison invoquée pour expliquer ce résultat est le non-usage de pesticides de synthèse (les autres pratiques pouvant par ailleurs varier largement entre agriculteurs biologiques ; Puech *et al.* 2014). Tous les ennemis naturels n'ont pas la même sensibilité aux pesticides. Theiling & Croft (1988) montrent, en reprenant 12600 tests des effets secondaires des pesticides sur des ennemis naturels, que les parasitoïdes sont globalement plus sensibles que les prédateurs, et ont des réponses plus variables à l'application de pesticides. En revanche leurs capacités importantes de dispersion pourraient également leur permettre de limiter l'impact des traitements sur leurs populations (Puech *et al.* 2014). Parmi les prédateurs et les parasitoïdes, on sait qu'il existe des différences de sensibilité aux pesticides entre espèces (Theiling & Croft 1988). Par exemple chez les carabes, quelques études ont montré une absence d'effet des pesticides sur l'activité-densité de certaines espèces (*e.g.* *P. melanarius*,

*Pterostichus madidus*), voire un effet positif inattendu (Chiverton 1984; Dixon & McKinlay 1992).

### Synthèse

Une littérature scientifique abondante existe à propos de l'**effet des pratiques agricoles** sur les communautés d'ennemis naturels potentiels, étudiées surtout en terme d'abondance et de diversité. Nous avons ici passé en revue quatre types de pratiques majeures connues pour affecter ces ennemis naturels : la quantité de milieux semi-naturels / non cultivés dans le paysage environnant la parcelle ; la diversité végétale intra-parcellaire ; le travail du sol et l'application de pesticides. **Chaque pratique affecte les ennemis naturels différemment selon leurs traits**, par exemple leurs besoins thermiques, leurs capacités de dispersion, leurs besoins alimentaires (*e.g.* nectar et pollen), leur cycle de développement (*e.g.* forme et lieu d'hivernation)... Réciproquement, la connaissance de certains de ces traits permet d'émettre des hypothèses quant aux pratiques qui pourraient être les plus appropriées pour favoriser les groupes d'ennemis naturels efficaces dans la régulation naturelle.

En revanche, dans les études que nous avons utilisées pour étayer cette partie 4, la majorité a quantifié des métriques relatives aux ennemis naturels (abondance et diversité spécifique essentiellement) mais très peu ont quantifié un service (mais voir Tschumi *et al.* 2016) ou même un processus de régulation (mais voir Geiger *et al.* 2010). Ainsi, l'**intérêt de ces pratiques en termes de lutte biologique par conservation** reste largement à étudier.

## Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit

Cette introduction générale souligne que beaucoup d'études récentes ont évalué les effets du paysage ou des pratiques agricoles sur la biodiversité « utile », fournissant potentiellement des services écosystémiques, mais que finalement assez peu d'études avaient évalué l'effet de cette biodiversité utile sur les populations de bioagresseurs, et encore moins sur les dégâts et dommages que ces derniers infligent aux cultures. L'**objectif central** de cette thèse est donc de **quantifier le service de régulation naturelle des insectes ravageurs**, c'est-à-dire de mesurer le nombre d'insectes ravageurs éliminés par les prédateurs et parasitoïdes naturellement présents dans les cultures et de mesurer les conséquences de cette suppression sur la production des plantes. Pour atteindre cet objectif, nous avons structuré notre travail autour de trois principales étapes :

1. Évaluer la **nuisibilité des bioagresseurs** (c'est-à-dire quantifier l'ampleur des dégâts, dommages et pertes générés par ces organismes) et **déterminer les niveaux de population acceptables** pour les producteurs.
2. Quantifier le **processus et le service de régulation** fourni par les ennemis naturels des bioagresseurs et identifier les **groupes d'ennemis naturels** (au niveau taxonomique ou fonctionnel) **contribuant le plus au service de régulation**.
3. Identifier les traits qui pourraient déterminer la **réponse de ces organismes aux pratiques agricoles** et tester **l'effet de pratiques agricoles** de nature à favoriser les ennemis naturels efficaces.

Nous avons décliné ces trois étapes sur le modèle biologique constitué par les **brassicées légumières** (brocoli et navet) et leur cortège d'insectes ravageurs (mouche du chou et pucerons) et d'ennemis naturels associés (prédateurs épigés et parasitoïdes). Elles donnent sa structure au présent manuscrit.

La première partie est consacrée à la **nuisibilité de la mouche du chou sur brassicées légumières**. Elle est essentiellement composée d'un article scientifique intitulé « **Pest density and plant damage: how *Delia radicum* affects broccoli yield ?** » en préparation pour la revue *Crop Protection*. Dans cet article nous avons évalué la nuisibilité de la mouche du chou sur brocolis en conditions semi-contrôlées (cages *insect-proof* installées au champ) pour établir la relation entre le nombre de ravageurs et l'impact sur les deux composantes du rendement : la proportion de plants survivants et la masse des brocolis survivants. Notre hypothèse sur ce modèle biologique est que la mortalité des plants est la principale cause de dommages du ravageur.

Nous intégrons à la fin de cette partie une synthèse de toutes les données acquises durant cette thèse permettant de quantifier et de comparer **la nuisibilité de la mouche du chou sur brocolis** (dégâts indirects) **et sur navets** (dégâts directs). Cette synthèse est présentée sous la forme d'un encadré.

La deuxième partie de la thèse traite de la **quantification du processus et du service de régulation naturelle**. Elle est divisée en trois chapitres. Dans le premier, nous avons étudié,



grâce à une expérience d'exclusion menée en plein champ, le **processus de régulation naturelle attribuable aux prédateurs épigés sur la mouche du chou et sur les pucerons**. Dans cette expérience, l'objectif était de voir si un même groupe fonctionnel de prédateurs était susceptible de contrôler simultanément des proies possédant des traits contrastés au niveau de leur niche spatiale (à la surface du sol ou sous terre pour la mouche du chou *vs.* sur les feuilles pour les pucerons) et au niveau de leur cycle biologique (nombre de générations fixe pour la mouche du chou *vs.* générations continues et chevauchantes pour les pucerons). Cette question est pertinente dans la mesure où les cultures sont habituellement attaquées par plusieurs ravageurs simultanément, dont les dommages sont souvent additifs (Stephens *et al.* 2013) et qui attaquent des organes différents des plantes. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article scientifique en préparation intitulé « **Ground dwelling predators can simultaneously control below and above ground pests of broccoli** ».

Le deuxième chapitre est rédigé en français et est axé sur le processus et le service de régulation des pucerons. Nous y présentons deux expériences : la première consiste en une répétition, sur le même site mais l'année suivante, de l'expérience présentée dans le chapitre 1 ; la seconde vise à quantifier la contribution relative des ennemis naturels aériens et des ennemis naturels épigés dans la régulation des pucerons grâce à des dispositifs d'exclusion différentielle.

Dans le troisième chapitre, nous présentons une expérience menée dans une zone de production légumière où la mouche du chou présente des niveaux d'infestation régulièrement très élevés, dans laquelle nous avons testé la capacité des ennemis naturels épigés à fournir un véritable service de régulation, *i.e.* à limiter les dommages dus au ravageur. A partir des résultats du premier chapitre, nous partons de l'hypothèse selon laquelle le nombre de ravageurs nuisibles et la mortalité des plants pourraient être significativement réduits par l'action des prédateurs épigés. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article scientifique, intitulé « **Impact of natural enemies on crop production: evaluating pest regulation process and service in brassicaceous crops** », en préparation pour *Crop Protection*.

La troisième partie est centrée sur l'effet du trait de précocité des prédateurs épigés sur la régulation de la mouche du chou et sur les pratiques pouvant favoriser ces prédateurs précoces. Elle est divisée en deux chapitres. Les objectifs du premier chapitre sont : 1) de tester l'effet de la **précocité d'activité des prédateurs épigés** sur le **processus de régulation** de la mouche du chou et 2) d'identifier le **lieu d'hivernation** des prédateurs épigés impliqués dans ces processus de régulation. Nous émettons ici l'hypothèse que les prédateurs épigés précoces sont les plus efficaces pour limiter les populations de mouche du chou et que ce trait de précocité est lié au lieu d'hivernation : les arthropodes hivernant dans la parcelle sont présents dès le début de l'infestation alors que les arthropodes hivernant à l'extérieur ont besoin de temps pour coloniser la parcelle. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article de colloque intitulé « **Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm** », en cours de publication dans les actes du colloque de l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (IOBC/WPRS Bulletin – Working group "Integrated Protection of Field Vegetables") tenu début octobre 2017.

Dans le deuxième chapitre, nous testons l'effet d'un **allègement des pratiques de préparation de sol** à l'implantation des cultures sur l'**émergence des prédateurs épigés**, sur la **régulation de la mouche du chou et des pucerons** et sur les **dégâts et dommages** dus à la mouche du chou. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article scientifique, intitulé « **Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly *Delia radicum* in brassicaceous crops** », soumis à la revue *Journal of Agricultural Science*. Cet article est complété d'une présentation en français des résultats relatifs à la régulation des pucerons.

A l'issue de ces trois parties, la discussion générale synthétisera les principaux acquis de cette thèse en soulignant les points fondamentaux permettant d'aboutir à une évaluation complète du service de régulation naturelle. Nous discuterons du caractère généralisable des méthodes et résultats obtenus à d'autres systèmes ravageur – plante hôte et des perspectives ouvertes pour la gestion des organismes nuisibles.

# Modèle biologique : cultures modèles, ravageurs et ennemis naturels associés

## 1 Les cultures modèles

Ce travail de thèse a été effectué sur le modèle biologique des brassicacées légumières (Brassicales: Brassicaceae) et sur le cortège d'arthropodes ravageurs et auxiliaires associé à cette famille botanique. Différents critères ont motivé le choix des cultures légumières :

- Les produits récoltés sont souvent peu transformés et il existe en conséquence une attente forte sur l'absence de résidus de produits de traitement sur les légumes commercialisés en frais, de même que sur les fruits. S'ajoute à cela une attente sociétale poussant à une baisse de l'utilisation de produits de traitement peut-être plus prégnante sur ces cultures que sur des plantes de grande culture.
- Le fait que ces produits soient vendus peu transformés génère une exigence particulièrement forte sur l'aspect du produit, incluant l'absence d'insectes, qu'ils soient ravageurs ou non.
- D'un point de vue agronomique, ce sont des cultures à cycles courts (souvent 3 – 4 mois), occasionnant des perturbations plus fréquentes (*e.g.* par travail du sol et traitements phytosanitaires) qu'en grandes cultures. Ces conditions particulières sont susceptibles de conduire à des conditions peu propices à l'installation de communautés d'arthropodes auxiliaires de culture.
- D'un point de vue pratique, l'accès à la production obtenue est direct : il suffit de peser le légume, sans avoir à passer par des étapes de séchage par exemple ou d'analyse de taux protéiques... Comparé à d'autres productions très transformées (*e.g.* céréales, pommes à cidre), nous avons également directement accès à l'aspect du produit, aspect qui détermine directement son potentiel de commercialisation.

Le groupe des **brassicacées légumières** comprend divers types de légumes : feuilles (*e.g.* chou de Milan, chou kale), racines (*e.g.* navet, rutabaga, radis), fleurs (*e.g.* chou-fleur, brocoli). Ces plantes sont globalement attaquées par le même cortège d'insectes ravageurs, chaque ravageur causant des dégâts (directs ou indirects selon l'organe récolté) et des dommages plus ou moins importants selon la culture. Nous avons essentiellement travaillé sur deux cultures : le **brocoli** (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck) et le **navet** (*Brassica rapa* var. *rapa* L.) et nous avons également mis en place des essais d'association avec du **chou chinois** (*Brassica rapa* var. *pekinensis* (Lour.) Hanelt ou var. *chinensis* (L.) Kitam.) chez les producteurs (en annexes). Nous avons essentiellement travaillé sur deux types de ravageurs de ces plantes : la **mouche du chou** (*Delia radicum* L. ; Diptera : Anthomyiidae) et les **pucerons** : puceron cendré du chou (*Brevicoryne brassicae* (L.)) et puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* (Sulzer)) (Hemiptera : Aphididae).

## 2 Les insectes ravageurs des brassicacées légumières, leurs ennemis naturels et les méthodes de protection actuelles

### 2.1 La mouche du chou

La mouche du chou est l'insecte ravageur le plus nuisible sur les brassicacées légumières dans le Nord-Ouest de l'Europe. Il peut occasionner la mort des plantes (essentiellement légumes-feuilles et légumes-fleurs) au printemps, dans une proportion de 40-60% sans protection insecticide (Estorgues 2005).

Il y a en Bretagne deux générations par an, plus parfois une troisième génération à l'automne, plus diffuse. Ces générations peuvent être facilement délimitées dans le temps par les suivis de ponte (Figure 8, cycle biologique en Figure 9). Les premières mouches adultes émergent début avril ; s'accouplent ; les femelles se nourrissent, essentiellement de nectar (Finch 1971) et pondent leurs œufs au collet des brassicacées 6 ou 7 jours après émergence (Finch & Skinner 1975). L'acceptation de la plante-hôte par la femelle gravide se fait à partir de plusieurs stimuli qu'elle perçoit d'abord à distance : stimuli olfactifs (Finch, 1978) et visuels (Prokopy *et al.*, 1983) puis au contact de la plante (Baur *et al.*, 1996; Finch, 1996). La femelle pond ses œufs soit en surface, soit légèrement enfouis sous la surface du sol (Finch *et al.* 1999), dans les 5 cm autour de la tige de la plante (Hughes & Salter 1959). L'individu passe par trois stades larvaires, avec des accroissements importants de taille (Hughes & Salter 1959). Les larves consomment les racines des plantes, ce qui occasionne les dégâts et cause la nuisibilité de cet insecte. Ce développement limite notamment l'alimentation hydrique de la plante, générant des symptômes proches de ceux d'une plante en situation de sécheresse (Gange & Brown 1989). La Figure 10 présente les dégâts racinaires occasionnés par le développement de ce ravageur et les symptômes aériens correspondants. Sur les brassicacées dont on récolte les racines (navets, rutabagas, radis), la principale source de dommages est la formation de galeries à l'intérieur de celles-ci qui les rendent non commercialisables. Sur les brassicacées dont on récolte les parties aériennes, la principale cause de dommages est la mortalité des plantes (Figure 11). En fin de développement larvaire, les individus entrent en métamorphose à l'intérieur d'une puppe. A l'automne, les individus entrent en diapause au stade puppe et les adultes n'émergent qu'au printemps suivant (Collier & Finch 1983). En été, des températures élevées peuvent engendrer une entrée en estivation des pupes (Finch & Collier 1985), phase de quiescence levée par le retour de températures inférieures à 20°C.

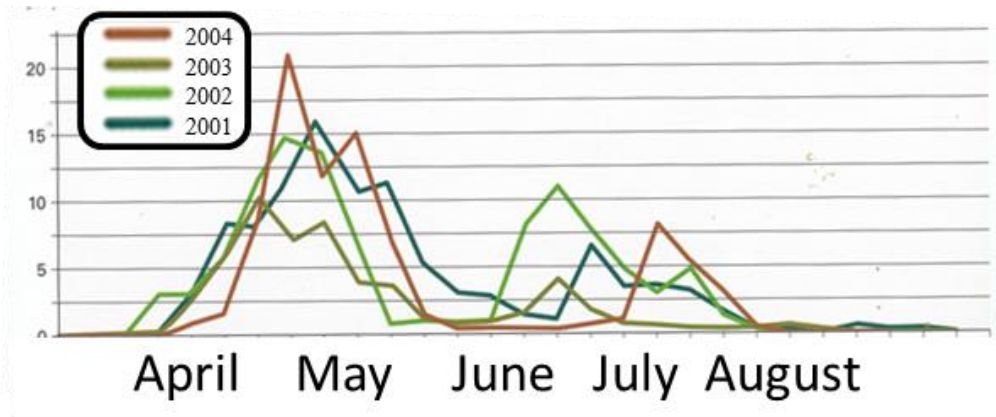


Figure 8 : Dynamique de ponte de la mouche du chou en Bretagne de 2001 à 2004. Graphique tiré de Estorgues (2005).

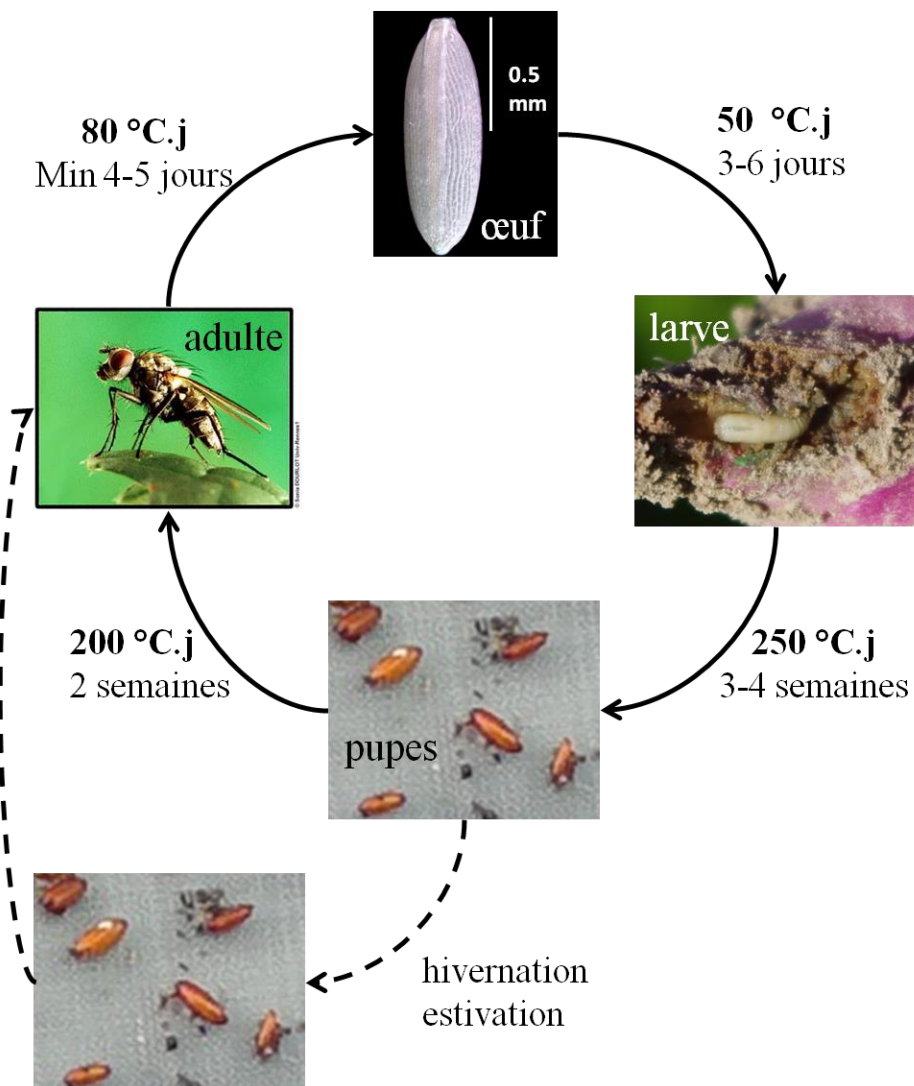


Figure 9 : Cycle biologique de la mouche du chou, *Delia radicum*. Durées de développement (température de base : 6°C) tirées de Collier & Finch (1985). Photographies : Sonia Dourlot (adulte), Savage *et al.* (2016) (œuf) et X. Mesmin.

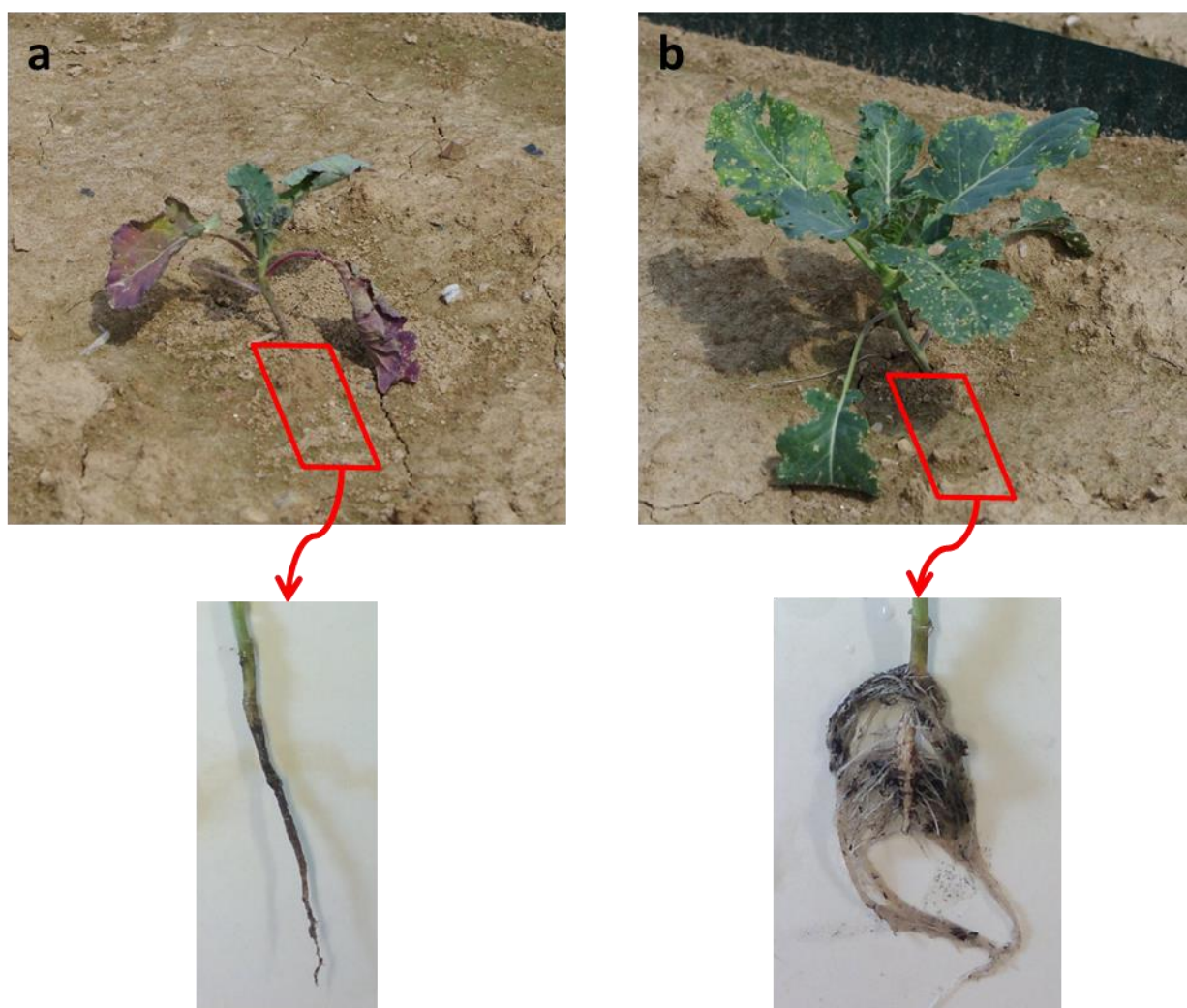


Figure 10 : Symptômes aériens et dégâts racinaires sur brocoli typiques d'une attaque de larves de mouche du chou (a) et comparaison avec un plant sain au même stade de développement (b).



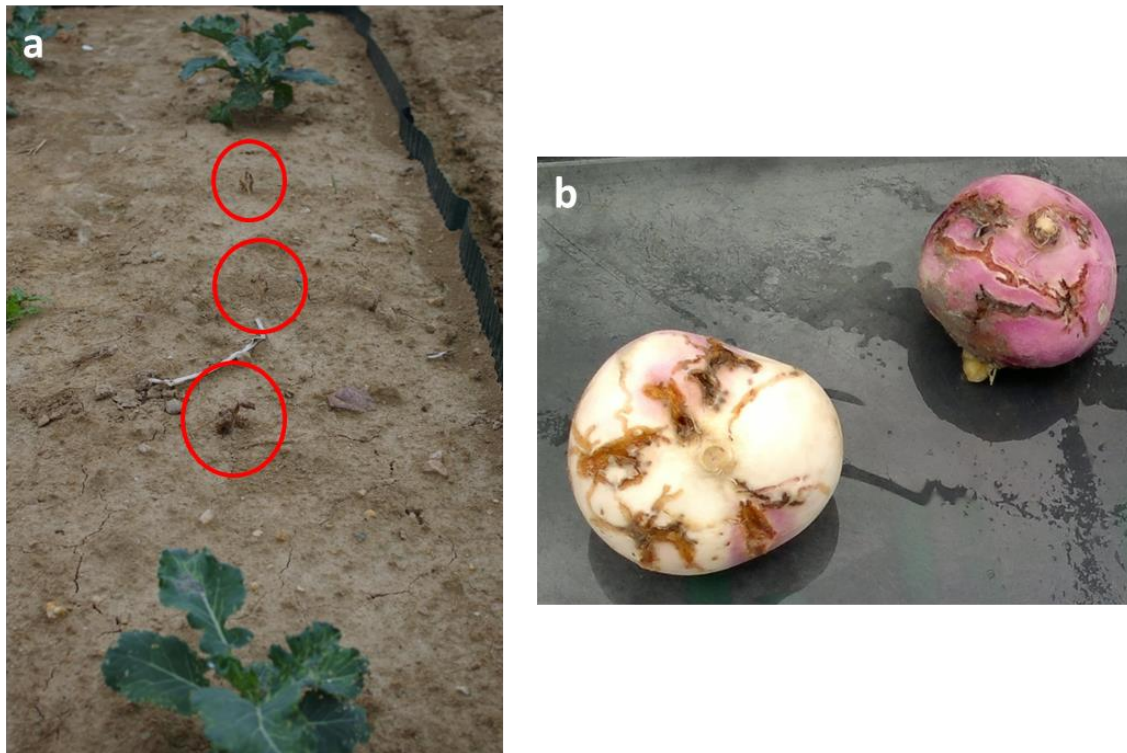


Figure 11 : Illustration de la principale source de dommages dus au développement de *D. radicum* sur brocoli (a, les plants morts sont entourés en rouge) et sur navet (b, galeries dues au développement de larves de *D. radicum*).

Les populations de mouche du chou peuvent être suivies à l'aide de pièges-feutrines (ou plus simplement « feutrines »). Ces pièges sont composés de bandes de feutres collées les unes aux autres en cercles concentriques, et refermées par un Velcro® (Figure 12). Ces pièges sont habituellement relevés hebdomadairement : les œufs sont comptés en examinant chaque bande de feutre puis retirés du piège et les feutrines sont remises sur les mêmes plantes pour une nouvelle session de piégeage. Il existe un seuil de nuisibilité « historique » sur ce ravageur, de **7 œufs pondus par feutrine et par semaine**, utilisé notamment dans le Bulletin de Santé du Végétal pour identifier des infestations potentiellement nuisibles aux cultures. En réalité, c'est un **seuil économique de nuisibilité**, établi par El Titi (1979) et Bligaard *et al.* (1999) qui souffre des limites énoncées dans l'encadré 2 : les données économiques utilisées sont aujourd'hui obsolètes. La nuisibilité de ce ravageur reste assez mal connue : on ne connaît par exemple pas la densité de ravageurs minimale susceptible d'induire de la mortalité de plants ni les éventuels dommages hors mortalité (*e.g.* réduction de la masse des pommes avec le nombre de larves développées). En revanche, El Titi (1979) et Bligaard (1999) s'accordent sur le fait que la nuisibilité de la mouche du chou diminue avec le temps écoulé depuis la plantation, les choux étant potentiellement capables de supporter une charge totale de plus de 100 œufs lorsqu'ils sont plantés depuis quatre semaines (Bligaard 1999).

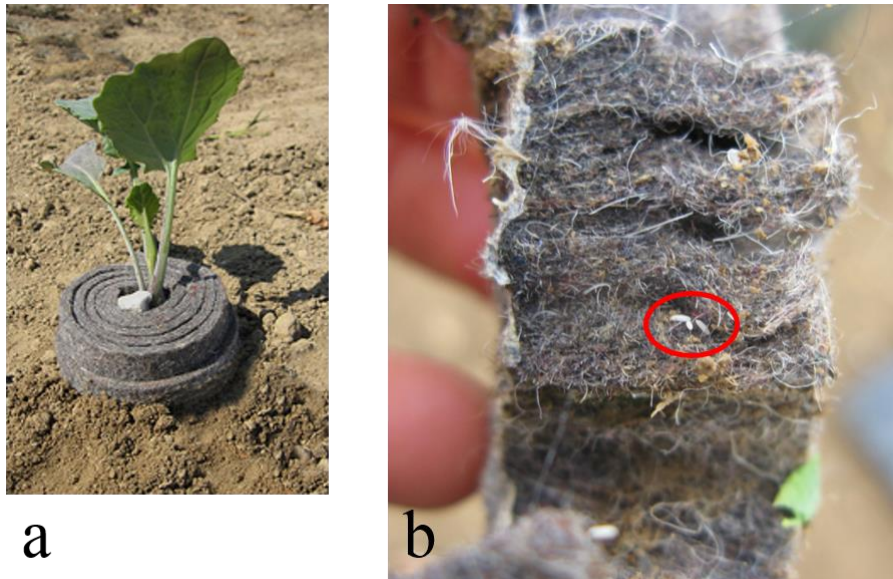


Figure 12 : Feutrinés utilisés pour le comptage des oeufs de mouche du chou (a, photographie Bio-studies) et mise en évidence de 3 œufs au moment du comptage (b, photographie X. Mesmin).

Les œufs sont susceptibles d’être consommés par des prédateurs épiés et on trouve dans la littérature scientifique essentiellement des travaux sur leur consommation par des coléoptères carabidés et staphylinidés (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Andersen *et al.* 1983; Hartfield & Finch 2003). Ces études suggèrent que certaines espèces de prédateurs épiés sont spécialistes de cette ressource, en particulier *Metallina lampros* et *Bembidion quadrimaculatum* chez les carabes et des espèces du genre *Aleochara* chez les staphylins. Les larves et les pupes, enterrées, sont *a priori* inaccessibles aux prédateurs épiés (Finch & Skinner 1988; Lee & Edwards 2012), mais elles peuvent être parasitées, respectivement par *Trybliographa rapae* (Westwood) (Hymenoptera : Figitidae) et par des staphylins (Coleoptera : Staphylinidae) du genre *Aleochara* : *A. bilineata* (Gyllenhal) et *A. bipustulata* (L.). Les femelles de *T. rapae* sont capables de pondre leurs œufs dans les larves de *D. radicum*, sous la surface du sol voire à l’intérieur même des tissus des plantes (Wishart & Monteith 1954; Hemachandra *et al.* 2007). Les femelles d’*A. bilineata* ou d’*A. bipustulata* pondent leurs œufs à proximité de brassicacées infestées par des larves de *D. radicum* (Fournet 2000). Les larves de premier stade cherchent ensuite une puppe de mouche, la perce, s’introduisent dans la puppe, referment le trou et y effectuent leur développement.

En France, la méthode actuellement utilisée pour **protéger les choux à inflorescence et à feuilles** consiste à imprégner les mini-mottes des plants d’un produit à base de **Spinosad** (Success 4 <sup>TM</sup>) avant plantation. Ce traitement étant autorisé en agriculture conventionnelle et biologique, il est désormais réalisé de manière systématique en pépinière et les producteurs reçoivent des plants déjà traités contre la mouche du chou. En revanche, sur légumes-racines, aucune molécule efficace n’est autorisée contre la mouche du chou pour la pulvérisation des parcelles en cours de culture (Unilet 2015) et aucun pelliculage d’insecticide n’existe pour protéger les jeunes plants. La principale méthode utilisée par les producteurs de navets que nous avons suivis au cours de cette thèse (coopérative Agrial) consiste à couvrir les navets de **filets Bioclimat** (Filpack ®) dès leur levée et à les laisser jusqu’à la récolte (Figure 13), sauf pour



les navets d'hiver, semés à partir de septembre, dans la mesure où l'infestation de mouche du chou est alors très faible. Cette protection physique est généralement doublée d'une protection chimique avec utilisation, grâce à une dérogation renouvelée chaque année (en tout cas de 2015 à 2017 inclus), de téfluthrine (Force 1.5G ®) en microgranulés au semis.

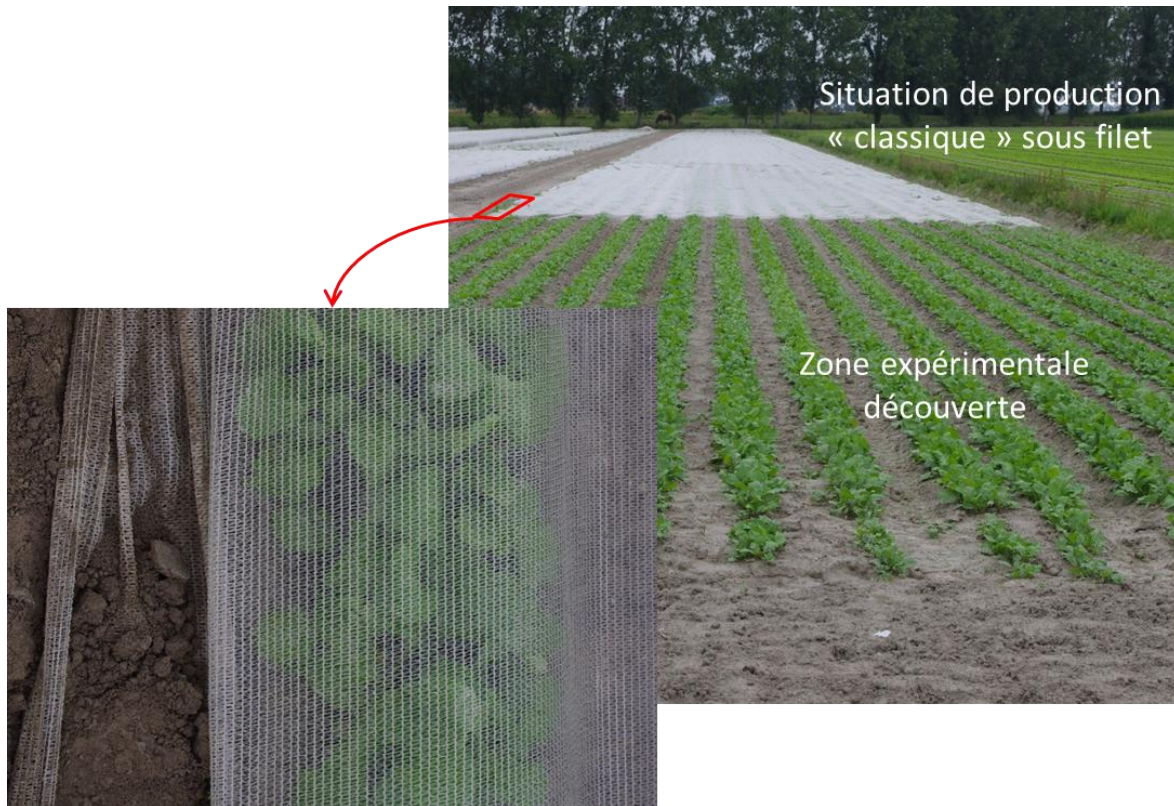


Figure 13 : Illustration de la principale méthode de lutte contre la mouche du chou sur navets : l'utilisation de filets Bioclimat.

## 2.2 Les pucerons

Les brassicacées légumières sont hôtes de deux espèces principales de pucerons : *Brevicoryne brassicae*, le puceron cendré du chou et *Myzus persicae* le puceron vert du pêcher. Le premier est spécialiste des brassicacées tandis que le second est très polyphage.

Le cycle biologique complet de *B. brassicae* comporte la production d'individus sexués à l'automne, une reproduction sexuée et une hibernation sous forme d'œuf diapausant (Turpeau *et al.* 2016). En climat océanique tempéré, caractéristique de l'Ouest de la France, cette espèce est essentiellement anholocyclique, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de génération sexuée, la reproduction est uniquement parthénogénétique et il n'y a pas de diapause hivernale (Figure 14). Pour *M. persicae*, le cycle biologique complet comporte la production d'individus sexués ailés à l'automne, une migration sur un arbre du genre *Prunus* (appelé hôte primaire), une reproduction sexuée et une hibernation au stade œuf. Là encore, dans la zone d'étude, ce puceron est essentiellement anholocyclique et la reproduction par parthénogénèse dure toute l'année. *Brevicoryne brassicae* est facilement reconnaissable par la pruinosité caractéristique qui recouvre les individus et ce puceron se développe en formant des colonies denses (Figure 15), généralement au dos des feuilles de la partie supérieure des plants (Ambrosino *et al.* 2007). On trouve également cette espèce sur les très jeunes feuilles, près du méristème apical et on

peut le retrouver à l'intérieur des pommes des choux à inflorescences à la récolte, ce qui est la principale source de nuisibilité chez ce puceron (Costello & Altieri 1995; Estorgues & Cochard 2004). A l'inverse, *M. persicae* se trouve essentiellement sur les feuilles de la base des plants (Ambrosino *et al.* 2007) et ce puceron ne génère généralement pas de dommages (Costello & Altieri 1995), sauf éventuellement par la transmission de virus dont il est un vecteur important (Landis & Van der Werf 1997).

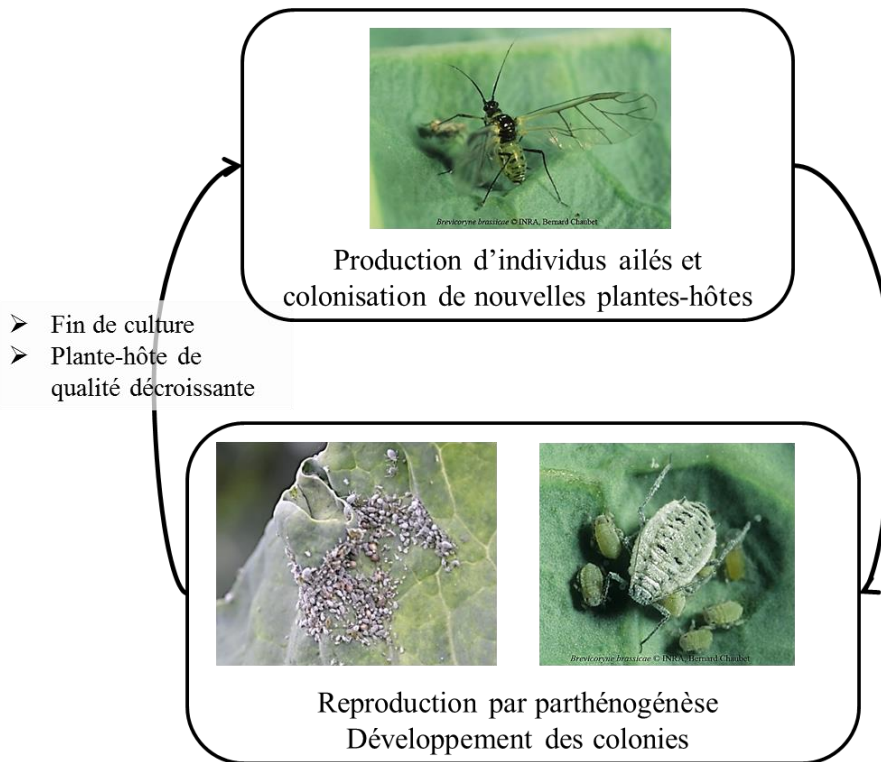


Figure 14 : Cycle biologique simplifié de *B. brassicae* et de *M. persicae* illustré avec *B. brassicae*. La colonisation des plantes se fait par des pucerons ailés. Une fois installés, ces pucerons se reproduisent par parthénogénèse et génèrent de grandes colonies. Lorsque la qualité de la plante-hôte décroît, par exemple à la récolte des choux, ou lorsque la colonie devient trop importante, il y a production (par parthénogénèse) de pucerons ailés qui quittent la plante pour coloniser une nouvelle plante-hôte et le cycle reprend. Photographies : Bernard Chaubet et Nathalie Bernard-Griffiths.

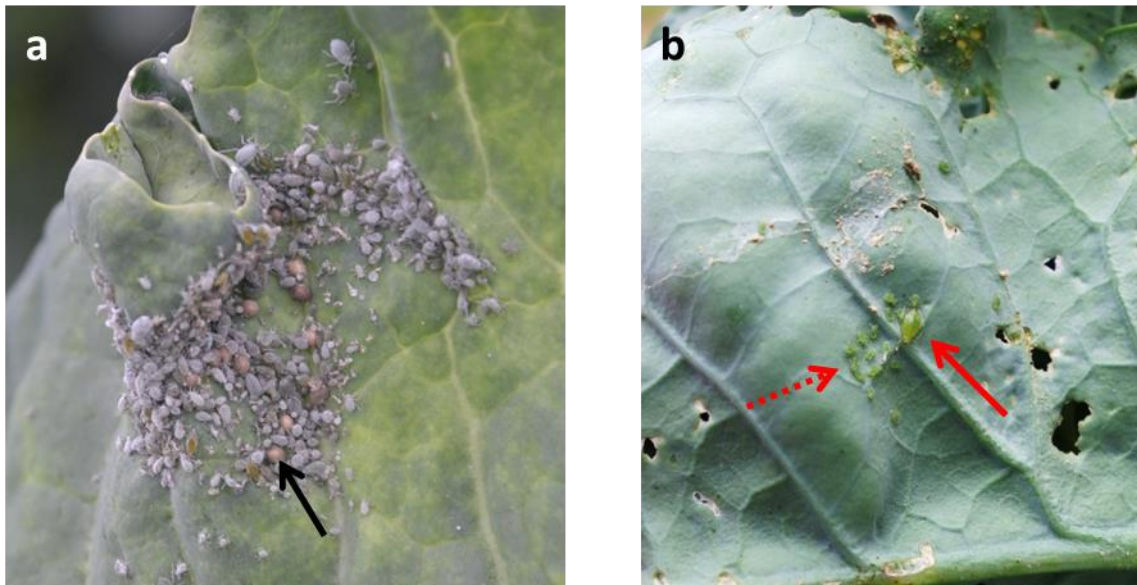


Figure 15 : Illustration du comportement agrégatif de *B. brassicae* (a) et des colonies plus éparpillées de *M. persicae* (b). La flèche noire (a) indique un puceron parasité (ou “momie”) ; la flèche rouge pleine (b) indique un adulte aptère de *M. persicae* et la flèche rouge pointillée (b) indique des larves de *M. persicae*. Sur la photographie a, on observe les dégâts dus au développement de *B. brassicae* : une décoloration de la feuille qui devient jaune (parfois violette) et qui se déforme. Photographies : Nathalie Bernard-Griffiths.

Estorgues & Cochard (2004) ont estimé qu’il fallait que la surface maximale occupée par les pucerons (essentiellement *B. brassicae*) par plante durant la saison soit au minimum de 100cm<sup>2</sup> pour que la proportion de choux-fleurs non commercialisables augmente significativement à la récolte. Ce **seuil de nuisibilité** correspond à une infestation extrême, qui est rarement atteinte.

Les pucerons ont de très nombreux ennemis naturels, à dispersion épigée ou aérienne. Parmi les prédateurs épigés, les carabes et les araignées sont probablement les plus importants (Chiverton 1987b; Rusch *et al.* 2015). Les prédateurs à dispersion aérienne sont plutôt considérés comme des spécialistes des pucerons, au moins durant un de leur stade de développement : coccinelles (adultes et larves) (Cabral *et al.* 2009), larves de syrpe, forficules (ou perce-oreille), chrysopes et hémérobès... Enfin, une espèce de parasitoïde est largement majoritaire sur les pucerons étudiés ici : *Diaeretiella rapae* (M’Intosh) (Navasse 2016). Les deux espèces de pucerons peuvent également être parasitées par *Praon volucre* (Haliday) (Turpeau *et al.* 2016), rarement trouvé dans nos essais.

La méthode conventionnelle utilisée pour la **protection des cultures contre les pucerons** consiste à utiliser un insecticide « préventif » lorsque les premiers pucerons sont observés : souvent une association de lambda-cyhalothrine et de pirimicarb (Karate® K ou Okapi® liquide).

## Matériels et méthodes généraux

### 1 Sites d'étude et vue d'ensemble des différentes expériences

Comme précisé dans le préambule, l'essentiel des travaux présentés dans ce document a été réalisé en parcelles expérimentales (Tableau 4), soit sur le site de l'INRA au Rheu (35, Figure 16 et Figure 17), soit sur la station expérimentale « Terre d'Essais » de Pleumeur-Gautier (22, Figure 18). Ce document comprend également l'analyse et la valorisation des résultats d'une expérience réalisée avant le début de cette thèse (printemps 2014).

Tableau 4 : Synthèse des expériences et suivis utilisés durant cette thèse par ordre chronologique de réalisation. La principale forme de valorisation de l'expérience en question est indiqué en dernière colonne.

| Année (saison)     | Type de parcelle (x nombre de parcelles) | Site                         | Forme de valorisation                              |
|--------------------|--|------------------------------|--|
| 2014 (printemps)   | Parcelle expérimentale                   | Le Rheu                      | Partie 2 chapitre 2 (p. 124)<br>Article 2 (p. 100) |
| 2015 (printemps)   | Parcelle expérimentale                   | Le Rheu                      | Partie 2 chapitre 2 (p. 124)<br>Article 4 (p. 165) |
| 2015 (été-automne) | Parcelles de producteur (x 3)            | Bassin de Loudéac-Pontivy    | Compte-rendu en annexe 3 (p. 256)                  |
|                    | Parcelles de producteur (x 4)            | Polders du Mont-saint-Michel | Compte-rendu en annexe 3 (p. 258)                  |
|                    | Parcelle expérimentale                   | Le Rheu                      | -  |
| 2016 (printemps)   | Parcelle expérimentale                   | Le Rheu                      | Article 5 (p. 176)                                 |
|                    | Parcelle expérimentale                   | Le Rheu                      | Article 1 (p. 76)                                  |
|                    | Parcelle expérimentale                   | Pleumeur-Gautier             | Article 3 (p. 138)                                 |
|                    | Parcelle de producteur (x 1)             | Bassin de Loudéac-Pontivy    | Compte-rendu en annexe 3 (p. 260)                  |
| 2016 (été-automne) | Parcelles de producteur (x 2)            | Bassin de Loudéac-Pontivy    | Compte-rendu en annexe 3 (p. 260)                  |
|                    | Parcelles de producteur (x 3)            | Polders du Mont-saint-Michel | Compte-rendu en annexe 3 (p. 266)                  |
| 2017 (printemps)   | Parcelle de producteur (x 1)             | Bassin de Loudéac-Pontivy    | -  |
|                    | Parcelle de producteur (x 1)             | Polders du Mont-saint-Michel | -  |



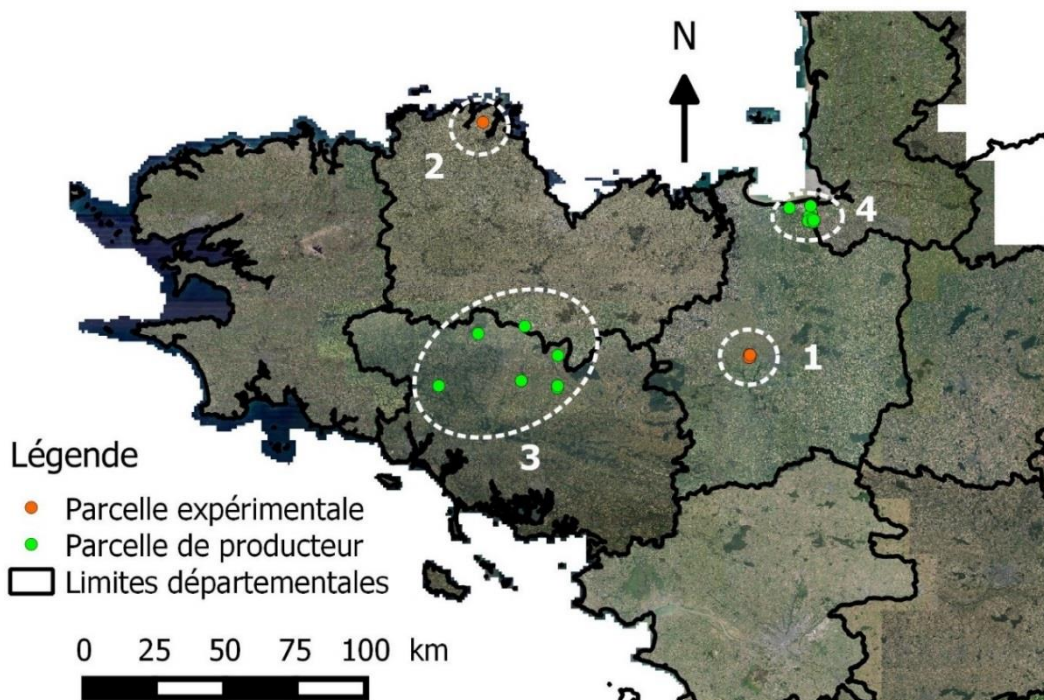


Figure 16 : Vue d'ensemble des sites étudiés durant cette thèse.

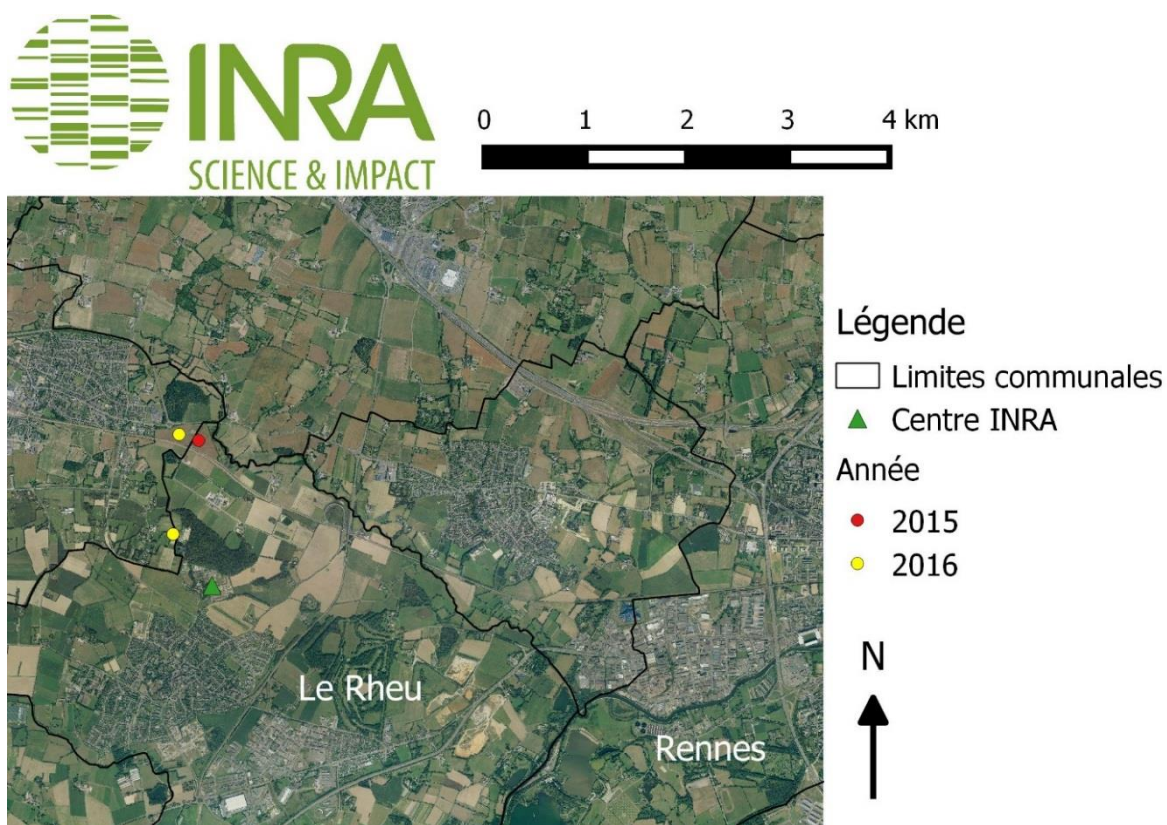


Figure 17 : Détail de la zone d'étude n°1 (Figure 16), autour de l'INRA du Rheu, avec positionnement des parcelles expérimentales utilisées en 2015 et 2016.



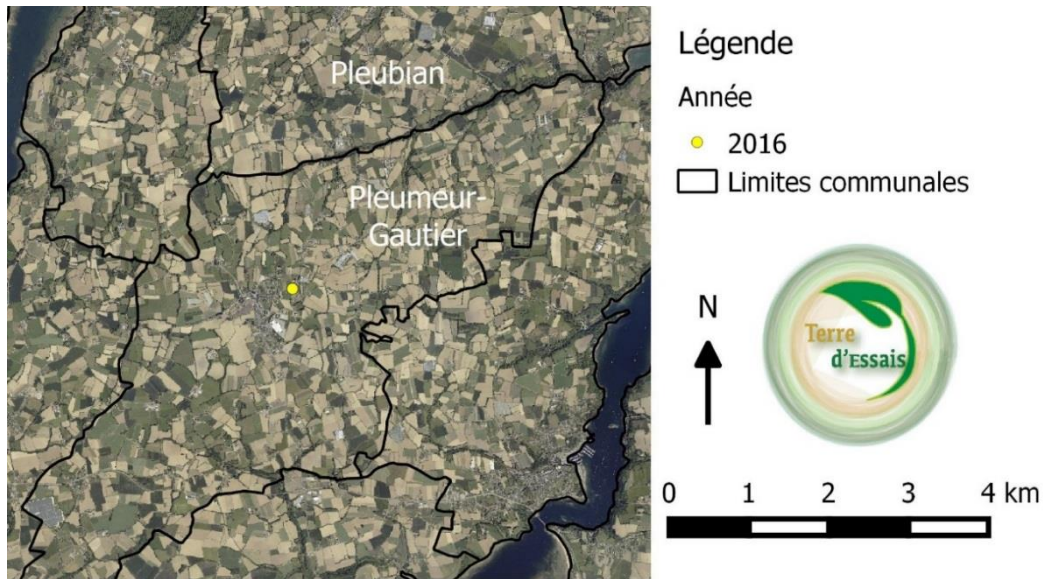


Figure 18 : Détail de la zone d'étude n°2 (Figure 16), autour de la station « Terre d'Essais » de Pleumeur-Gautier, avec positionnement de la parcelle expérimentale utilisée en 2016.

Des suivis ont également été effectués sur des parcelles de producteurs adhérents des coopératives agricoles Triskalia et Agrial et produisant des brassicacées légumières. Il s'agit d'une part de parcelles de brocolis, produits pour la surgélation, dans le bassin de Loudéac-Pontivy, au centre de la Bretagne (Figure 19) et d'autre part de parcelles de navets pour le marché du frais, dans les polders du Mont-Saint-Michel (Figure 20).

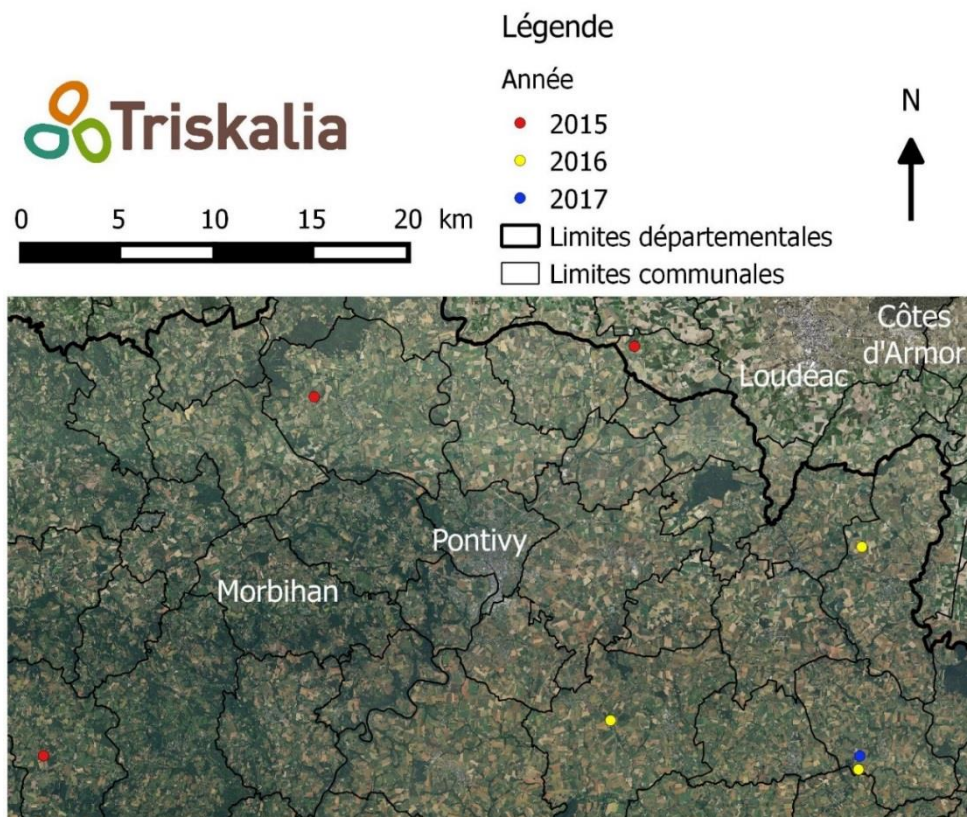


Figure 19 : Détail de la zone d'étude n°3 (Figure 16), dans le bassin de Loudéac-Pontivy, avec positionnement des parcelles de producteurs suivies en 2015, 2016 et 2017.

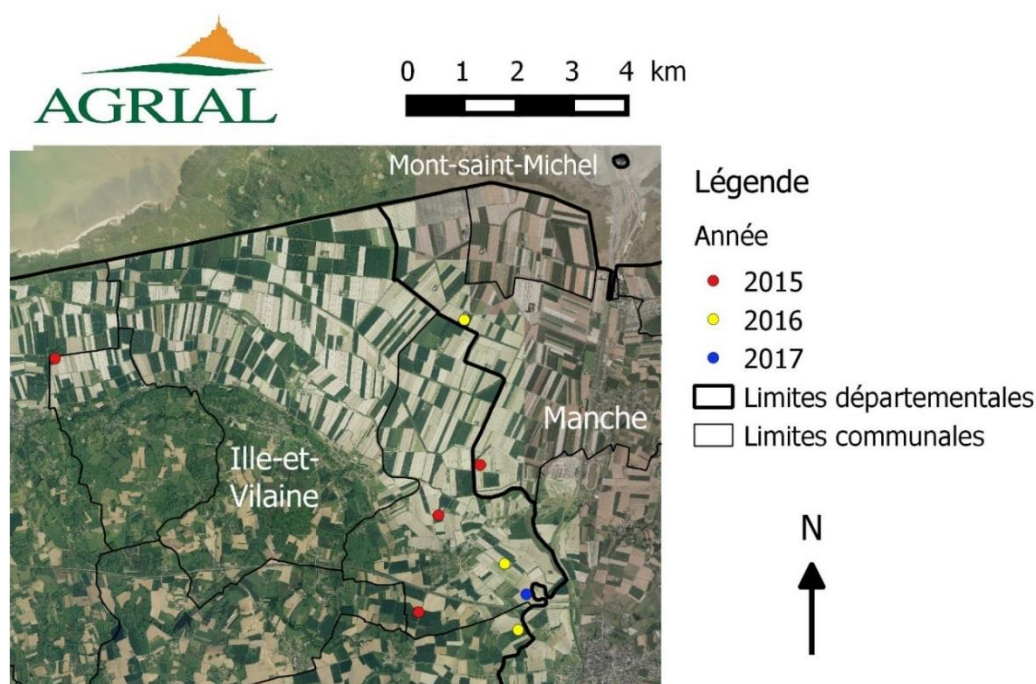


Figure 20 : Détail de la zone d'étude n°4 (Figure 16), dans les Polders du Mont-saint-Michel, avec positionnement des parcelles de producteurs suivies en 2015, 2016 et 2017.

## 2 Méthodes expérimentales générales

### 2.1 Méthodes d'exclusion des ennemis naturels

Pour quantifier l'effet des ennemis naturels sur les populations de ravageurs, nous avons utilisé des méthodes d'exclusion lors des essais réalisés en parcelles expérimentales. Pour les ennemis naturels épigés, l'exclusion a été réalisée grâce à des barrières semi-enterrées combinées à des pièges Barber disposés en surface. L'exclusion a été réalisée à l'échelle de microparcelles de 3m x 3m (Figure 21), sauf pour l'essai du printemps 2015 pour lequel nous avons cherché à intensifier l'exclusion par la mise en place de dispositifs individuels d'exclusion (Figure 21).

Pour quantifier l'effet des ennemis naturels aériens, nous avons utilisé des filets Bioclimat (Filpack ®), délimitant également des microparcelles de 3m x 3m. De sorte à ne pas limiter la croissance précoce des plantes, ces filets ont été surélevés grâce à des coupelles portées par des piquets (Figure 22). Les filets ont été maintenus en place à l'aide d'agrafes et / ou de piquets et les bords ont été recouverts de terre.



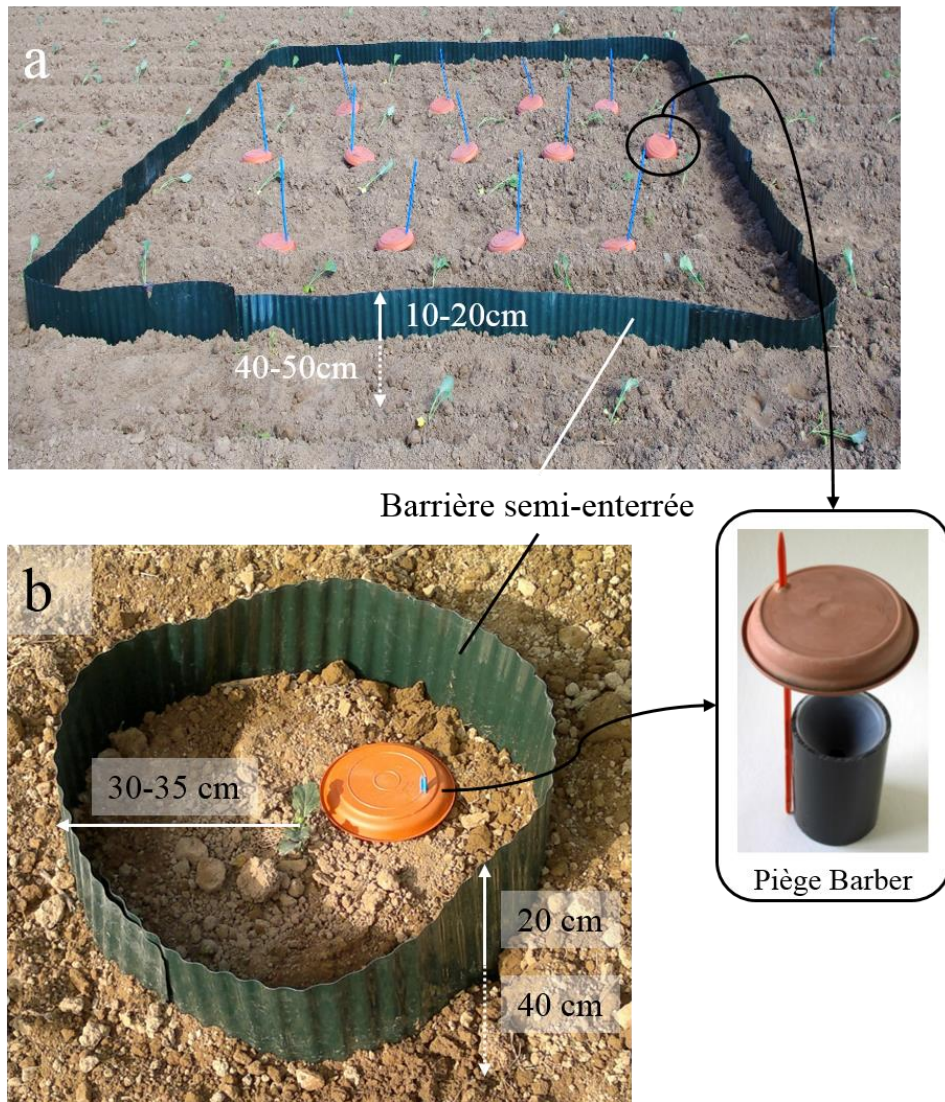


Figure 21 : Dispositifs d'exclusion des ennemis naturels épigés sur le format des microparcelles (a, 3m x 3m) et sur le format individuel (b, cercle de 30-35cm de rayon). Ces dispositifs permettent de quantifier (par comparaison avec un témoin) l'effet de ces ennemis naturels sur le processus et sur le service de régulation des ravageurs. Photographies : X. Mesmin

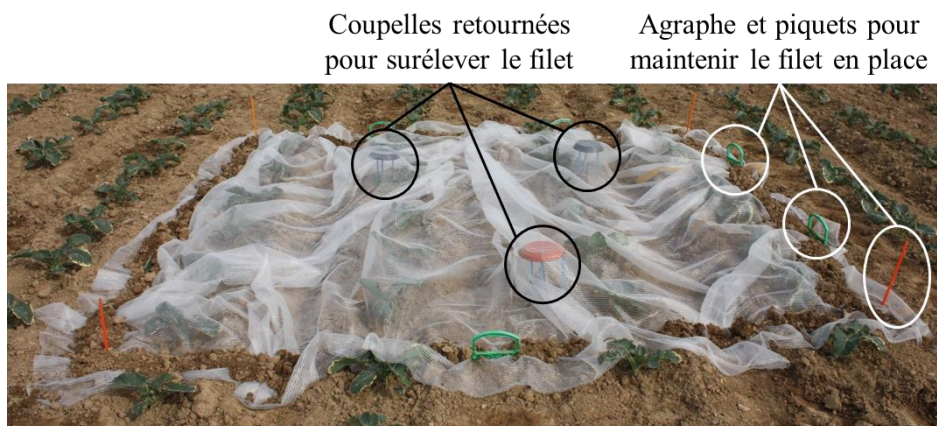


Figure 22 : Dispositif d'exclusion des ennemis naturels aériens sur le format des microparcelles (3m x 3m). Ce dispositif a pour objectif de quantifier (par comparaison avec un témoin) l'effet de ces ennemis naturels sur le processus et le service de régulation des ravageurs. Photographie : M. Maret.



## 2.2 Suivis de populations de la mouche du chou

### 2.2.1 Comptage des pupes en fin de saison

Dénombrer les pupes autour des systèmes racinaires des plantes permet de déterminer le nombre de larves de mouche ayant effectué leur développement complet sur ces plantes. Le nombre de pupes a généralement été dénombré lorsque les plantes étaient prêtes à être récoltées, de sorte à pouvoir analyser, à l'échelle du plant, des corrélations entre nombre de ravageurs et dégâts / dommages sur les plantes. A la récolte d'une culture de printemps (~ fin juin – début juillet pour brocolis et navets), l'essentiel des œufs pondus par la mouche du chou ont eu le temps d'effectuer leur développement, au moins jusqu'au stade pupa. Même si l'échantillonnage a lieu après l'émergence de certaines mouches, les pupes ouvertes restent dans la terre et sont toujours facilement identifiables plusieurs jours après émergence.

Le prélèvement des échantillons de terre pour dénombrer les pupes a été fait à la pelle de jardin jusqu'en 2015 (inclus), sur 20cm de diamètre et une profondeur de 15cm. A partir de 2016, nous avons utilisé une tarière thermique pour réaliser ces échantillonnages, avec des dimensions standards de prélèvement de 12cm de diamètre pour environ 13.5cm ( $\pm 0.4$ ) de profondeur. Dans chaque échantillonnage, l'objectif était de collecter la quasi-totalité des pupes sur chaque plant et les dimensions utilisées sont théoriquement suffisantes pour atteindre cet objectif. En effet, bien que très peu d'études existent concernant la dispersion des larves autour des racines des plantes avant d'entrer en diapause, Hughes & Salter (1959) suggèrent que l'essentiel des larves se transforment en pupes dans les 5 cm autour de la racine principale et Finch *et al.* (1978) indiquent (sur la base de données non publiées) que 80 à 100% des pupes sont collectées grâce à des échantillons de 15cm de diamètre (sauf pour des légumes-racines comme le rutabaga). De sorte à contrôler l'exhaustivité de nos prélèvements, nous avons régulièrement contrôlé la présence de pupes, à l'aide d'une pelle de jardin, au niveau des bords des prélèvements. Finalement, si nous ne pouvons pas assurer que notre échantillonnage a été exhaustif sur chaque plant, les données bibliographiques existantes et nos contrôles visuels répétés suggèrent qu'une très faible proportion de pupes a été manquée.

Ces échantillons sont mis en sacs et ramenés au laboratoire. Ils sont ensuite lavés avec de l'eau sous pression dans un tamis (maille 1mm x 1mm ; Figure 23). Lorsque la terre a été lessivée, l'échantillon est versé dans un plateau pour comptage des pupes (et éventuellement des larves).

Pour l'analyse des données, la comparaison directe du nombre de pupes par plant entre modalités défaunées (*i.e.* à l'intérieur des dispositifs d'exclusion) et témoin et l'imputation de cette différence aux ennemis naturels retirés est possible **si et seulement si le nombre d'œufs pondus par modalité est équivalent**. Si ça n'est pas le cas, les taux de mortalité entre les stades œuf et pupa peuvent être utilisés.

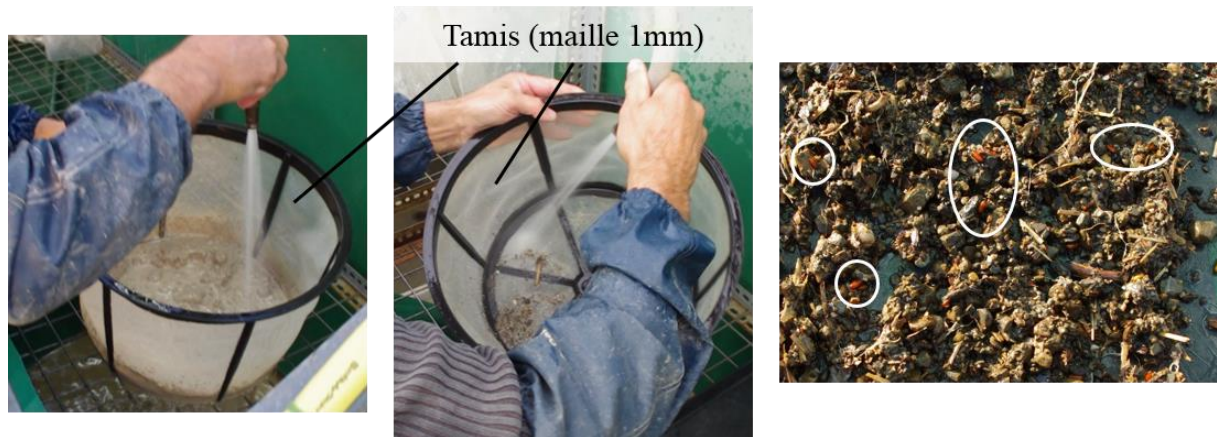


Figure 23 : Illustration du principe du lavage des échantillons collectés au champ pour le comptage des pupes (mises en évidence par les cercles blancs sur la photo de droite). Photos : C. Puech et X. Mesmin.

### 2.2.2 Suivi de ponte sur feutrine et conversion du nombre d'œufs pondus

La ponte de la mouche du chou a été suivie, sur brocolis, grâce au système de feutrine déjà décrit (Figure 12). Le nombre d'œufs pondus par plant a été compté de manière hebdomadaire. Cette méthode a le gros avantage d'être rapide, de permettre par conséquent de faire un grand nombre de comptages, et de bien considérer la variabilité du nombre d'œufs pondus par plant. En revanche, on sait que le nombre d'œufs obtenus à partir de cette méthode sous-estime le nombre d'œufs réellement pondus par plant, sur la terre. Bligaard *et al.* (1999) ont montré que le nombre d'œufs comptés par feutrine était au minimum 1,8 fois inférieur au nombre d'œufs pondus par plant sur la terre. Cela n'est pas dérangeant lorsque l'on souhaite comparer les niveaux de ponte entre modalités expérimentales. C'est en revanche problématique lorsque les niveaux de ponte diffèrent et qu'on souhaite alors calculer des taux de mortalité. Nous avons en effet vu que nous collectons approximativement toutes les pupes développées, il est donc nécessaire de calculer les taux de mortalité à partir d'un nombre d'œufs pondus plus réaliste.

Pour ce faire nous avons, **lorsque les niveaux de ponte étaient hétérogènes entre modalités expérimentales**, utilisé l'équation suivante établie par Bligaard *et al.* (1999) permettant de corréliser le nombre d'œufs pondus sur feutrine et le nombre d'œufs pondus sur la terre (Figure 24) :

$$Y^{0.4} = 0.47 + 1.15 \times X^{0.4}$$

Où Y est le nombre d'œufs par plant et par jour comptés par prélèvement de terre et X est le nombre d'œufs par plant et par jour comptés sur feutrine. Cette équation ne sera **utilisée que dans l'article 4** (actes de colloque OILB) **et dans la discussion générale** pour comparer les niveaux de régulation de la mouche du chou obtenus dans toutes les expériences de cette thèse. Après conversion, les nombres d'œufs pondus par session de piégeage (*i.e.* Y multiplié par le nombre de jours dans la session correspondante) sont sommés pour chaque feutrine sur l'ensemble de la saison.

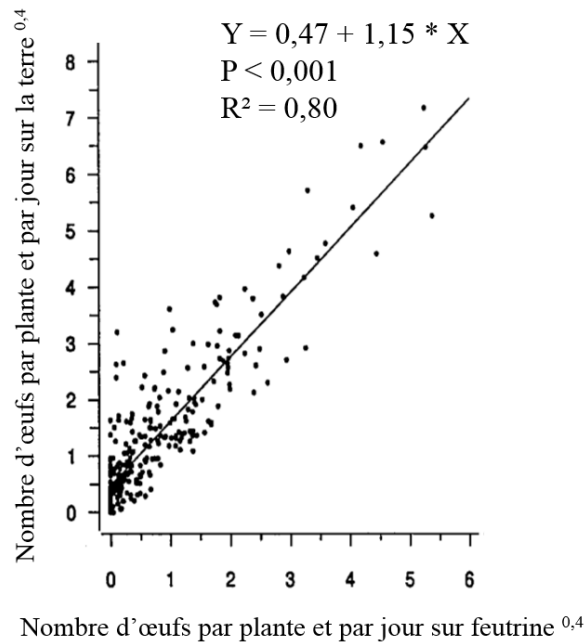


Figure 24 : Résultats obtenus par Bligaard *et al.* (1999) concernant la corrélation entre nombre d'œufs de mouche du chou comptés sur feutrine (abscisses) ou par prélèvement de la terre au pied des plants (ordonnées).

Nous faisons ici l'hypothèse que la relation présentée ci-dessus est suffisamment générale pour être appliquée à un contexte géographique et climatique différent. Cette hypothèse est supportée par un effet non significatif, dans Bligaard *et al.* (1999), du pays d'échantillonnage (Danemark et Norvège) sur la relation obtenue. Il semble toutefois, quel que soit le contexte géographique, que l'état de la feutrine (humidité, présence de terre) soit le principal facteur déterminant l'efficacité du piégeage (Bligaard *et al.* 1999).

### 2.2.3 Taux de mortalité de la mouche du chou

Le comptage des œufs est destructif, il est donc **par définition impossible d'avoir, sur un même plant, le nombre d'œufs pondus et le nombre de pupes formées**. Les taux de mortalité ont donc été estimés en comparant nombre de pupes à la récolte et nombre d'œufs pondus pendant la durée de l'expérience. Toutefois, les œufs pondus peu de temps avant la récolte n'ont pas tous le temps de donner des pupes avant le prélèvement d'échantillons (Hughes & Salter 1959; Collier & Finch 1985). Un calcul a été réalisé pour déterminer la date à partir de laquelle les œufs pondus ne donneront pas de pupes au moment de la récolte. Les œufs dénombrés après cette date n'ont pas été utilisés pour le calcul du cumul d'œufs pondus par plant.

Le taux de mortalité a ensuite été calculé à partir de la formule suivante :

$$T_{mortalité_{i,j}} = 1 - \frac{N_{pupes_{i,j}}}{N_{oeufs_i}}$$

Où  $i$  représente la modalité expérimentale et  $j$  représente l'identifiant du plant échantillonné en récolte.  $T_{mortalité_{i,j}}$  est donc le taux de mortalité de la mouche du chou estimé pour le plant  $j$  de la modalité  $i$ ,  $N_{pupes_{i,j}}$  est le nombre de pupes compté dans l'échantillon de ce même plant et  $N_{oeufs_i}$  est le nombre moyen d'œufs pondus par plant sur l'ensemble de la saison pour la

modalité i. S'il n'y a pas d'effet modalité sur la ponte, c'est la moyenne toutes modalités confondues qui est utilisée.

**Rappelons que ce calcul de taux de mortalité ne sera utilisé que dans l'article 4 et dans la discussion générale.**

#### 2.2.4 Identification des pupes et détermination du parasitisme

Toutes les pupes collectées durant cette thèse ont été identifiées pour déterminer :

1. L'espèce de diptère ayant produit le puparium ;
2. L'espèce (ou le genre) en développement à l'intérieur de la pupe lorsque celle-ci provenait d'une larve de *D. radicum*.

Le premier point est relativement simple à déterminer sous loupe binoculaire à partir de la forme des crêtes présentes à l'extrémité postérieure de la pupe (Figure 25, (Savage *et al.* 2016)).

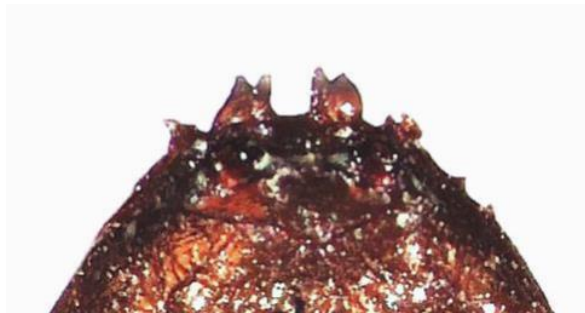


Figure 25 : Crêtes bifides caractéristiques à l'extrémité postérieure des pupes de *Delia radicum* (Savage *et al.* 2016).

Le second point a été déterminé grâce à l'observation, toujours sous loupe binoculaire, de l'intérieur des pupes légèrement humidifiées, par transparence du puparium. Cette détermination est un peu plus délicate mais quelques critères caractéristiques (Figure 26 et Figure 27) permettent d'identifier les pupes non parasitées (uniquement *D. radicum* en développement à l'intérieur), les pupes parasitées par *Trybliographa rapae* et les pupes parasitées par *Aleochara* spp. (impossible d'aller au-delà du genre avec cette méthode). Toutefois dans de nombreux cas, la dégradation de la pupe ne permettait pas une détermination par transparence ; dans ce cas, une dissection de la pupe a permis de détecter la présence ou l'absence de parasitoïde à l'intérieur. Ce choix de détermination des taxons immédiatement après le tri de terre et donc avant émergence a été fait pour limiter d'autres inconvénients relatifs à la mise en élevage des pupes en chambres climatiques. Ces principaux inconvénients sont l'avortement des larves / nymphes à cause de conditions trop sèches / trop humides, le développement de champignons entomopathogènes ou l'entrée en diapause des individus, retardant beaucoup l'obtention des données.

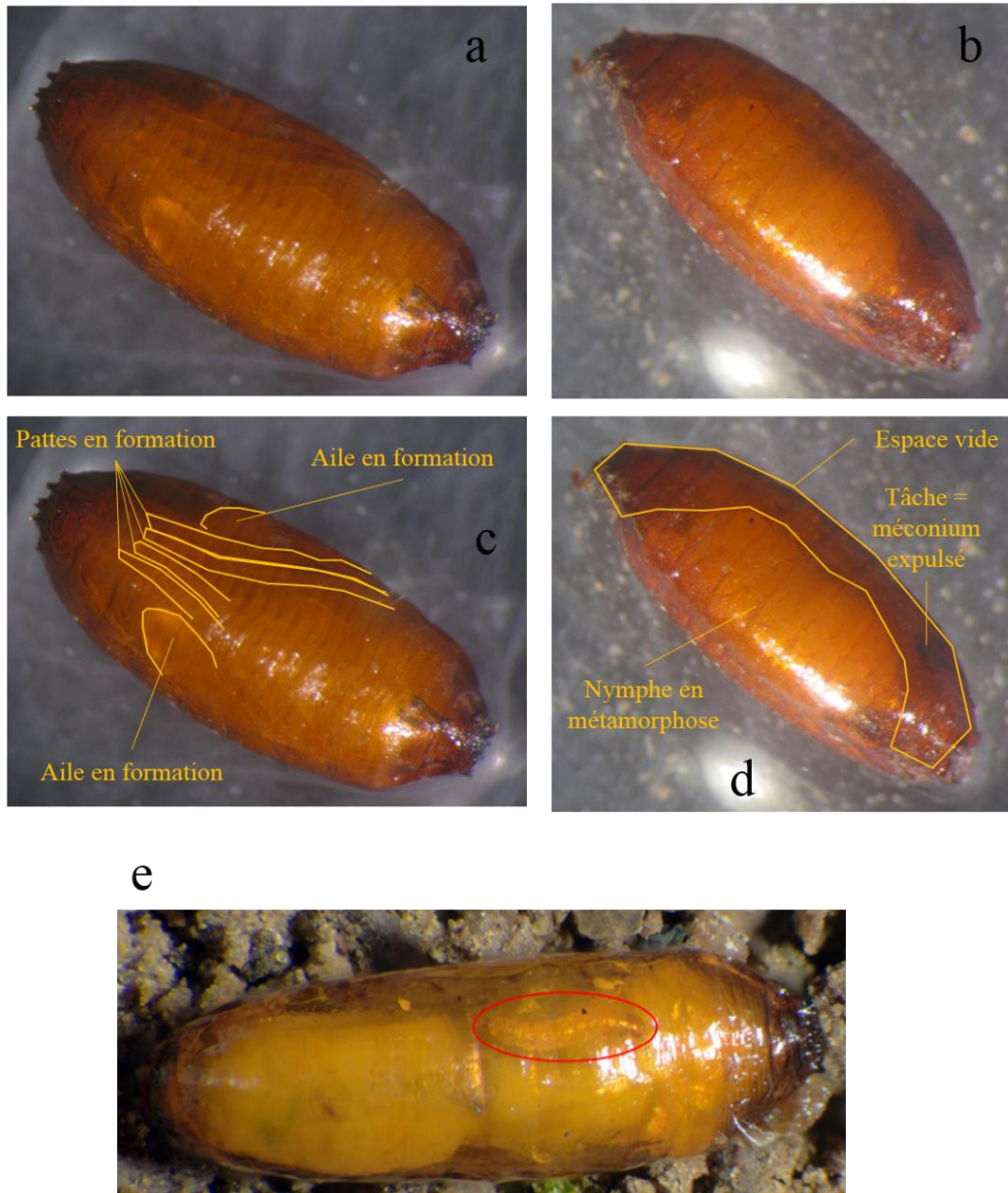


Figure 26 : Visualisation par transparence du taxon en développement à l'intérieur des pupes de *Delia radicum* : a et c pupes non parasitées, nymphe de *D. radicum* en développement ; b et d, pupe parasitée par *Trybliographa rapae* et e, pupe parasitée par *Aleochara* spp. Photographies : S. Dourlot (e) et X. Mesmin (a, b, c, d).



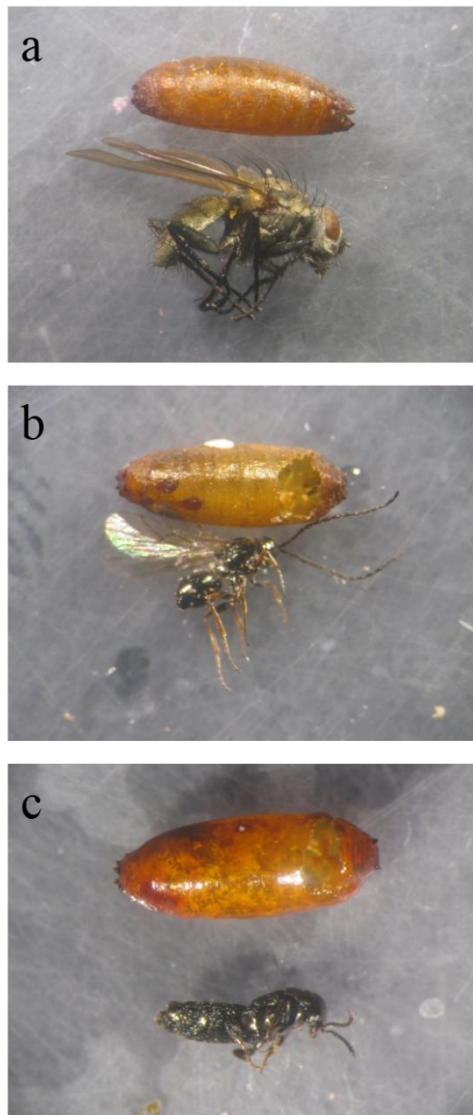


Figure 27 : Illustration de l'aspect des pupes et des principaux taxons émergeant : *Delia radicum* (a) ; *Trybliographa rapae* et pupée tachée par le méconium (b) ; *Aleochara* spp. et pupée tachetée de blanc (c, taches blanches visibles en phase finale de parasitisme). Photographies : X. Mesmin.

### 2.3 Suivis des populations de pucerons et calcul des taux de parasitisme

Lorsque les pucerons ont été étudiés, leur comptage a été fait de manière hebdomadaire, de sorte à avoir une dynamique de populations et ainsi à voir si :

1. La colonisation initiale des plantes par les individus ailés était équivalente entre les différentes modalités expérimentales ;
2. Les densités de pucerons divergeaient ensuite selon les modalités expérimentales.

Le comptage a été réalisé de manière non destructive : les feuilles des plantes ont été retournées une à une pour compter les pucerons présents. Le nombre de pucerons parasités (au stade momie, c'est-à-dire après la mort du puceron, lorsque le parasitoïde passe du dernier stade larvaire au stade nymphal, puis au stade adulte), a également été compté. Selon l'expérience, les espèces de pucerons ont été distinguées ou non.

Du fait de la répartition agrégative de *Brevicoryne brassicae* sur les feuilles, les colonies sont parfois devenues trop denses pour pouvoir compter tous les pucerons présents. Dans cette situation, nous avons utilisé des gabarits pour estimer la surface occupée par la colonie. Cette surface a été convertie *a posteriori* en nombre d'individus grâce la régression suivante :

$$N_{\text{pucerons}} = 36.322 \times \text{Surface}(\text{cm}^2)$$

établie dans un projet précédent (projet Brassinse) de l'équipe de recherche (Figure 28, (PBI - Paysage en cultures de brassicacées 2013)).

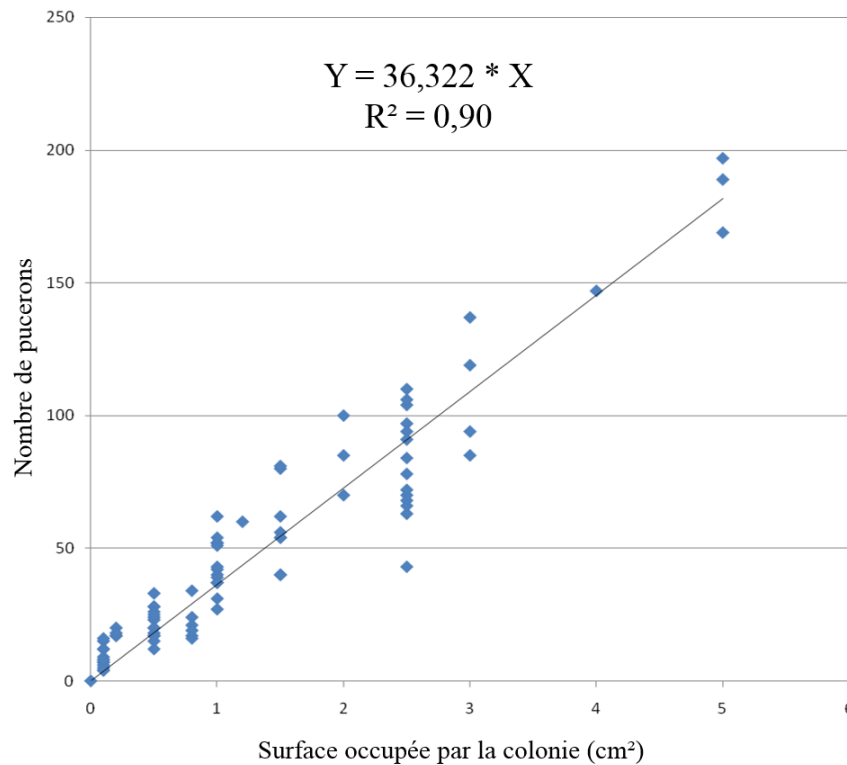


Figure 28 : Régression établie durant le projet Brassinse entre surface occupée par une colonie de *Brevicoryne brassicae* et nombre de pucerons dans cette colonie (PBI - Paysage en cultures de brassicacées 2013).

Pour chaque plant et à chaque date, un taux de parasitisme des pucerons a été calculé à partir de la formule suivante :

$$T_{\text{para}} = \frac{\text{Momies}}{\text{Pucerons} + \text{Momies}}$$

Partie 1 : La nuisibilité  
des insectes ravageurs,  
une donnée essentielle  
pour évaluer  
l'efficacité du contrôle  
biologique



## Objectifs et organisation de la partie 1

Dans cette partie, l'objectif est d'évaluer la nuisibilité de la mouche du chou sur brocoli de printemps et de comparer la nuisibilité de ce ravageur sur deux cultures sur lesquelles il génère des dégâts directs (le navet) ou indirects (le brocoli).

Nous présentons les résultats d'une expérience menée en conditions semi-contrôlées, en cages insect-proof, avec introduction artificielle des ravageurs au pied des brocolis visant à établir une relation entre nombre de ravageurs et dommages. Cette partie fait l'objet d'un article (article 1) intitulé « **Pest density and plant damage: how *Delia radicum* affects broccoli yield ?** », en préparation pour la revue *Journal of Pest Science*.

Pour souligner la très grande variabilité de la nuisibilité d'un ravageur donné selon la situation de production, nous terminerons ce chapitre par une courte comparaison des dommages mesurés au court de cette thèse sur brocolis et sur navet.



Figure 29 : Illustration de l'effet de la densité de ravageurs sur la croissance des brocolis. Le plant du haut n'a reçu aucun œuf tandis que le plant du bas en a reçu 80. La photographie est prise le 20/05/2016, soit 30 jours après le premier apport d'œufs, 16 jours après le dernier apport d'œufs et 28 jours avant la récolte.

Photographie : Marie Vincent

## Synthèse de l'article 1 : La mouche du chou est-elle réellement nuisible sur brocoli ?

Quantifier le service de régulation naturelle assuré par les prédateurs et parasitoïdes des insectes ravageurs implique d'évaluer au préalable les pertes de récoltes qu'ils engendrent pour pouvoir ensuite mesurer la diminution de ces pertes attribuables aux ennemis naturels et ainsi fournir aux producteurs des données précises sur ce qu'ils peuvent attendre du contrôle biologique. Or sur de nombreux systèmes « plante – ravageur », on connaît mal la fonction de dommage et l'influence de divers paramètres (moment de l'attaque notamment) sur cette fonction. Nous avons vu en introduction que la nuisibilité de la mouche du chou était assez mal connue, et que l'on supposait que la principale cause de dommages était la mortalité de plants (El Titi 1977, 1979; Bligaard 1999; Estorgues 2005). L'objectif de cet article est donc d'évaluer la nuisibilité de la mouche du chou, à la fois via la mortalité des plantes et via une éventuelle réduction de production des plants survivants. Comme c'est le cas pour de nombreuses cultures où les dégâts des ravageurs sont indirects (Poston *et al.* 1983; Pedigo *et al.* 1986), on **peut supposer une réponse tolérante du brocoli à la mouche du chou**, *i.e.* une capacité de compensation pour de faibles densités de ravageurs permettant à la plante de limiter voire de ne pas subir de dommages.

Pour répondre à cet objectif, nous avons mené une expérience en cages insect-proof dans laquelle les ravageurs ont été introduits au stade œuf en densités connues au pied de brocolis. Dans cette expérience, tous les paramètres de développement et de croissance des brocolis sont négativement et linéairement corrélés avec le nombre d'œufs de mouche introduits (Figure 29). La masse des brocolis récoltés décroît elle aussi linéairement avec la densité de ravageurs introduits, générant une perte de 39% de la masse atteignable pour la densité maximale de 100 œufs par plant. En revanche aucune mortalité des plants n'est observée. Ce résultat semble attribuable en partie à la prédation des œufs et des larves de mouche par des prédateurs épigés, malgré l'utilisation d'un dispositif de défaunage visant à limiter ce phénomène.

La réduction observée de la masse des brocolis n'est pas directement synonyme de dommages. En effet, les paramètres de développement et de croissance montrent que les plantes compensent les attaques des larves de mouche. Une récolte étalée dans le temps aurait probablement conduit à une réduction des écarts de masses mesurées. Les **conséquences réelles de cette nuisibilité hors mortalité** sont donc probablement **dépendantes du contexte socio-économique** : est-il nécessaire de tout récolter rapidement ou la récolte peut-elle être étalée sans coûts supplémentaires pour l'agriculteur ? Dans le premier cas, la mouche du chou semble nuisible dès les premières larves développées. Dans la seconde situation en revanche, nous suggérons qu'effectivement, la cause quasi-unique de dommages sur brocolis est la mortalité des plants, et que les prédateurs épigés semblent largement contribuer à la limiter.

## Article 1 : Pest density and plant damage: how *Delia radicum* affects broccoli yield ?

Xavier Mesmin <sup>a</sup>, Marie Vincent <sup>a</sup>, Yann Tricault <sup>a</sup>, Vianney Estorgues <sup>b</sup>, Loïc Daniel <sup>a</sup>, Anne-Marie Cortesero <sup>a</sup>, Vincent Faloya <sup>a</sup>, Anne Le Ralec <sup>a</sup>

<sup>a</sup> INRA, Agrocampus Ouest, Univ Rennes, IGEPP (Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes) – UMR-A 1349, F-35000 Rennes

<sup>b</sup> Chambre régionale d'agriculture de Bretagne, Kergompez, 29250 Saint-Pol-de-Léon, France

### Abstract

On many crops, we have poor knowledge on the relationship linking pest density to damage. Yet, investigating pest harmfulness is particularly relevant currently, as we are trying to turn to alternative crop protection techniques, such as pest biological control, that are unlikely to totally suppress pest populations. In this study we assessed the harmfulness of *Delia radicum* on broccolis, evaluating the effect of pest density on i/ the proportion of harvestable plants and ii/ the mass of harvestable plants. We worked inside insect-proof cages set up in the field with additional pitfall traps set up to remove ground dwelling predators. Plants were manually infested with 10 levels of pest density ranging from 0 to 100 individuals per plant, following a natural infestation pattern. Surprisingly, no plant died during this experiment and almost 100% of the pests introduced died over the course of the experiment. However, all development and growth traits were negatively correlated with pest density and the head mass of broccolis at harvest decreased linearly with pest density. The evolution of development and growth traits showed evidence of plant compensation, suggesting that head mass at individual maturity of each plant might have remained unchanged. In such a situation, the actual damage is likely to depend on the production context, and the systematic use of insecticides to avoid growing delays is questionable.

### Keywords

Pest harmfulness; crop loss; plant traits; plant injury; damage; plant tolerance; plant resistance;

## 1 Introduction

In the history of agriculture, the development of pest management methods, among which the most significant are physical (*e.g.* hoeing against weeds) and chemical (*i.e.* pesticides), has led to dramatic decreases in crop losses to pests. Oerke (2006) reported results from a worldwide investigation conducted between 2001 and 2003 showing that for six food and cash crops of major importance for human-beings, potential crop losses (without physical, chemical or biological protection) ranged between 49.8% (average for wheat) and 82.0% (cotton) while actual crop losses (despite the crop protection practices employed) were clearly lower and ranged between 28.2% (wheat) and 40.3% (potatoes). However, because predominant chemical crop protection has various negative consequences, notably on human health and on the beneficial fauna of agroecosystems (Desneux *et al.* 2007; Geiger *et al.* 2010), alternatives are urgently needed to protect crops against pests. Contrary to chemicals, most of these techniques (push-pull, trap crops, intercropping...) are likely to have partial efficiency. For example, conservation biological control, based on the enhancement of natural enemy populations to control insect pests, is thought to be an interesting lever to lower crop losses (Eilenberg *et al.* 2001) but is incompatible with the complete suppression of pest populations because by definition, predators cannot maintain without preys. It is therefore necessary to reconsider the relationship between pest density, plant injuries (*i.e.* the symptoms of pest development on the physiology of the host; Pedigo *et al.* 1986) and damage (*i.e.* the decrease in quantity or quality of yield; Zadoks 1985; Pedigo *et al.* 1986). In this perspective, pest populations should reach an intermediate size that both i/ is high enough to allow for the building of efficient natural enemy communities, among which several specialists depend on this specific resource (Devictor *et al.* 2010) and ii/ is low enough to induce acceptable loss for the farmer, a level that is likely to depend on the production context (International Conference on Global Crop Losses 2017). In many cases, plants are able to tolerate moderate levels of pest infestation (Poston *et al.* 1983; Fenemore 1984; Pedigo *et al.* 1986), *i.e.* to withstand injuries without significant yield decrease (Verdugo *et al.* 2016), so that this intermediate pest population size could be innocuous in several pest/crop systems (*e.g.* Rogers & Brier 2010).

In general, injuries and damage due to below ground pests have been less studied than those inflicted by above ground pests (Hunter 2001). This may be due to methodological constraints, as recording freshly induced injuries below ground necessarily involves destructive sampling, thus preventing the evaluation of subsequent damage. However, the effects of pest development below ground are not restricted to the loss of root tissue, and injuries could also be recorded above ground as well (Murray *et al.* 1996; Teixeira *et al.* 1996; Hunter 2001), though these are in this case indirect injuries (Fenemore 1984). Indeed, physiological and morphological consequences of root injuries can include a reduction in foliar surface (Cardona *et al.* 1982), a decrease in plant height and above ground biomass (Júnior *et al.* 2015), an increase in lignin content (Hopkins *et al.* 1995), an increased concentration of soluble nitrogen in the sap (Gange & Brown 1989)... Gange and Brown (1989) suggested that below ground pests could have an effect similar to drought on plants, through the removal of roots. All these consequences of pest development on plant traits may or may not lead to significant decrease in final yield (Rosenheim *et al.* 1997; Brandelero *et al.* 2016). All this indicates that it is

pertinent to monitor plant growth and development above ground to assess the extent of the injuries undergone below ground and their conversion into potential yield decrease.

*Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) is the main pest of *Brassica* vegetables in northwestern Europe. The main cause of damage on leaf and flower vegetables is plant mortality, that can reach 40-60% without insecticide protection (Estorgues 2005). Females lay their eggs on the ground, within a distance of 5cm from plant stem (Hughes & Salter 1959). Then the larvae develop by feeding on plant roots during three stages, thereby inflicting injuries to plant roots with several potential consequences on the plants (see above) among which the disturbance of water and nutrient uptake (Gange & Brown 1989). Several studies have been performed to quantify the damage inflicted by this pest to two *Brassica* crops: cauliflower and oilseed rape. Turnock *et al.* (1992) did not find any relationship between injuries of root maggots and yield of oilseed rape, hence suggesting that cropped plants fully compensated injuries at least up to the maximal tested pest density (25 eggs per plant). On cauliflower, El Titi (1979) showed a correlation between egg density and plant mortality for infestation levels ranging from 10 to 60 eggs per plant. This study was used by Bligaard *et al.* (1999) to define an economic threshold of *D. radicum* on cauliflower, suggesting that intervention was needed if more than one egg was found per felt trap (used for monitoring egg laying) and per day two to four weeks after planting. This threshold is still used by practitioners in France as a landmark to evaluate the intensity of pest infestation, but its pertinence in terms of decision making is now obsolete because: i/ chlorfenvinphos used by El Titi (1979) is now forbidden and ii/ the current protection strategy against the cabbage root fly is preventative and consists in root drenching all leaf and flower *Brassica* vegetables before planting with Spinosad (Success™ 4). On cauliflower again, Bligaard (1999) performed several experiments with varying times of infestation and found that plant biomass decreased when egg density rose from 0 to 25 eggs per plant, but final yield was not monitored. Only one study showed a reduction in the production of surviving cauliflowers in response to *D. radicum* attack (El Titi 1977). Finally, a methodological limit of these studies is that eggs were always introduced at once. This pattern, unrealistic compared to natural infestation (Estorgues 2005), may have consequences on pest survival and on plant-pest interactions: Finch and Skinner (1988) showed increased *D. radicum* survival for instant egg inoculation compared to protracted inoculation – and therefore on the subsequent damage.

The objective of the present study was to assess the harmfulness of *D. radicum* on broccoli *Brassica oleracea* var. *italica* Plenck (Brassicales: Brassicaceae), a crop on which we expected a similar tolerance than previously observed on cauliflower. For that purpose we worked on caged plants grown in the field to ensure natural root development where we controlled pest density using artificial egg infestations. We expected a tolerant response of broccolis to *D. radicum* (Poston *et al.* 1983), with compensation for low injury levels, hence no damage; and damage resulting from greater levels of injury, ranging from yield reduction to plant mortality.

## 2 Materials and methods

### 2.1 Study site and experimental design

The experiment was conducted in an 850m<sup>2</sup> plot at INRA's experimental station (UE0787, Domaine expérimental de la Motte au Vicomte), in Le Rheu, France (48°06'N; 1°47'W) during the spring 2016. The field used for this study has a deep soil (80-120cm), hydromorphic from the surface, originating from shale and wind deposited loam (classified as luvisol following the international soil classification system of the (IUSS Working group WRB 2015)). Previous crops were maize in 2012, 2013, 2014; faba beans in 2015 and the field was sown to a meadow seven months before this study started. Six insect-proof cages (6m long × 3m wide × 2m high; 300 \* 300µm mesh; Diatex ®) were erected on the plot. On the 5<sup>th</sup> of April 2016, 30 untreated broccolis (cv. 'Marathon') at the stage of 2 true leaves were planted in each cage, every 0.50m in rows 0.75m apart. Insect-proof cages prevented plant colonization by flying insects, whether they be females from surrounding cabbage root fly populations, other *Brassica* pests or *D. radicum* natural enemies. PET barriers (Greenborder, Nortene®) buried all around the cages (60cm high, 40 of which below ground) prevented access to hypogeic and epigeic organisms. Inside each cage, two sticky panels (29.7 \* 42cm), a yellow and a blue one, were suspended in order to catch flying arthropods that could emerge from the soil. Additionally, 24 pitfall traps were set up in each cage (*i.e.* 1.3 per m<sup>2</sup>) to reduce predation by ground dwelling arthropods (*e.g.* carabids) on fly immature stages. Pitfall traps were half-filled with water and a few drops of odorless detergent. Barriers and traps were set up 13 days before planting, and the cages, the day before planting.

### 2.2 Artificial infestation of plants

Eggs were manually provided to plants inside insect-proof cages. The dynamic of egg input was designed to mimic the natural egg laying dynamic of *D. radicum*, which is generally centered on a peak that represents about 40% of the total amount laid (calculation based on previous experiments performed under natural infestation conditions). The first natural egg laying peak is quite stable over the years in north-western France and typically occurs between early and mid-May when transplanting is done at the beginning of April (Estorgues 2005). We hence spread the infestation over three consecutive weeks with a peak on the 2<sup>nd</sup> of May representing 40% of the total amount of eggs applied on each plant. The two other inputs were done on the 25<sup>th</sup> of April and on the 9<sup>th</sup> of May, each representing 30% of the total amount of eggs applied per plant. We defined ten pest densities, summarized in Table 1, ranging from 0 (control) to 100 eggs per plant, a range similar to egg counts made in production fields from the same region (Josso *et al.* 2013).

The eggs were obtained in the laboratory (see Lamy 2016 for details on *D. radicum* rearing) from a strain of *D. radicum* emerging from pupae collected in the fields of the same experimental station in the early summer 2015, that were kept diapausing at 4°C. The pupae emerged in 50cm wide cubic insect-proof cages (Bugdorm, MegaView Science Co.) placed inside a growth chamber (20°C ± 2°C; 60±10%RH; 16:8h photoperiod). After mating in the cage, the females were offered slices of swede placed on a filter paper for egg laying during 3 days. The eggs were then brought to the field and directly used for infesting the plants. They

were deposited at the base of plant stalks with a fine paint brush. At each date of plant infestation, an additional batch of about 300 eggs was placed in a Petri dish, on a moistened filter paper and kept in a climatic room (16:8h photoperiod and 20°C). After seven days, natural egg mortality was estimated as the proportion of unhatched (*i.e.* dead) eggs. Infestation levels were attributed to broccolis in a randomized complete blocks design: inside each cage, egg density was attributed randomly to each broccoli; there were 3 broccolis for each egg density in each cage, thus a total of 18 plants per egg density in the experiment.

Table 1: Pattern of manual infestation of the broccolis by cabbage root fly eggs.

|   |          |          |           |           |           |           |           |           |           |            |
|---|----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| 1 <sup>st</sup> infestation<br>(3 weeks after planting) | 0        | 1        | 3         | 6         | 9         | 12        | 15        | 18        | 24        | 30         |
| 2 <sup>nd</sup> infestation<br>(4 weeks after planting) | 0        | 3        | 4         | 8         | 12        | 16        | 20        | 24        | 32        | 40         |
| 3 <sup>rd</sup> infestation<br>(5 weeks after planting) | 0        | 1        | 3         | 6         | 9         | 12        | 15        | 18        | 24        | 30         |
| <b>Total</b>  | <b>0</b> | <b>5</b> | <b>10</b> | <b>20</b> | <b>30</b> | <b>40</b> | <b>50</b> | <b>60</b> | <b>80</b> | <b>100</b> |

At broccoli harvest, *i.e.* on June 21<sup>st</sup> and 22<sup>nd</sup>, a soil sample (12cm in diameter and 13.5 ± 0.4cm (mean ± SE) in depth, ensuring the collection of more than 70% of the pupae; Hughes 1960; Finch *et al.* 1978) was taken around each broccoli root with a motorized auger. The number of *D. radicum* larvae and pupae was counted after washing the samples through a 1mm \* 1mm mesh sieve.

### 2.3 Plant development and growth

We evaluated plant development and plant growth weekly on every broccoli from April 12<sup>th</sup> to June 14<sup>th</sup> (*i.e.* during 10 weeks). The development of each plant was assessed by recording the number of leaves, the presence / absence of at least one lateral sprout and the presence / absence of a visible inflorescence. These measurements match the three main stages of broccoli development (Feller *et al.* 1995). Plant mortality was also recorded. Plant growth (*i.e.* the irreversible enlargement of organs; Teale *et al.* 2006) was evaluated thanks to two data: the product of the largest leaf length and width (thereafter called “relative leaf area”; Bligaard 1999), known to be highly correlated with leaf area in *Brassica* crops (Olfati *et al.* 2010; Cargnelutti Filho *et al.* 2015; Tartaglia *et al.* 2016) and the height above ground of the apical meristem (thereafter simply called “plant height” in the text), often used to give a complementary information on plant growth (Kloen & Altieri 1990; Brandelero *et al.* 2016).

### 2.4 Root injuries and final head mass

As the first broccolis had reached their optimal development regarding marketable standards (buds tight and close to opening), we harvested every plant in a row on the 21<sup>st</sup> and 22<sup>nd</sup> of June. Stalks were cut about 1cm below the insertion of the first branch of the head and head mass was determined with a spring scale (precision = ± 5g).

Injuries induced by *D. radicum* larvae feeding on plant roots was assessed by visual examination using the scale defined by Dodsall *et al.* (1994): 0 = no injury; 1 = slight feeding, < 10% of tap root surface injured; 2, 3, 4 and 5 respectively 10-25%, 26-50%, 51-75%, 76-100% of root surface injured.



## 2.5 Data analysis

Generalized linear mixed models were used to analyze every dimension of plant development, growth and production. We performed a model on every dimension of plant development (*i.e.* number of leaves, proportion of plants with at least one lateral shoot and proportion of plants with an inflorescence) and growth (*i.e.* relative largest leaf area, plant height) including the number of eggs (quantitative), the sampling session (factor), and their interaction as fixed effects and the identifiers of the cage and of the plant to account respectively for potential spatial correlation among data obtained inside the same cage and for the fact that the same plants were monitored on each session (Faraway 2006). The analysis of lateral shoots and inflorescences was restricted to the dates when shoots or inflorescences were recorded, respectively. For the latter, only two measurement sessions were analyzable which rendered impossible the use of the plant identifier as random. This proportion was therefore analyzed at the cage scale and the random effect set on the cage identifier accounted for repeated measures (Faraway, 2006). Pearson correlation coefficients were computed among all development and growth traits over their respective period of analysis (Table S 1 in Supplementary materials).

The effect of the number of eggs on the proportion of plants displaying root injuries (injury class > 0) and on final head mass was assessed, using a random factor set on the identifier of the cage to consider potential spatial correlation among data obtained inside the same cage.

All statistical analyses were performed using R software (R core team, 2017). The models described above were fitted using generalized linear mixed modelling (functions ‘lmer’ or ‘glmer’ of the package ‘lme4’; Bates *et al.* 2015) with a distribution adapted to the data analyzed: Gaussian (response variables: log transformed number of leaves; log transformed relative largest leaf area; square root transformed plant height; final head mass) or binomial (response variables: proportion of plants with at least one lateral shoot; proportion of plants with an inflorescence; proportion of plants with root injuries). When necessary, an additional random factor set on the statistical individual was used to account for data overdispersal. The significance of the fixed effects was tested using type II Wald chi-square tests (function ‘Anova’, package ‘car’; Fox & Weisberg 2011).

Post-hoc tests were performed on the models fitted on plant development and growth traits. We studied the effect of egg density on plant traits through time: for each date (factor level), we estimated the marginal slope of the linear trend between egg density and plant traits (in cm/egg for plant height for instance; function ‘emtrends’ with back-transformation of the slopes to the response scale; package ‘emmeans’; Lenth 2017). Then we extracted the slope of the steepest relationship between each plant trait and egg amount. These values provided estimates for the strongest effects of pests on plant traits observed in our experimental design.

Among all plants, 30 (*i.e.* 17%) suffered from slug attack or lost their apical meristem so that it was not possible to record largest leaf length and width or plant height on at least one occasion. All data collected on such plants were discarded.



### 3 Results

#### 3.1 Plant survival and mortality of *D. radicum* immature stages

The 150 broccolis survived the whole experiment. The proportion of unviable eggs among the three batches used for artificial infestations was similar with an overall mean of 18.9% ( $\pm 1.3\%$ ). At the end of the experiment, a total of only 2 pupae was recovered from the soil samples taken over plant roots, suggesting a high mortality of the 6065 introduced eggs before reaching their final developmental stage.

#### 3.2 Plant development and growth

The relative largest leaf area, plant height and the number of leaves were highly correlated, with Pearson correlation coefficients exceeding 90%. Contrastingly, no data had a correlation coefficient exceeding 63% with the proportion of plants with an inflorescence and coefficients did not exceed 37% for correlations with the proportion of plants with at least one lateral shoot (Table S 1 in Supplementary materials).

Except for the proportion of plants with at least one lateral shoot, all development and growth traits were negatively correlated with an increase in pest density (Table 2). The interaction between measurement dates and the number of eggs deposited was significant for growth traits, while not significant for development traits.

Table 2: Effect of the number of *D. radicum* eggs deposited per plant and its interaction with the date of measurement on the development and growth traits recorded on broccolis. Bold p-values show significant differences at  $\alpha = 5\%$ .

|  | Number of eggs |    |                   |       | Interaction “number of eggs: date” |    |                   |
|--|----------------|----|-------------------|-------|------------------------------------|----|-------------------|
|  | $\chi^2$       | DF | P-val             | Trend | $\chi^2$                           | DF | P-val             |
| Number of leaves                                     | 6,61           | 1  | <b>0,010</b>      | ↘     | 15,17                              | 9  | 0,086             |
| Proportion of plants with at least one lateral shoot | 2,36           | 1  | 0,125             |       | 8,64                               | 5  | 0,124             |
| Proportion of plants with a visible inflorescence    | 8,25           | 1  | <b>0,004</b>      | ↘     | 2,34                               | 1  | 0,126             |
| Relative largest leaf area                           | 13,66          | 1  | <b>&lt; 0,001</b> | ↘     | 24,16                              | 8  | <b>0,002</b>      |
| Height above ground of the apical meristem           | 5,09           | 1  | <b>0,024</b>      | ↘     | 54,82                              | 8  | <b>&lt; 0,001</b> |

Plant traits responses to pest attack followed a similar pattern (Figure 30) of 1) no pre-existing trend in development and growth traits prior to pest input; then 2) a transient negative effect becoming significant after a delay varying from a couple of days to several weeks after the first infestation, depending on the trait, and finally 3) a waning of the effect with no significant trend at the end of the experiment. Hence, even the highly infested plants recovered the development and growth states of uninfested plants, as measured by our parameters, with the exception of plant height, that remained negatively correlated with egg density until the end

of the experiment. All plants produced an inflorescence and 73% produced at least one lateral shoot by the end of the experiment. The punctual negative effect of egg density (Figure 30) indicates that these organs appeared later when plants suffered high pest densities.

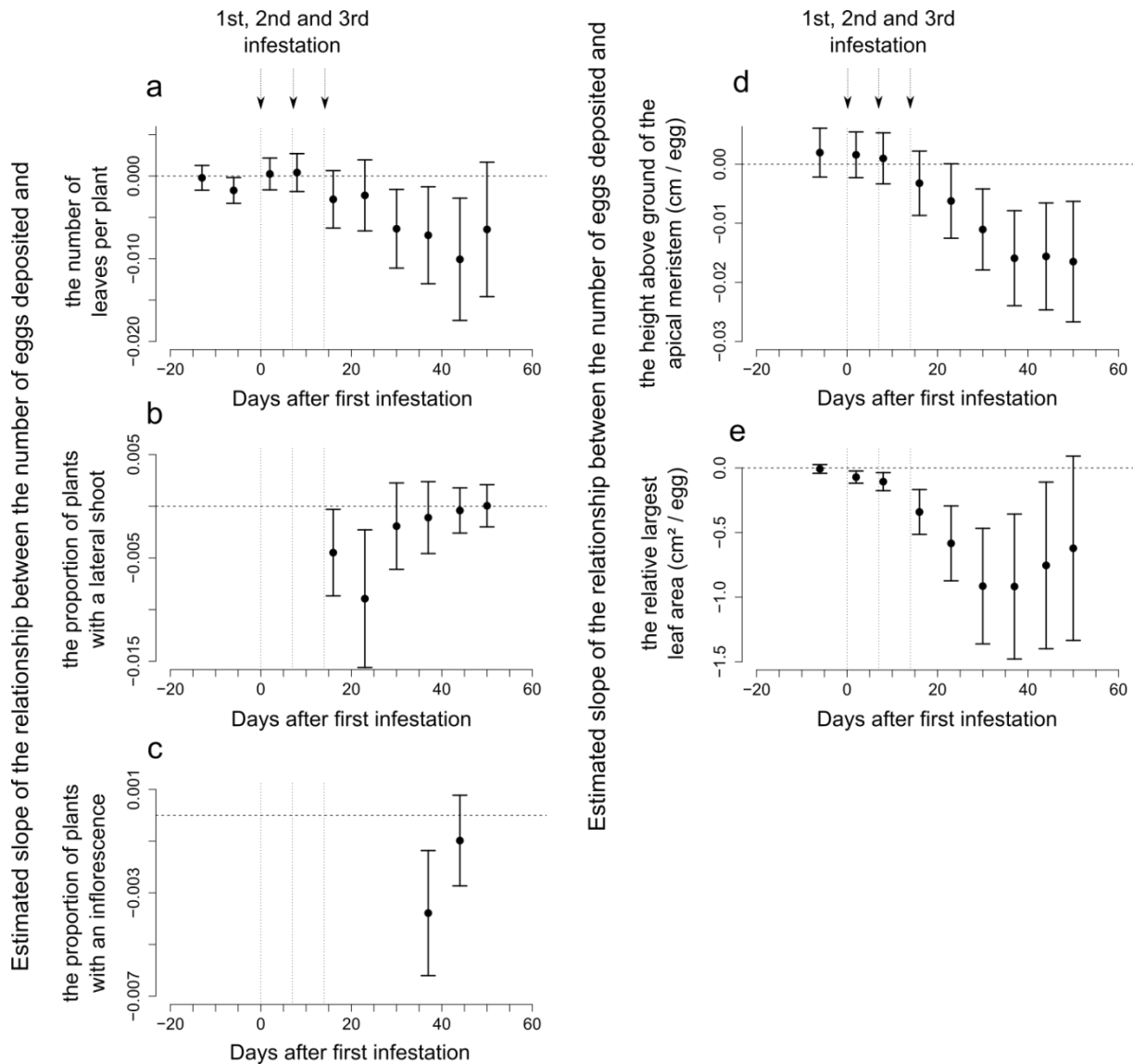


Figure 30: Estimated marginal slopes of the relationship between the number of eggs deposited and plant traits (a: number of leaves; b: proportion of plants with at least one lateral shoot; c: proportion of plants with an inflorescence; d: height above ground of the apical meristem in cm and e: relative largest leaf area in cm<sup>2</sup>) for each date of measurement (estimate  $\pm$  95% confidence interval back-transformed to the response scale, obtained with function ‘*emtrends*’; (Lenth 2017)). For each date, the slope significantly differs from 0 if the error bar does not cross the horizontal dashed line in 0. Vertical dotted lines represent the three artificial infestations of broccoli plants.

The most negative trend between egg density and development or growth trait was observed at varying times depending on the trait considered, from 23 days to 50 days after the first artificial egg infestation for the proportion of plants with lateral shoots and the plant height respectively (Figure 30). Focusing on this particular date, the models indicated linear relationships between plant traits and egg density (Figure 31), with only slight deviations from

linearity for the proportion of plants with at least one lateral shoot or with an inflorescence, which may simply be due to the binary nature of these response variables.

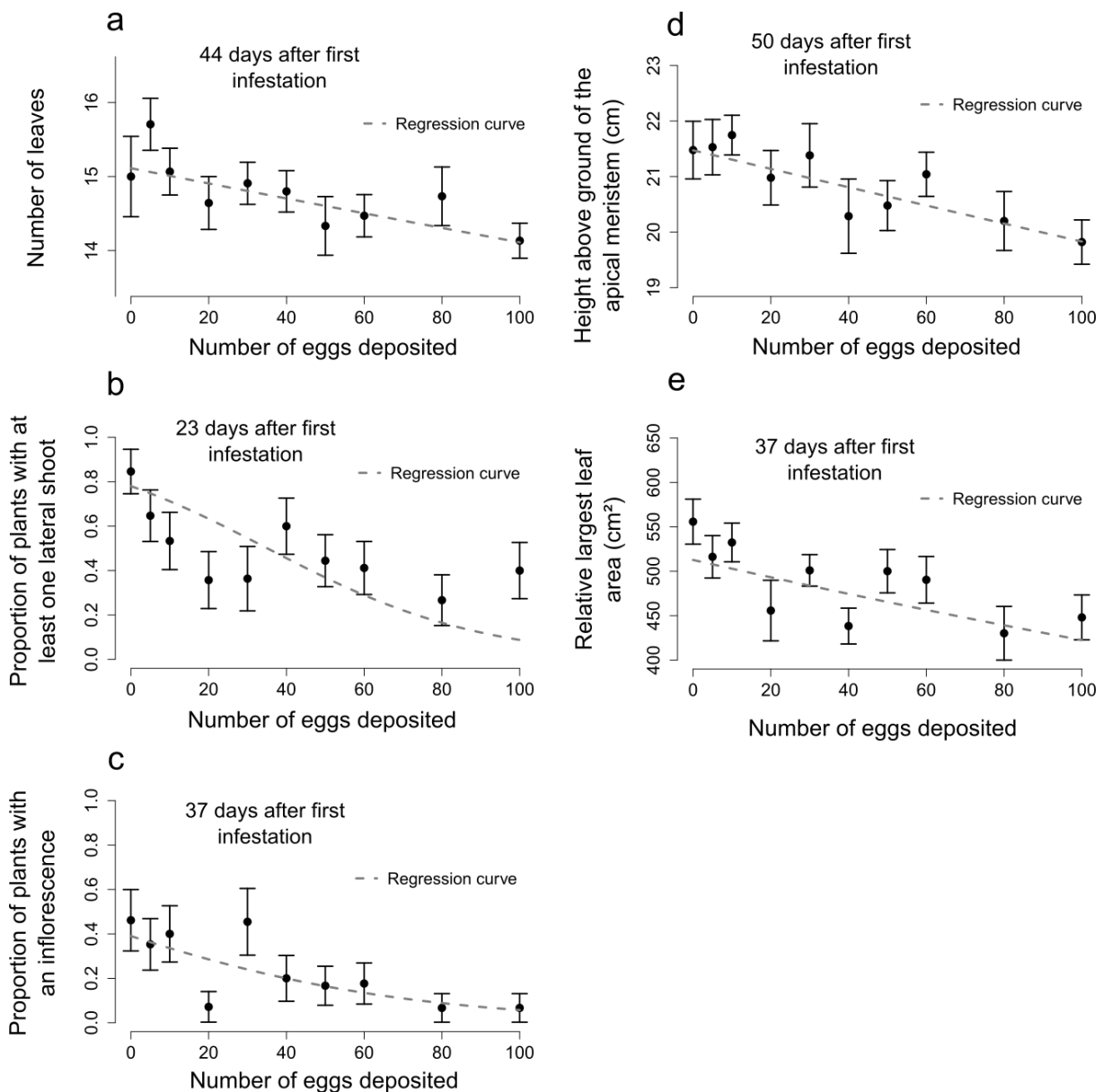


Figure 31: Plant development (a: number of leaves, mean  $\pm$  SE; b: proportion of plants with at least one lateral shoot, prop  $\pm$  SE and c: proportion of plants with a visible inflorescence, prop  $\pm$  SE) and growth traits (d: height above ground of the apical meristem in cm, mean  $\pm$  SE; e: relative largest leaf area in cm<sup>2</sup>, mean  $\pm$  SE) according to number of *D. radicum* eggs deposited per plant for the date of measurement mentioned above the graphs, corresponding to the time when the correlation between plant trait and egg density was the most negative (Figure 30). The dashed grey lines present the regression curves obtained with the coefficients of the models presented in the text and in Table 2.

### 3.3 Root injuries and final head mass

All plants harvested were in injury class 0 or 1 (*i.e.* less than 10% of the tap root surface injured). The proportion of plants exhibiting root injuries due to *D. radicum* larvae feeding rose linearly with the number of eggs deposited ( $\chi^2 = 13.0$ ; df = 1;  $P < 0.001$ ; Figure 32).

All plants produced a broccoli, with an overall mean yield of  $295.9 \pm 13.8$ g per plant. Plant production was negatively and linearly correlated with the amount of eggs deposited on the plant ( $\chi^2 = 11.1$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 32). For a rise of 100 eggs, the predicted drop in broccoli mass was 136.1 g, for an attainable mass of 346.8 g, *i.e.* a loss of 39% of the attainable mass.

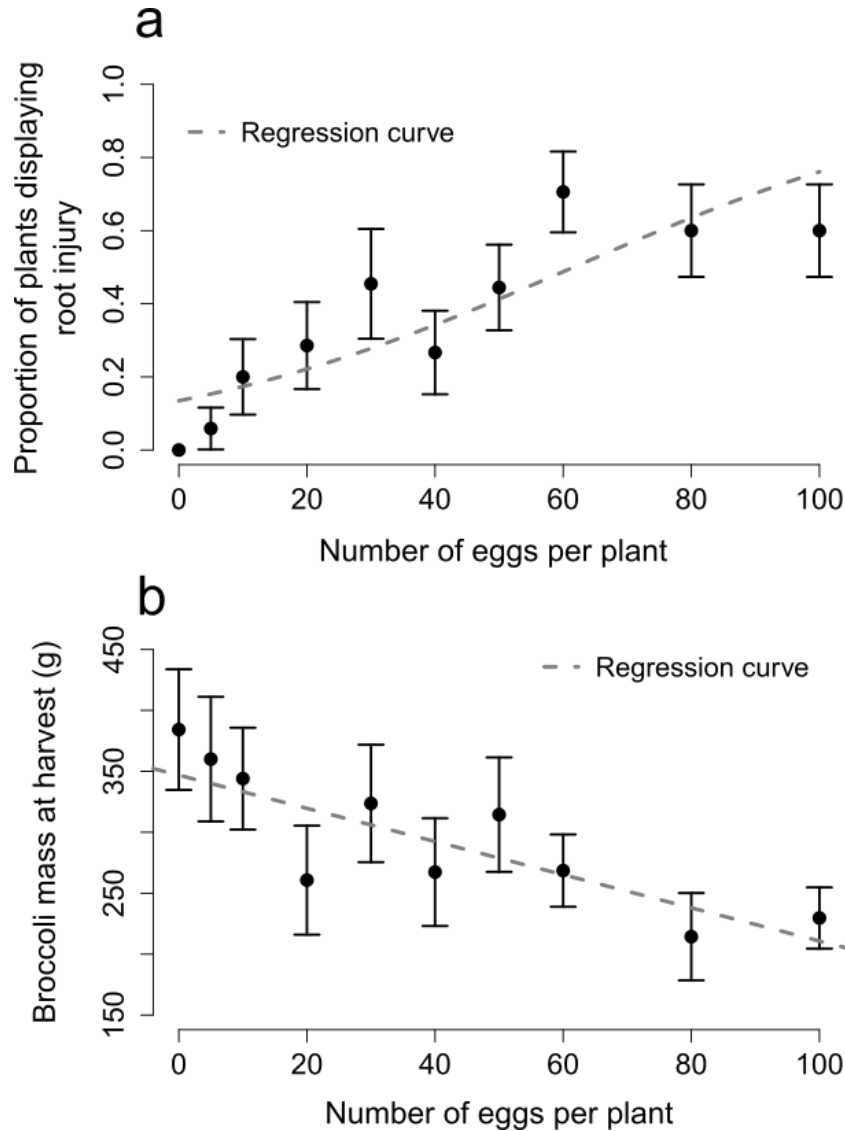


Figure 32: Proportion of plants displaying root injuries (prop  $\pm$  SE; a) and broccoli mass at harvest (in grams, mean  $\pm$  SE; b) according to the number of *D. radicum* eggs deposited per plant.

## 4 Discussion

The two main results of this study are that 1) all plant development and growth traits, as well as the final mass of broccolis, were negatively correlated, at least transitorily, with *D. radicum* egg density and 2) no plant died and all produced a harvestable head despite a maximum pest density expected to induce plant death.

### 4.1 *D. radicum* affects all development and growth traits and reduces plant production

All development and growth traits were negatively and linearly correlated with pest density, at least for one date of measurement. Additionally, broccoli mass decreased linearly

with the amount of eggs deposited, when the first plants were ready for harvest. Our results therefore confirm that development delays and reduced plant growth during the growing season can lead to significant drops in head mass at harvest, at least when all plants are harvested in a row (Brandelero *et al.* 2016). This result is interesting because induced plant mortality is currently regarded as the main damage cause by the cabbage root fly on broccoli (El Titi 1979; Estorgues 2005). Similarly, El Titi (1977) found a negative correlation between *D. radicum* pupal density and vegetable mass on cauliflower, suggesting that this type of relationship between pest density and yield might be found for other *Brassica* crops. Our results indicate that (at least when no plant mortality occurs) the impact of *D. radicum* on plants is linear, with no threshold: even the lowest pest densities limit plant growth and head mass. This is not exactly in line with Bligaard (1999), whose results suggested threshold effects in the relationship between the biomass (a growth trait) of cauliflowers and *D. radicum* egg density. Our results therefore suggest that *D. radicum* can be harmful even when it does not generate plant mortality.

However, all development and growth traits, except plant height above ground, were no longer correlated with pest density at the time of the final measurement: this indicates that plants compensated for pest attack. We therefore can suggest that the production potential of each plant, *i.e.* the attainable yield if every plant had been harvested at individual maturity, may not have been modified by pest density in our experimental conditions, but that plants had not fully compensated for pest attack by the end of our experiment. Considering pure biology, plants may thus have been able to tolerate pest attacks (Strauss & Agrawal 1999; Verdugo *et al.* 2016), as shown for instance in *Aphis gossypii* attacking cotton by Rosenheim *et al.* (1997). In their manipulative study comparing infested and non-infested plants, leaf area was temporarily reduced by 58% when plants were infested with aphids but cotton plants had fully compensated by harvest so that yield was not affected (Rosenheim *et al.* 1997). More generally, though most studies performed on crop-pest systems showed significant damage on plants (Maschinski & Whitham 1989), several examples of plants being unaffected by pest attacks can be found in studies performed in non-crop plants (*e.g.* Heichel & Turner 1983; Fowler & Rausher 1985; Karban & Courtney 1987; Maschinski & Whitham 1989). Following this compensatory hypothesis, the consequences in terms of damage or yield gaps are therefore likely to depend on the production context (International Conference on Global Crop Losses 2017). If the harvest is anyway spread over several weeks, *e.g.* in the context of market gardening where it is pertinent to harvest only what can be sold, plants may reach their potential and *D. radicum* infestation may not affect final yield. Contrastingly, when the aim is to reduce the number of harvests to limit the costs, *e.g.* in the context of field vegetable production where the volumes are large and the associated costs for harvest are high, *D. radicum* is likely to add to the natural variability of the time needed to reach plant maturity (Dufault 1997; Grevsen 2000; Lindemann-Zutz *et al.* 2016) and therefore to induce either the harvest of plants that have not reached their potential in a limited number of harvests, or to perform additional harvests and consequently increase the costs.

#### 4.2 The absence of plant mortality and *D. radicum* mortality

A surprising result of our experiment is that no plant died. We suggest two hypotheses to explain this result: 1) the maximum egg densities were not high enough to induce plant

mortality in the growing conditions of our study and 2) we should have obtained plant mortality, but the unexpected high developmental mortality of *D. radicum* lead us to underestimate the real harmfulness of this pest. In previous studies on cauliflower, El Titi (1979) and Bligaard (1999) reported significant plant mortality with clearly lower egg densities (respectively 60 and 25 eggs per plant), introduced when plants were in a similar development stage (~ 4 leaves). However, the link between pest density and damage is also likely to depend on plant growing conditions. Generally, good growing conditions increase plant compensating abilities (Fenemore 1984; Pedigo *et al.* 1986; Maschinski & Whitham 1989). More specifically, as root-feeding pests induce symptoms similar to those of drought (Gange & Brown 1989; Foggo & Speight 1993), the availability of water may be a crucial factor determining the ability of plants to tolerate pest attack (Godfrey & Yeargan 1985; Dunn & Frommelt 1998). In the present study, the spring was particularly wet: the meteorological station nearby (1.6km) recorded 181.5mm throughout the experiment. Such precipitation levels are very unlikely to induce water stress on broccoli: in warmer conditions, Erdem *et al.* (2010) showed significant water stress only when spring broccolis received as little as 130mm, but no stress when they received 193mm or more. Moreover, the windbreak effect of the cages probably limited desiccation. These favorable conditions may partly explain the absence of mortality.

Moreover, the level of *D. radicum* mortality, though usually high (~ 80-90%; Hughes & Salter 1959; Meyling *et al.* 2013), was extreme in our experiment: a hundred percent mortality has never been reported. Part of pest mortality occurred during the egg stage: we showed that between 10 and 25% of the eggs were unviable, which is consistent with previous studies conducted with this biological model (Neveu *et al.* 1997). Additional egg mortality could be attributable to predation by ground dwelling arthropods. Indeed, Figure S 1 in Supplementary materials shows that our exclusion setup did not completely suppress the ground dwelling arthropod fauna, at least during the weeks of plant infestation. The carabid family, that dominated this fauna, was essentially represented by two species (*Metallina lampros* and *Phyla obtusa*) that share functional traits likely determining the efficiency of ground dwelling predators on *D. radicum*: small body size and carnivorous diet (Purtauf *et al.* 2005). Among them, *M. lampros* is thought to be specialized on *D. radicum* and to contribute largely to its natural regulation (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Andersen *et al.* 1983).

On another hand, the results previously discussed concerning the decreased plant growth and yield show that at least part of the eggs survived and produced harmful larvae. As almost no pupae were found around broccoli roots, part of pest mortality also occurred during the larval stage. We suggest three hypotheses to explain such mortality: 1) ground dwelling predators may have preyed on larvae and / or pupae; 2) unfavorable soil conditions may have led to unusually high larval mortality and 3) the larvae may have suffered from constitutive and induced resistance (through *antibiosis*; Verdugo *et al.* 2016). Based on previous studies performed in open field, predation of ground dwelling arthropods on buried materials (here, *D. radicum* larvae) seems rather unlikely (Finch & Elliott 1994; Lee & Edwards 2012). However, the insect-proof cages placed ground dwelling predators in no choice conditions, with virtually no alternative resource (other pests of *Brassica* crops were not observed inside the cages, personal observation). Moreover, we recorded here high number of ants at the beginning of May (Figure

S 1, in Supplementary materials), *i.e.* during the larval development of the eggs introduced. Several authors showed that many ant species could be significant predators of belowground pests (Carroll & Janzen 1973; Yadav *et al.* 2012; Pacheco *et al.* 2017). For instance, Yadav *et al.* (2012) showed that ants could inflict a 60% mortality to *Galleria mellonella* larvae used as sentinel preys below ground. The unusual presence of ants in field studies in this region (*e.g.* Mesmin *et al.* in press; Lamy *et al.* 2016) may therefore be related to the unusually high pest mortality. Second, we indicated that the spring of the study was particularly wet, and that we worked on an hydromorphic soil. High soil moisture may therefore be partly responsible for larval mortality, as shown by Finch and Skinner (1988) for instance. Finally, constitutive and induced plant resistance mechanisms may have been enhanced by the good growing conditions. *B. oleracea* is known for its high level of constitutive resistance as compared to other *Brassica* crops (Felkl *et al.* 2005; Shuhang *et al.* 2016), probably because of the lignified and low sugar content of its roots (Rousse *et al.* 2003). Additionally, induced plant resistance may have generated larval mortality, *e.g.* through the glucosinolates pathway (Agrawal *et al.* 1999). Actually, induced plant resistance may both explain part of *D. radicum* mortality but also part of the effect of the pest on plant traits, through a trade-off between resistance (*i.e.* mobilizing energy and matter to produce defensive compounds) and growth, *i.e.* an allocation cost (Strauss *et al.* 2002).

#### 4.3 Conclusion

Essentially because of an extreme mortality of *D. radicum* in our experiment, we could not establish a relationship between pest density and plant mortality. As prevention of plant mortality currently justifies a systematic insecticide treatment at planting (Spinosad, authorized in conventional and organic production), the assessment of this relationship is urgently needed. However, we showed that plant mortality is not the only cause of damage in this crop/pest system and that sublethal effects can lead to a 40% decrease in broccoli mass at harvest. Based on these data on pest harmfulness that must be complemented and on forecasting models of population dynamics (Collier *et al.* 1991) that are still to improve, we should be able to develop models that evaluate the relevance of the treatment, based on the expected pest infestation and on its expected impact on crops. As predation was probably a mortality factor of prime significance in the present study, taking into account the ground dwelling fauna in such models may be very valuable.

## 5 References

- Agrawal, A.A., Strauss, S.Y. & Stout, M.J. (1999). Costs of Induced Responses and Tolerance to Herbivory in Male and Female Fitness Components of Wild Radish. *Evolution*, 53, 1093–1104.
- Andersen, A., Hansen, Å.G., Rydland, N. & Øyre, G. (1983). Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallén (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments. *J. Appl. Entomol.*, 95, 499–506.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, 1–48.
- Bligaard, J. (1999). Damage Thresholds for Cabbage Root Fly [*Delia radicum* (L.)] in Cauliflower Assessed from Pot Experiments. *Acta Agric. Scand. Sect. B — Soil Plant Sci.*, 49, 57–64.
- 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. *Entomol. Exp. Appl.*, 90, 141–148.
- Boica Junior, A.L., Costa, E.N., Sardinha de Souza, B.H., Ribeiro, Z.A. & Morais Carbonell, S.A. (2015). Antixenosis and Tolerance to *Diabrotica speciosa* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Common Bean Cultivars. *Fla. Entomol.*, 98, 464–472.
- Brandelero, F.D., Brum, B., Storck, L., Cardoso, J., Kutz, T.S. & Vargas, T. de O. (2016). Plant characters of broccoli determinants of head production. *Cienc. Rural*, 46, 963–969.
- Cardona, C., Gonzalez, R. & Schoonhoven, A.V. (1982). Evaluation of Damage to Common Beans by Larvae and Adults of *Diabrotica balteata* and *Cerotoma facialis*. *J. Econ. Entomol.*, 75, 324–327.
- Cargnelutti Filho, A., Toebe, M., Alves, B.M., Burin, C. & Kleinpaul, J.A. (2015). Leaf area estimation of canola by leaf dimensions. *Bragantia*, 74, 139–148.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973). Ecology of Foraging by Ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 231–257.
- Coaker, T.H. & Williams, D.A. (1963). The Importance of Some Carabidae and Staphylinidae as Predators of the Cabbage Root Fly, *Erioischia Brassicae* (Bouché). *Entomol. Exp. Appl.*, 6, 156–164.
- Collier, R.H., Finch, S. & Phelps, K. (1991). A simulation model for forecasting the timing of attacks of *Delia radicum* on cruciferous crops. *EPPO Bull.*, 21, 419–424.
- Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J.-M. (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 81–106.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., *et al.* (2010). Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.*, 47, 15–25.
- Dosdall, L.M., Herbut, M.J. & Cowle, N.T. (1994). Susceptibilities of Species and Cultivars and Canola and Mustard to Infestation by Root Maggots (*Delia* spp.) (Diptera, Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 126, 251–260.
- Dufault, R.J. (1997). Determining Heat Unit Requirements for Broccoli Harvest in Coastal South Carolina. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 122, 169–174.
- Dunn, J.P. & Frommelt, K. (1998). Effects of below-ground herbivory by *Diabrotica virgifera virgifera* (Col., Chrysomelidae) and soil moisture on leaf gas exchange of maize. *J. Appl. Entomol.*, 122, 179–183.
- Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387–400.
- El Titi, A. (1977). Determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. I. The relationship between population density of the fly, chemical control and yield. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 84, 65–77.



- El Titi, A. (1979). Further experiments on the determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 86, 65–74.
- Erdem, Y., Arin, L., Erdem, T., Polat, S., Deveci, M., Okursoy, H., *et al.* (2010). Crop water stress index for assessing irrigation scheduling of drip irrigated broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*). *Agric. Water Manag.*, 98, 148–156.
- Estorgues, V. (2005). *Maladies et ravageurs des légumes de plein champ en Bretagne*. Chambres d'agriculture de Bretagne.
- Faraway, J.J. (2006). *Extending the linear model with R : generalized linear, mixed effects and non parametric regression models*. Chapman & Hall/CRC Taylor & Francis group.
- Felkl, G., Jensen, E.B., Kristiansen, K. & Andersen, S.B. (2005). Tolerance and antibiosis resistance to cabbage root fly in vegetable *Brassica* species. *Entomol. Exp. Appl.*, 116, 65–71.
- Feller, C., Bleiholder, H., Buhr, L., Hack, H., Hess, M., Klose, R., *et al.* (1995). Phänologische Entwicklungsstadien von Gemüsepflanzen. II. Fruchtgemüse und Hülsenfrüchte. *Nachrichtenblatt Dtsch. Pflanzenschutzdienste*, 47, 193–206.
- Fenemore, P.G. (1984). *Plant Pests and Their Control*.
- Finch, S. & Elliott, M.S. (1994). Predation of cabbage root fly eggs and larvae by carabid ground beetles - fact or fantasy? *IOBC-WPRS Bull.*, 17, 109–114.
- Finch, S. & Skinner, G. (1988). Mortality of the immature stages of the cabbage root fly. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts' group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 45–48.
- Finch, S., Skinner, G. & Freeman, G.H. (1978). Distribution and analysis of cabbage root fly pupal populations. *Ann. Appl. Biol.*, 88, 351–356.
- Foggo, A. & Speight, M.R. (1993). Root damage and water stress: treatments affecting the exploitation of the buds of common ash *Fraxinus excelsior* L., by larvae of the ash bud moth *Prays fraxinella* Bjerk. (Lep., Yponomeutidae). *Oecologia*, 96, 134–138.
- Fowler, N.L. & Rausher, M.D. (1985). Joint Effects of Competitors and Herbivores on Growth and Reproduction in *Aristolochia reticulata*. *Ecology*, 66, 1580–1587.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Gange, A.C. & Brown, V.K. (1989). Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia*, 81, 38–42.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., *et al.* (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 97–105.
- Godfrey, L.D. & Yeagan, K.V. (1985). Influence of soil moisture and weed density on clover root curculio, *Sitona hispidulus*, larval stress to alfalfa. *J. Agric. Entomol.*, 2, 370–377.
- Grevsen, K. (2000). Modelling plant development of broccoli. *Acta Hort.*, 533, 567–574.
- Heichel, G.H. & Turner, N.C. (1983). CO<sub>2</sub> assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation. *Oecologia*, 57, 14–19.
- Hopkins, R.J., Birch, A.N.E., Griffiths, D.W., Morrison, I.M. & McKinlay, R.G. (1995). Changes in the dry matter, sugar, plant fibre and lignin contents of swede, rape and kale roots in response to turnip root fly (*Delia floralis*) larval damage. *J. Sci. Food Agric.*, 69, 321–328.
- Hughes, R.D. (1959). The natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 343–357.
- Hughes, R.D. (1960). A method of estimating the numbers of cabbage root fly pupae in the soil. *Plant Pathol.*, 9, 15–17.

- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.
- Hunter, M.D. (2001). Out of sight, out of mind: the impacts of root-feeding insects in natural and managed systems. *Agric. For. Entomol.*, 3, 3–9.
- International Conference on Global Crop Losses. (2017). *Synthesis and report* (Compte-rendu de conférence). INRA, Paris.
- IUSS Working group WRB. (2015). *World reference base for soil resources 2014, update 2015 - International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps* (No. 106). World Soil Resources Reports. FAO, Rome.
- Josso, C., Le Ralec, A., Raymond, L., Saulais, J., Baudry, J., Poinso, D., *et al.* (2013). Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Landsc. Ecol.*, 28, 1697–1715.
- Karban, R. & Courtney, S. (1987). Intraspecific Host Plant Choice: Lack of Consequences for *Streptanthus tortuosus* (Cruciferae) and *Euchloe hyantis* (Lepidoptera: Pieridae). *Oikos*, 48, 243–248.
- Kloen, H. & Altieri, M.A. (1990). Effect of mustard (*Brassica hirta*) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli (*Brassica oleracea*). *Crop Prot.*, 9, 90–96.
- Lamy, F. (2016). Comprendre et manipuler la communication entre les plantes et les insectes pour protéger les cultures : vers l'élaboration d'une stratégie "Push-pull" pour lutter contre la mouche du chou (*Delia radicum*). Université de Rennes 1, Rennes.
- Lamy, F.C., Poinso, D., Cortesero, A.-M. & Dugravot, S. (2016). Artificially applied plant volatile organic compounds modify the behavior of a pest with no adverse effect on its natural enemies in the field. *J. Pest Sci.*, 1–11.
- Lee, J.C. & Edwards, D.L. (2012). Impact of predatory carabids on below- and above-ground pests and yield in strawberry. *BioControl*, 57, 515–522.
- Lenth, R.V. (2017). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Lindemann-Zutz, K., Fricke, A. & Stützel, H. (2016). Prediction of time to harvest and its variability in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) Part I. Plant developmental variation and forecast of time to head induction. *Sci. Hortic.*, 198, 424–433.
- Maschinski, J. & Whitham, T.G. (1989). The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing. *Am. Nat.*, 134, 1–19.
- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M. & Le Ralec, A. (in press). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. In: *IOBC/WPRS Bulletin*. Presented at the Integrated Protection in Field Vegetables, Richard Meadow, Switzerland.
- Meyling, N.V., Navntoft, S., Philipsen, H., Thorup-Kristensen, K. & Eilenberg, J. (2013). Natural regulation of *Delia radicum* in organic cabbage production. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 164, 183–189.
- Murray, P.J., Hatch, D.J. & Cliquet, J.B. (1996). Impact of insect root herbivory on the growth and nitrogen and carbon contents of white clover (*Trifolium repens*) seedlings. *Can. J. Bot.*, 74, 1591–1595.
- Neveu, N., Langlet, X., Brunel, E., Lahmer, M., Boivin, G., Allo, M.R., *et al.* (1997). The fine structure of the egg shells of the cabbage maggot, *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae) and its relation with developmental conditions and oviposition site. *Can. J. Zool.*, 75, 535–541.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.*, 144, 31–43.
- Olfati, J.A., Peyvast, G., Shabani, H. & Nosratie-Rad, Z. (2010). An Estimation of Individual Leaf Area in Cabbage and Broccoli Using Non-destructive Methods. *J. Agric. Sci. Technol.*, 12, 627–632.

- Pacheco, R., Camacho, G.P., Frizzo, T.L.M. & Vasconcelos, H.L. (2017). Effects of land-use changes on ecosystem services: decrease in ant predation in human-dominated landscapes in central Brazil. *Entomol. Exp. Appl.*, 162, 302–308.
- Pedigo, L.P., Hutchins, S.H. & Higley, L.G. (1986). Economic Injury Levels in Theory and Practice. *Annu. Rev. Entomol.*, 31, 341–368.
- Poston, F.L., Pedigo, L.P. & Welch, S.M. (1983). Economic Injury Levels: Reality and Practicality. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 29, 49–53.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- Rogers, D.J. & Brier, H.B. (2010). Pest-damage relationships for *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on vegetative soybean. *Crop Prot.*, 29, 39–46.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Goodell, P.B., Grafton-Cardwell, E.E. & Leigh, T.F. (1997). Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomol. Exp. Appl.*, 85, 45–63.
- Rousse, P., Fournet, S., Porteneuve, C. & Brunel, E. (2003). Trap cropping to control *Delia radicum* populations in cruciferous crops: first results and future applications. *Entomol. Exp. Appl.*, 109, 133–138.
- Shuhang, W., Voorrips, R.E., Steenhuis-Broers, G., Vosman, B. & Loon, J.J.A. van. (2016). Antibiosis resistance against larval cabbage root fly, *Delia radicum*, in wild *Brassica*-species. *Euphytica*, 211, 139–155.
- Strauss, S.Y. & Agrawal, A.A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.*, 14, 179–185.
- Strauss, S.Y., Rudgers, J.A., Lau, J.A. & Irwin, R.E. (2002). Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 278–285.
- Tartaglia, F. de L., Righi, E.Z., da Rocha, L., Loose, L.H., Maldaner, I.C. & Heldwein, A.B. (2016). Non-destructive models for leaf area determination in canola. *Rev. Bras. Eng. Agric. E Ambient.*, 20, 551–556.
- Teale, W.D., Paponov, I.A. & Palme, K. (2006). Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 7, 847–859.
- Teixeira, M.L.F., Coutinho, L.C.H. & Franco, A.A. (1996). Effects of *Cerotoma arcuata* (Coleoptera: Chrysomelidae) on Predation of Nodules and on N<sub>2</sub> Fixation of *Phaseolus vulgaris*. *J. Econ. Entomol.*, 89, 165–169.
- Turnock, W., Timlick, B., Galka, B. & Palaniswamy, P. (1992). Root Maggot Damage to Canola and the Distribution of *Delia* spp. (Diptera, Anthomyiidae) in Manitoba. *Can. Entomol.*, 124, 49–58.
- Verdugo, J.A., Francis, F. & Ramirez, C.C. (2016). A review on the complexity of insect-plant interactions under varying levels of resources and host resistance: the case of *Myzus persicae*-*Prunus persica*. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 20, 533–541.
- Yadav, P., Duckworth, K. & Grewal, P.S. (2012). Habitat structure influences below ground biocontrol services: A comparison between urban gardens and vacant lots. *Landsc. Urban Plan.*, 104, 238–244.
- Zadoks, J.C. (1985). On the Conceptual Basis of Crop Loss Assessment: The Threshold Theory. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 23, 455–473.

## 6 Supplementary materials

Table S 1: Pearson correlation coefficients among all development and growth traits monitored in this study.

|   | <b>Relative largest leaf area</b> | <b>Plant height</b> | <b>Number of leaves</b> | <b>Proportion of plants with at least one lateral shoot</b> | <b>Proportion of plants with an inflorescence</b> |
|---|-----------------------------------|---------------------|-------------------------|---|---|
| <b>Relative largest leaf area</b>                           | 1                                 | -                   | -                       | -   | -   |
| <b>Plant height</b>   | 0,91                              | 1                   | -                       | -   | -   |
| <b>Number of leaves</b>                                     | 0,93                              | 0,95                | 1                       | -   | -   |
| <b>Proportion of plants with at least one lateral shoot</b> | 0,37                              | 0,27                | 0,26                    | 1   | -   |
| <b>Proportion of plants with an inflorescence</b>           | 0,42                              | 0,63                | 0,63                    | 0,15  | 1   |

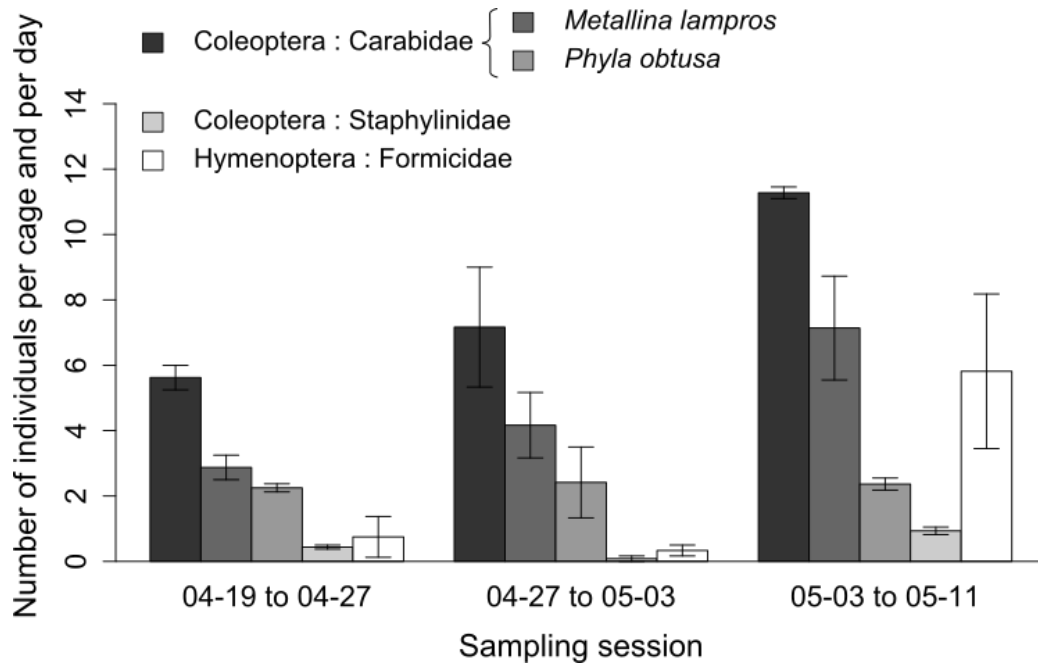


Figure S 1: Per day activity-densities (mean  $\pm$  SE) of the main taxa of arthropods sampled inside the cages (18m<sup>2</sup>) during the three weeks of artificial infestation with *D. radicum* eggs. *Metallina lampros* and *Phyla obtusa* were the two main carabid species trapped (see text for details).

## Nuisibilité de la mouche du chou sur brocoli et sur navet

Toutes les évaluations de la nuisibilité de la mouche du chou sur brocoli et sur navet sont représentées sur la figure ci-dessous. Pour chacune de ces cultures, nous avons considéré la principale source de dommages, à savoir la **mortalité des plants pour les brocolis** et la **présence de galeries de larves de mouche dans les navets** en fonction de la densité de ravageurs au stade « pupe ». Sur brocolis, cette densité (moyenne et ES) est calculée sur les plants survivants, la mort des plants occasionnant un raccourcissement du temps disponible pour la ponte et pour le développement des larves. Pour les expériences incluant des dispositifs de défaunage, pouvant aboutir à des densités de pupes différentes, les deux modalités ont été distinguées.

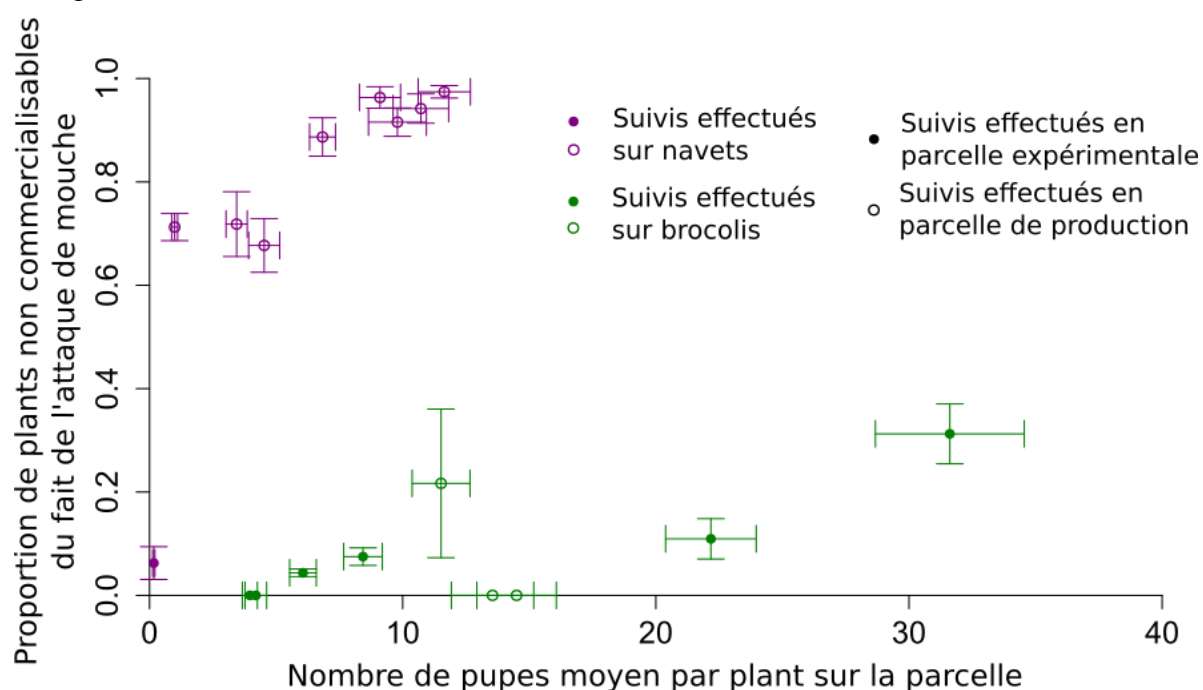


Figure 33 : Proportion de plants non commercialisables du fait de l'attaque de mouche (i.e. proportion de navets véreux en violet ou proportion de brocolis morts en vert ; prop ± ES) en fonction du nombre de larves de mouche développées par plant (moyenne ± ES). Un point représente une parcelle et éventuellement une modalité expérimentale (i.e. défauné ou témoin) à l'intérieur d'une parcelle.

**La nuisibilité est extrême sur navet**, avec plus de 65% de navets véreux même avec moins de 5 larves de mouche développées par plant. Dès 7 ravageurs développées par plant, la proportion de navets véreux atteint 90-100%. Nous n'avons obtenu des niveaux de dommages acceptables que lors d'un essai, mené à l'automne 2015 en parcelle expérimentale à l'INRA du Rheu. **La situation est très différente sur brocolis** où les taux de mortalité des plants semblent assez faibles jusqu'à environ 10 larves développées par plant. Le taux de mortalité maximal est de 31%, pour plus de 30 larves de mouche développées par plant survivant. Ce résultat met en évidence la **différence de nuisibilité d'un même ravageur selon le type d'organe récolté** et par conséquent les différences d'objectifs à atteindre en termes de **nombre de ravageurs tolérable** par plant (~ 10 sur brocolis, ~ 0 sur navet).



# Partie 2 : Quantifier le processus et le service de régulation naturelle



## Objectifs et organisation de la partie 2

Dans cette partie, nous nous fixons pour objectif de **quantifier le processus et le service de régulation** assuré par **différents groupes d'ennemis naturels** de la mouche du chou et des pucerons.

Dans le chapitre 1, nous présentons une expérience effectuée en parcelle expérimentale, à l'INRA du Rheu, consistant à comparer les populations naturelles de mouche du chou et de pucerons dans des zones témoin et dans des zones où les prédateurs épigés ont été retirés par des dispositifs d'exclusion. Cette expérience fait l'objet d'un article intitulé « **Ground dwelling predators can simultaneously control below and above ground pests of broccoli** ».

Dans le chapitre 2, nous présentons deux expériences centrées sur l'**effet des ennemis naturels épigés et aériens sur la régulation naturelle des pucerons**. La première vise à confirmer l'effet de l'exclusion des ennemis naturels épigés présenté dans l'article précédent. Dans la seconde, nous croisons les facteurs expérimentaux d'exclusion des ennemis naturels épigés et aériens afin de quantifier leur importance relative dans la régulation des pucerons. Ces deux expériences incluent des méthodologies originales de quantification du processus de régulation, dont la pertinence est discutée.

Dans le chapitre 3, nous présentons une expérience menée en parcelle expérimentale, dans une zone particulièrement infestée par la mouche du chou dans laquelle nous comparons les populations de ce ravageur dans des zones témoin et dans des zones où les prédateurs épigés ont été retirés. L'objectif est, dans cette situation où la mouche du chou atteint des niveaux de population la rendant fortement nuisible, de quantifier le **service de régulation**, *i.e.* de mesurer les **conséquences de la régulation naturelle** sur les composantes du **rendement**. Cette expérience fait l'objet d'un article scientifique intitulé « **Impact of natural enemies on crop production: evaluating pest regulation process and service in brassicaceous crops** » pour soumission à la revue *Crop Protection*. Nous présentons également en données supplémentaires l'**évaluation de la valeur du service de régulation**.

## Chapitre 2.1 : Les prédateurs épigés contrôlent simultanément deux types de ravageurs différents

### Synthèse de l'article 2

Les prédateurs épigés (essentiellement carabes, staphylins, araignées et opilions) sont dans l'ensemble considérés comme des prédateurs généralistes et opportunistes (Kendall 2003). On considère donc qu'ils sont susceptibles d'assurer un processus de régulation sur une diversité de bioagresseurs. Toutefois, la quasi-intégralité des études publiées à l'heure actuelle sur le sujet de la régulation naturelle se sont focalisées sur un seul ravageur. L'objectif de cette étude est d'évaluer l'effet des prédateurs épigés sur les populations de mouche du chou et de pucerons, deux ravageurs occupant des niches spatiales distinctes (à la surface puis sous la surface du sol pour le premier ; sur les feuilles pour le second) et aux cycles de développement différents (reproduction ponctuelle pour la mouche du chou ; reproduction continue pour les pucerons). Par ailleurs, cette première étude utilisant des dispositifs de défaunage terrestre pour quantifier l'effet des arthropodes épigés a un objectif méthodologique : évaluer l'efficacité de notre méthode de défaunage, *i.e.* évaluer le nombre de prédateurs épigés éliminés.

Nous montrons dans cet article que les barrières semi-enterrées sont efficaces pour réduire l'abondance des prédateurs épigés, divisant le nombre de carabes par 4 et le nombre d'araignées par 2 (peu de staphylins et d'opilions). Nos résultats montrent également que **les prédateurs épigés peuvent limiter les populations nuisibles de mouche du chou** (le nombre de larves développées par plant) **et de pucerons d'environ 40%**. Parmi les prédateurs épigés, nos résultats suggèrent que ce sont essentiellement des gros carabes (*Poecilus cupreus*, *Nebria salina*, *Harpalus* spp.) qui ont participé le plus à la prédation des œufs (et possiblement de larves) de mouche du chou, bien qu'étant théoriquement non spécialistes de cette ressource. La régulation des pucerons provient essentiellement d'une prédation précoce, dès le début de la phase de croissance exponentielle des populations. Cette prédation a lieu en même temps que la ponte de *D. radicum*, ce qui indique que ce sont possiblement les mêmes taxons qui ont participé à la régulation des deux ravageurs.

Nos résultats permettent de formuler des **hypothèses quant aux taxons ayant participé à la régulation** des deux ravageurs mais ces hypothèses restent à tester, notamment grâce à des méthodes de biologie moléculaire, permettant de mettre en évidence formellement les phénomènes de prédation. Enfin, l'ampleur du processus de régulation suggère que dans des conditions de forte infestation par les ravageurs, les dommages devraient être fortement réduits.

## Article 2 : Ground dwelling predators can simultaneously control below and above ground pests of broccoli

Xavier Mesmin <sup>a</sup>, Marion Maret <sup>a</sup>, Pauline Gardin <sup>a</sup>, Julien Raitif <sup>a</sup>, Vincent Faloya <sup>a</sup>, Anne-Marie Cortesero <sup>a,\*</sup>, Anne Le Ralec <sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> INRA, Agrocampus Ouest, Univ Rennes, IGEPP (Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes) – UMR-A 1349, F-35000 Rennes

\* equal contribution authors.

### Abstract

Natural regulation of agricultural pests' populations is a major ecosystem service as it may help reducing crop losses to pests in low input farming systems. Generalist predators are important biocontrol agents because they feed on several pest species. We thus set an experiment to determine whether ground dwelling predators, usually considered generalist feeders, can simultaneously control the populations of two pests of *Brassica* plants inhabiting distinct spatial niches of the crop: the cabbage root fly (*Delia radicum*), developing first on the ground and then below ground, and aphids (mainly *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*) developing exclusively in the crop canopy. We carried out an exclusion experiment under natural infestation conditions to quantify pest predation by ground dwelling arthropods. We found that these predators are able to reduce the number of harmful pests (*i.e.* cabbage root fly larvae and living aphids) by about 40% for both taxa. These results, obtained in a situation representative of many cropping systems in France, are probably generalizable to a large array of crops because many are simultaneously attacked by both above and belowground pests and because ground dwelling predators are ubiquitous pest natural enemies. The important reduction obtained here indicates that ground dwelling predators are very likely to reduce the damage due to pests in conditions where their populations exceed damage thresholds.

### Keywords

Natural regulation; ecosystem service; spatial niche; prey-predator interactions; aphids; cabbage root fly

## 1 Introduction

Biological control of agricultural pests (weeds, insects and all sorts of pathogens) is a significant regulating service provided by pest natural enemies to human-beings (Costanza *et al.* 1997; Millenium Ecosystem Assessment 2005). The enhancement of naturally occurring pest predators, parasitoids or pathogens through appropriate landscape monitoring (Bianchi *et al.* 2006; Chaplin-Kramer *et al.* 2011) and farming practices (Landis *et al.* 2000; Collins *et al.* 2002; Rusch *et al.* 2010), *i.e.* conservation biological control (Eilenberg *et al.* 2001), is currently seen as one of the main levers for insect pest control with reduced amounts of insecticides (IOBC/WPRS 2004). However, studies performed on this matter mostly reported natural enemy abundance and diversity and only a small proportion reported the actual regulation process (Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Macfadyen *et al.* 2015), *i.e.* the number or proportion of pests removed by natural enemies. In a number of pest – natural enemies systems, realistic quantifications of the natural regulation process provided by natural enemies are still missing to evaluate whether their effect on pests is strong enough to represent a real lever for crop protection.

Most ground dwelling arthropods are considered generalist and opportunistic predators (Kendall 2003). One of the greater advantages of generalist over specialist predators is the fact that the former may survive inside fields relying on several preys, thereby making their population dynamics globally independent from that of the pests (Settle *et al.* 1996; Halaj & Wise 2002; Symondson *et al.* 2002). A consequence of this is that they may already be active in fields at the beginning of pest infestation (Chiverton 1987b). For insect pests with continuous population growth after the arrival of the first individuals (*e.g.* aphids), this characteristic is probably of major significance: early active generalist predators may be more efficient than late active specialists in reducing aphid peak densities (Chiverton 1986; Ekbom *et al.* 1992).

Another potential advantage of generalist predators is the fact that they may concomitantly suppress various pest populations. This is important because crops are often simultaneously infested with several pests, generally causing additive damage (Litsinger *et al.* 2011; Stephens *et al.* 2013). Nevertheless, most of the studies published to date on the natural regulation of pests have focused on one species at a time (Symondson *et al.* 2002) and few studies have been designed to evaluate the simultaneous effect of predators on several pests in the field, especially for pests living in distinct spatial niches (but see Lee & Edwards 2012). Using molecular tools, some authors have shown that generalist predators indeed prey on several pests (Hosseini 2007), but such techniques do not allow for a quantitative assessment of the amount of pests removed by predators (Greenstone *et al.* 2014; Furlong 2015; Birkhofer *et al.* 2017). Such quantification can be obtained using manipulative experiments (Luck *et al.* 1988; Symondson *et al.* 2002; Birkhofer *et al.* 2017), which principle is to compare pest populations between at least two situations: a treatment where the studied natural enemies are experimentally removed and an unmanipulated control. In order to obtain a realistic assessment of the ambient level of natural regulation, pest infestation must be either natural (*e.g.* Snyder & Wise 2001; Östman *et al.* 2003) or artificial but with comparable pest densities (Schmitz 2004).

Several pests can attack *Brassica* vegetables, among which the most damaging one in northwestern Europe is the cabbage root fly *Delia radicum* (L.). This insect pest may inflict a 40-60% plant mortality (Estorgues 2005) on spring vegetables without insecticide protection. The flies lay their eggs on the ground at the base of plant stems, usually during three distinct periods (spring, early summer and autumn; Estorgues 2005), and the larvae develop below ground, consuming plant roots and thus inflicting injuries to the plants, potentially leading to quantitative and qualitative damage. The metamorphosis occurs inside a pupa, also buried below ground, within a distance of 10cm from the tap root (Hughes 1960). The cabbage root fly usually suffers 80-90% mortality between the egg and the pupal stage (Hughes & Salter 1959). Most of this mortality is very probably due to egg predation by ground dwelling arthropods (Mesmin *et al.* in press; Finch & Skinner 1988), essentially staphylinid beetles (Andersen *et al.* 1983; Hartfield & Finch 2003) and carabid beetles (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963).

Another contrasted type of insect pest is the group of foliage inhabiting organisms. On *Brassica* vegetables, aphids are important pests of this functional group, with *Brevicoryne brassicae* (L.) (the cabbage aphid), and *Myzus persicae* (Sulzer) (the green peach aphid), (Hemiptera: Aphididae) being the two dominant species (Costello & Altieri 1995; Ambrosino *et al.* 2007). Both species inflict damage to crops only in rare situations of intense infestation (Estorgues & Cochard 2004). Polyphagous predators, essentially carabid, staphylinid beetles and spiders are usually considered as efficient biocontrol agents against aphids (Sunderland 1975; Edwards *et al.* 1979; Bryan & Wratten 1984; Chiverton 1987b; Schmidt *et al.* 2004). However, this control has essentially been proven on cereals which architecture is very different from that of vegetable crops. Aphid populations are also known to be controlled by specialist natural enemies that are mostly foliage dwellers like syrphid larvae, lacewings or ladybirds (Chiverton 1986) and parasitoids, among which *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera : Braconidae) is the most common on these two aphid species (Navasse 2016).

The aim of the present study is to evaluate the natural regulation provided by ground dwelling predators on these two types of pests, inhabiting two distinct spatial niches: one living first on the soil surface and then below-ground (*D. radicum*) and another living in the crop canopy (*B. brassicae* and *M. persicae*). We addressed this objective on broccoli *Brassica oleracea* var. *italica* Plenck (Brassicales: Brassicaceae), by monitoring natural populations of the cabbage root fly and of aphids in situations where ground dwelling predators were removed and in unmanipulated controls. Because they share the same spatial niche during at least a portion of their development, we hypothesized that ground dwelling predators would control *D. radicum* whereas we expected limited impact on aphids that mostly stay in the crop canopy.

## 2 Materials and methods

### 2.1 Sites studied and experimental design

The experiment was carried out in north-western France from April to July 2014 in a 1.02ha field of the INRA's experimental station (UE 0787, Domaine expérimental de la Motte) in Le Rheu (48°07'N, 1°47'W). This area is dominated by a mixed crop-livestock farming system, with a majority of field crops (cereals and oilseed rape) and meadows in the landscape.

Broccoli plants were grown in greenhouses and transplanted at the stage of 4-5 true leaves on the 1<sup>st</sup> of April.

The efficiency of biological control was quantified by comparing a “TB treatment” (for “Traps + barrier”) where ground dwelling predators were removed to a control. TB subplots were delimited by partially buried vertical barriers (Greenborder, Nortene ®, 40cm below and 20cm above ground) inside which we placed 13 pitfall traps (10cm in diameter). Additionally, the efficiency of the partially buried barriers to reduce ground dwelling arthropod activity-density was tested by comparing the TB treatment to a “TO treatment” (for “Traps only”) that consisted in the same amount of traps but with no barrier (Figure 34). All subplots were squares of 9m<sup>2</sup> containing 24 broccolis. The traps were half-filled with water and a few drops of odorless detergent; they were renewed weekly. Twenty-four subplots were positioned regularly in the field’s length and width, at least 1.5m apart from each other. These were allocated to a treatment or to the control in a completely randomized design, with 8 subplots for each treatment and for the control. Traps and barriers were set up on April 10<sup>th</sup> and 11<sup>th</sup>.

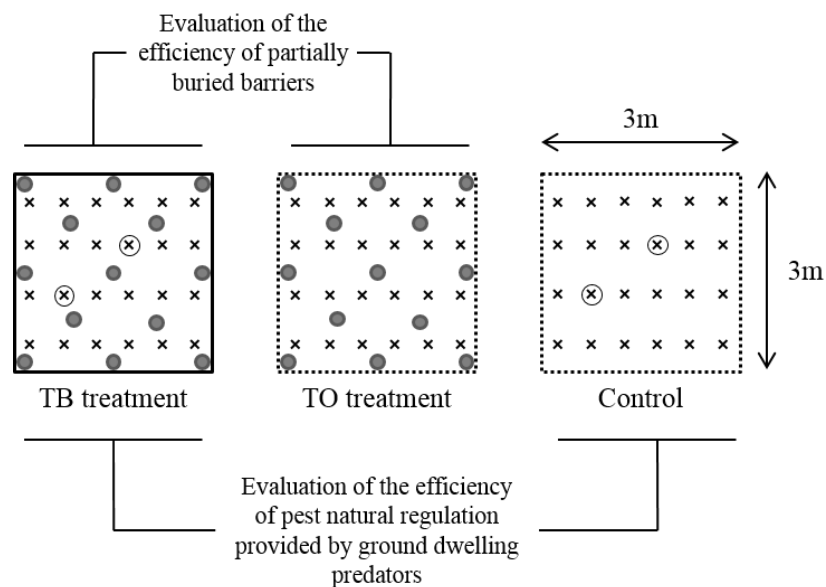


Figure 34: Schematic representation of the experimental setups in the two treatments (TB treatment: 13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier; TO treatment: 13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> with no barrier) and in the control. The solid line square represents the partially buried polythene barrier (40cm below- and 20cm above-ground); the dotted line squares represent the area of the subplots of TO treatment and of control, with no barrier. The crosses represent the position of broccoli plants (circled crosses indicate the plants used for *D. radicum* egg laying monitoring) and the grey circles represent the position of pitfall traps.

## 2.2 Data collection

### 2.2.1 Ground dwelling predator exclusion

The 13 pitfall traps from each TB and TO subplot were collected weekly and pooled per subplot. We performed 11 collection sessions: from the 11<sup>th</sup> of April to the 23<sup>rd</sup> of June. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae), staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae), spiders (Araneae) and harvestmen (Opiliones) were counted. Carabids were identified to species when possible (*Amara* spp. and *Harpalus* spp. were only determined to genus because of the high

level of practice required for these genera) using Roger *et al.* (2016) determination key and counted. This identification allowed us to remove from the dataset most phytophagous species that did not contribute directly to pest natural regulation.

### 2.2.2 Cabbage root fly

*Delia radicum* egg laying was monitored weekly, using felt traps strapped at the base of broccoli plants (Freuler & Fischer 1983). Two felt traps were set up per subplot (Figure 34) one week after planting and monitored until harvest. Eggs laid on the traps were counted, removed and the trap was then replaced around the same plant. Plants with felt traps were not used for any other measurement.

At the end of the growing period, five to eight soil samples (about 20cm in diameter and 15cm deep) were taken per subplot, reaching a total of 42 samples in TB subplots and of 46 in control ones. Soil samples were taken around plant roots of randomly chosen plants in each subplot. Sampling was performed from the 2<sup>nd</sup> to the 7<sup>th</sup> of July. The number of pupae in each sample was counted after washing out the samples inside a 1mm x 1mm sieve. The fly species that produced the puparium was identified thanks to the external morphology of the pupa (Savage *et al.* 2016).

### 2.2.3 Aphids

The numbers of living and parasitized aphids (“mummies”) per plant were counted weekly on 5 broccolis per subplot, with plants being randomly chosen each week. Aphids monitoring began on the 17<sup>th</sup> of April. Counts were not destructive: each leaf was carefully overturned for counting, so that our manipulation had as little impact on foliage inhabiting arthropods as possible.

## 2.3 Data analysis

We used mixed models in order to: i/ test the efficiency of partially buried barriers to reduce ground dwelling arthropod activity-density and ii/ test the effect of ground dwelling arthropod exclusion on pest populations.

The efficiency of partially buried barriers to reduce the activity-density (AD) of ground dwelling predators was tested by comparing the activity-density of carabid beetles, staphylinid beetles, spiders and harvestmen in TB and TO treatment. As the duration of sampling sessions varied from five to eight days, we corrected arthropod numbers in order to analyse activity-densities on the same time basis (one week) using the following equation:

$$\text{Corrected number} = \frac{\text{Raw number}}{\text{Number of days}} \times 7 \text{ (eqn 1)}$$

The treatment, the sampling session (*i.e.* time as factor) and their interaction were the only fixed effects. For carabids, we previously assigned a diet to each taxon following Purtauf *et al.* (2005), Bettacchioli *et al.* (2012) and Rusch *et al.* (2015) in order to remove phytophagous taxa (see Table S 2 in Supplementary materials).

Finally, we computed the absolute and relative drop in arthropod AD in the TB treatment as compared to the TO one (*i.e.* respectively  $AD(TO \text{ treatment}) - AD(TB \text{ treatment})$  and

$\frac{AD(TO \text{ treatment}) - AD(TB \text{ treatment})}{AD(TO \text{ treatment})}$ ) for each session and we computed means and standard errors on these metrics over the whole season.

The effect of ground dwelling arthropod exclusion (TB treatment vs. control) on *D. radicum* natural regulation was tested by comparing the number of pupae in the TB treatment and in the control. As the experimental setup could have biased the initial number of pests likely to develop into pupae by harvest (see Vernon & Mackenzie 1998 for the expected effect of barriers), we also compared the cumulative number of eggs laid during the first egg laying period (lasting from April 17<sup>th</sup> to May 21<sup>st</sup>). The eggs laid during the second egg laying period (recorded between June 11<sup>th</sup> and July 2<sup>nd</sup>) were not considered as these were laid too late to produce pupae by harvest (Collier & Finch 1985).

Concerning aphids, we assessed the effect of ground dwelling predator exclusion (TB treatment vs. control), of the counting session and of their interaction on the number of living aphids per plant, on the number of parasitized aphids per plant and on the aphid parasitism rate (*i.e.*  $\frac{\text{mummies}}{\text{aphids} + \text{mummies}}$ ). For the two latter, we removed data recorded before the 7<sup>th</sup> of May as there was virtually no parasitized aphid until then.

Based on the egg laying dynamic of *D. radicum* and on the aphid population dynamic in both TB and control subplots, we delimited the periods of potential *D. radicum* egg predation and of potential aphid predation. For each period we calculated the relative abundance of carabids, staphylinids, spiders and harvestmen among the whole ground dwelling predator community using the raw number of arthropods caught (see eqn 1). We similarly calculated the relative abundance of the three main carabid species among all non-phytophagous carabids trapped for each period.

All statistical analyses were performed using R software (R core team 2017). We used generalized linear mixed models (functions ‘lmer’, ‘glmer’ of the package ‘lme4’; Bates *et al.* 2015) with a distribution appropriate to the response analyzed: Gaussian (response variables: square-root transformed activity-density of carabids and spiders; log transformed activity-density of staphylinids and harvestmen; cumulative number of eggs per plant; log transformed number of aphids and mummies per plant), Poisson (response variable: number of pupae per plant) or binomial (response variable: aphid parasitism rate). When necessary we added a random factor on the statistical individual to account for overdispersion. In every model, the subplot identifier was added as a random factor to consider potential spatial correlation among data obtained in the same subplot. The significance of the fixed effects was tested thanks to type II Wald chi-square tests (function ‘Anova’, package ‘car’; Fox & Weisberg 2011). Finally, when the models included interaction between time and treatment effect, *i.e.* for the analysis of ground dwelling arthropod activity-densities and of aphid population dynamics, pairwise comparisons of the estimated marginal means between TB and TO treatment (for ground dwelling arthropods) or between TB treatment and control (for aphids) were performed for each session using Tukey method (function ‘emmeans’ from the ‘emmeans’ package; Lenth 2017).



### 3 Results

#### 3.1 Effect of the partially buried barriers on the activity-density of ground dwelling predators

Overall, we collected 619 harvestmen, 1192 staphylinid beetles, 4048 spiders and 7843 carabid beetles (Table S 3 and Table S 4 in Supplementary materials). We identified 33 taxa of carabid beetles, among which only one was considered phytophagous and removed from the dataset (*Amara* spp., Table S 2 in Supplementary materials).

Activity-densities of non-phytophagous carabids, staphylinids, spiders and harvestmen were all significantly reduced in TB subplots as compared to TO ones ( $\chi^2 = 85.19$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ;  $\chi^2 = 6.91$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.008$ ;  $\chi^2 = 69.94$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$  and  $\chi^2 = 9.08$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.003$  respectively, Figure 35). The interaction with time was not significant for staphylinids and spiders ( $\chi^2 = 16.71$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.081$  and  $\chi^2 = 10.72$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.380$  respectively) but it was significant for carabids and harvestmen ( $\chi^2 = 54.60$ ,  $df = 10$ ,  $P < 0.001$  and  $\chi^2 = 18.03$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0.035$  respectively). Though the difference between TB and TO treatments significantly fluctuated through time for carabids and harvestmen, the AD inside TB subplots was always lower (at least in tendency) than that in TO subplots (Figure 35).

The absolute drop in arthropod AD in the TB treatment as compared to the TO one was on average of  $60.2 (\pm 8.1)$ ;  $0.6 (\pm 1.0)$ ;  $16.2 (\pm 1.6)$  and  $3.2 (\pm 1.1)$  individuals per subplot and per week for non-phytophagous carabids, staphylinids, spiders and harvestmen, respectively. The corresponding relative AD drop was of  $74.6\% (\pm 4.3\%)$ ;  $38.6\% (\pm 10.2\%)$ ;  $48.2\% (\pm 3.9\%)$  and  $56.0\% (\pm 8.7\%)$ . For carabids, spiders and harvestmen, a residual population remained in exclusion subplots, meaning that 100% exclusion could not be achieved with the combined use of a partially buried barrier and pitfall traps. By contrast, staphylinid AD dropped dramatically during the three first sessions in both experimental treatments and then remained low until the end.

#### 3.2 *Delia radicum* eggs and pupae

The cumulative number of eggs laid per plant during the first egg laying period did not significantly differ between the TB treatment and the control (TB treatment:  $19.4 \pm 2.2$ ; control:  $14.7 \pm 1.8$ ;  $\chi^2 = 2.77$ ,  $P = 0.096$ ; Figure 36).

The percentage of collected pupae that belonged to *D. radicum* among the total sample was  $92.1\% \pm 0.8\%$  (SE), indicating that this fly species was the main one attacking broccolis here. We recorded significantly more pupae on plants in the TB treatment than in the control ( $\chi^2 = 8.30$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.004$ ; Figure 36). The amount of pupae around control plants was in average 59.0% of that around TB plants, *i.e.* the amount of pupae was reduced by 41.0% on control plants as compared to TB ones.

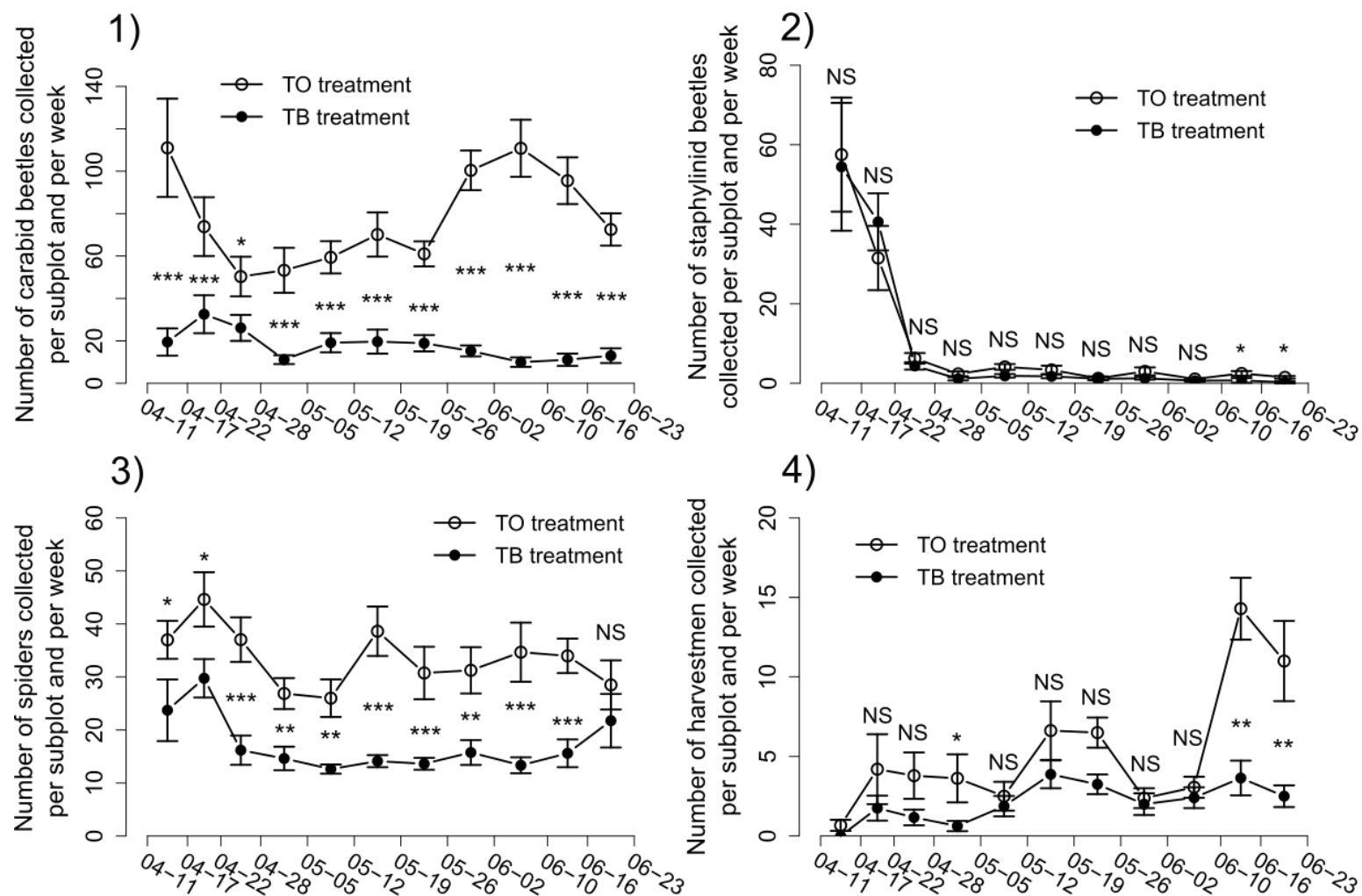


Figure 35: Activity-densities (mean ± SE) of carabids (1), staphylinids (2), spiders (3) and harvestmen (4) through time per subplot and per week in TO treatment (13 pitfall traps within 9m² with no barrier; empty symbols) and TB treatment (13 pitfall traps within 9m² delimited by a partially buried barrier, full symbols). Asterisks indicate the significant differences between experimental treatments for each sampling session as follows: 0<\*\*\*<0.001<\*\*<0.010<\*<0.050<NS.

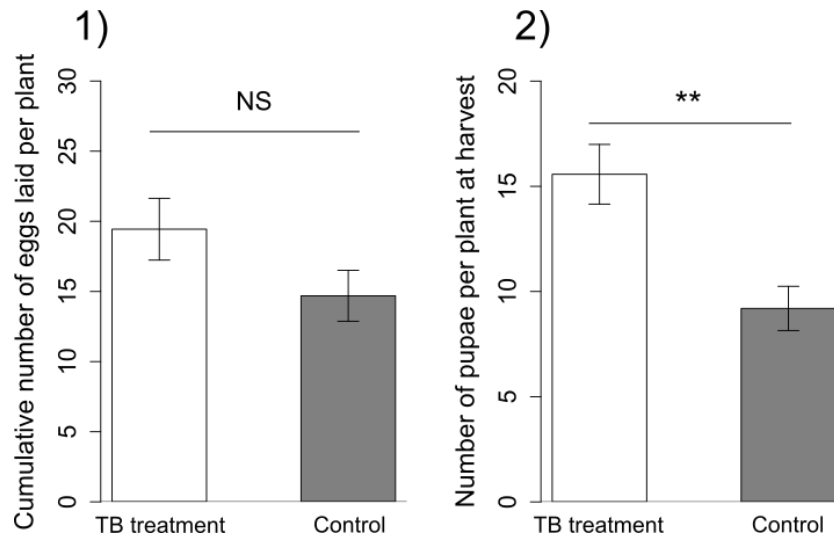


Figure 36: Mean cumulative number ( $\pm$  SE) of eggs laid per plant on felt traps (1) and mean number ( $\pm$  SE) of *D. radicum* pupae collected per plant at harvest (2) in the TB treatment (13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier; white bars) and in the control (grey bars). Asterisks indicate the significant differences between TB treatment and control as follows: 0<\*\*\*<0.001<\*\*<0.010<\*<0.050<NS.

### 3.3 Aphid populations

The number of living aphids per plant was significantly higher in the TB treatment than in the control ( $\chi^2 = 17.44$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 37), with a significant interaction with time ( $\chi^2 = 24.85$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.006$ ). During the three first counting sessions, the number of living aphids did not differ significantly between the TB treatment and the control:  $t = -1.11$ ,  $P = 0.267$ ;  $t = -0.10$ ,  $P = 0.923$  and  $t = 1.63$ ,  $P = 0.105$ , respectively. Then from the 7<sup>th</sup> of May, when population densities first differed significantly, to the end of the experiment, the number of living aphids on control plants represented in average 57.7% ( $\pm 2.9\%$ ) of the number of living aphids on TB plants and reciprocally, the number of living aphids was reduced by 42.3% ( $\pm 2.9\%$ ) on control plants as compared to TB plants.

There were also significantly more parasitized aphids in the TB treatment than in the control ( $\chi^2 = 8.73$ ;  $df = 1$ ;  $P = 0.003$ ) with a significant interaction with the counting session ( $\chi^2 = 26.61$ ;  $df = 7$ ;  $P < 0.001$ ). Parasitism rates did not differ significantly between the TB treatment and the control ( $\chi^2 = 0.01$ ;  $df = 1$ ;  $P = 0.923$ ) and there was no significant interaction with the counting session ( $\chi^2 = 7.81$ ;  $df = 7$ ;  $P = 0.349$ ).

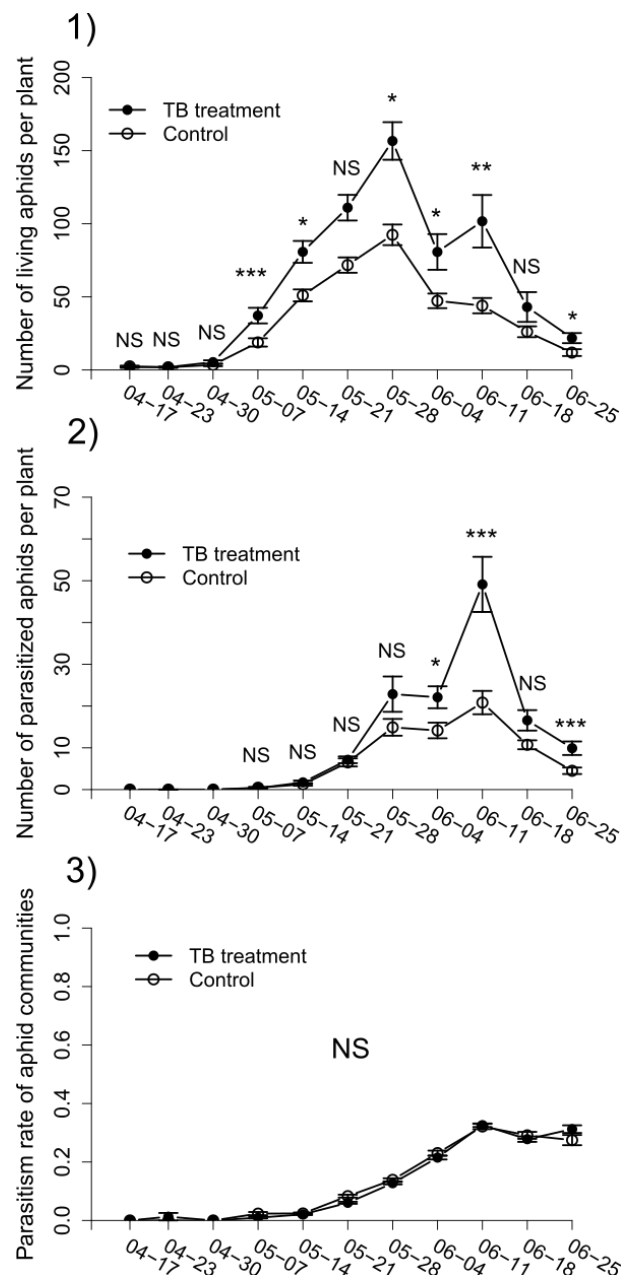


Figure 37: Mean number ( $\pm$  SE) of living aphids per plant (1); mean number ( $\pm$  SE) of parasitized aphids per plant (2) and mean aphid parasitism rate (prop  $\pm$  SE, 3) in the TB treatment (13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier, full symbols) and in the control (empty symbols). Asterisks indicate the significant differences between TB treatment and control as follows: 0<\*\*\*<0.001<\*\*<0.010<\*<0.050<NS.

### 3.4 Characterization of ground dwelling predator communities during the occurrence of the two pests

The period of potential *D. radicum* egg predation lasted approximately from the 11<sup>th</sup> of April to the 21<sup>st</sup> of May and the period of potential aphid predation lasted from the 17<sup>th</sup> of April (when the first living aphids were recorded on plants) to the end of the growing season, *i.e.* to the 25<sup>th</sup> of June (Figure 38). Following the results presented in the previous paragraph and in Figure 37, the divergence between the number of living aphids recorded in TB treatment and in control mostly occurred between the 30<sup>th</sup> of April and the 7<sup>th</sup> of May.

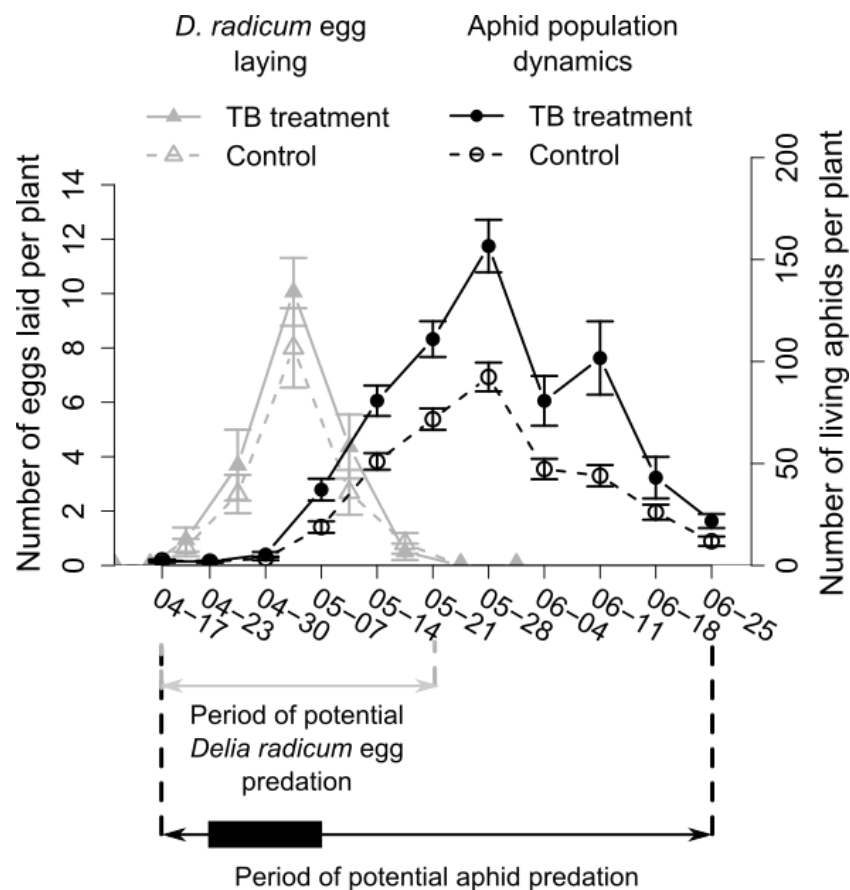


Figure 38: Mean number ( $\pm$  SE) of *Delia radicum* eggs laid per plant (triangles in grey) and mean number ( $\pm$  SE) of living aphids per plant (circles in black) in the TB treatment (13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier, full symbols and solid lines) and in the control (empty symbols and dashed lines). The period of potential *D. radicum* egg predation lasts from the beginning to the end of egg laying. The period of potential aphid predation lasts from the first record of living aphids on plants to the end of the growing season. The black rectangle highlights the period when living aphid populations curves diverged between TB treatment and control (Figure 37.1).

From the 17<sup>th</sup> of April to the 19<sup>th</sup> of May, *i.e.* approximately the whole period of potential *D. radicum* egg predation, (non phytophagous) carabid beetles dominated the ground dwelling predators fauna, representing  $56.8\% \pm 0.8\%$  of this fauna. Spiders represented  $31.6\% (\pm 0.7\%)$  of the ground dwelling predators fauna and staphylinid beetles and harvestmen were of minor importance ( $7.7\% \pm 0.4\%$  and  $3.9\% \pm 0.4\%$  respectively) except for staphylinids during the first week of *D. radicum* egg laying (Figure 39). Among carabid beetles, *Harpalus* sp., *Poecilus cupreus*, and *Nebria salina* were dominant during this period ( $27.6\% \pm 0.9\%$ ,  $27.6\% \pm 0.9\%$  and  $18.8\% \pm 0.8\%$  respectively).

From the 17<sup>th</sup> of April to the 23<sup>rd</sup> of June, *i.e.* approximately the whole period of potential aphid predation, carabid beetles also dominated ( $63.4\% \pm 0.5\%$ ) the ground dwelling predators fauna. Spiders represented  $27.6\% (\pm 0.5\%)$  of the ground dwelling predators fauna and staphylinid beetles and harvestmen represented again a rather small share of this community ( $4.1\% \pm 0.2\%$  and  $4.8\% \pm 0.2\%$  respectively, Figure 39). Among carabid beetles, *Pterostichus melanarius*, *Poecilus cupreus* and *Harpalus* sp. were dominant during this period ( $29.4\% \pm 0.6\%$ ,  $22.5\% \pm 0.5\%$  and  $16.9\% \pm 0.5\%$  respectively).

Finally, from the 28<sup>th</sup> of April to the 5<sup>th</sup> of May, when aphid populations diverged between TB treatment and control, carabids and spiders were again the most abundant taxa of ground dwelling predators (61.8% ± 1.8% and 31.2% ± 1.8% respectively), with staphylinids and harvestmen being less significant (2.7% ± 0.6% and 4.2% ± 0.8% respectively). *Harpalus* sp., *Nebria salina* and *Poecilus cupreus* were the dominant carabid species during this period (34.0% ± 2.3%, 22.3% ± 2.0% and 20.9% ± 2.0% respectively).

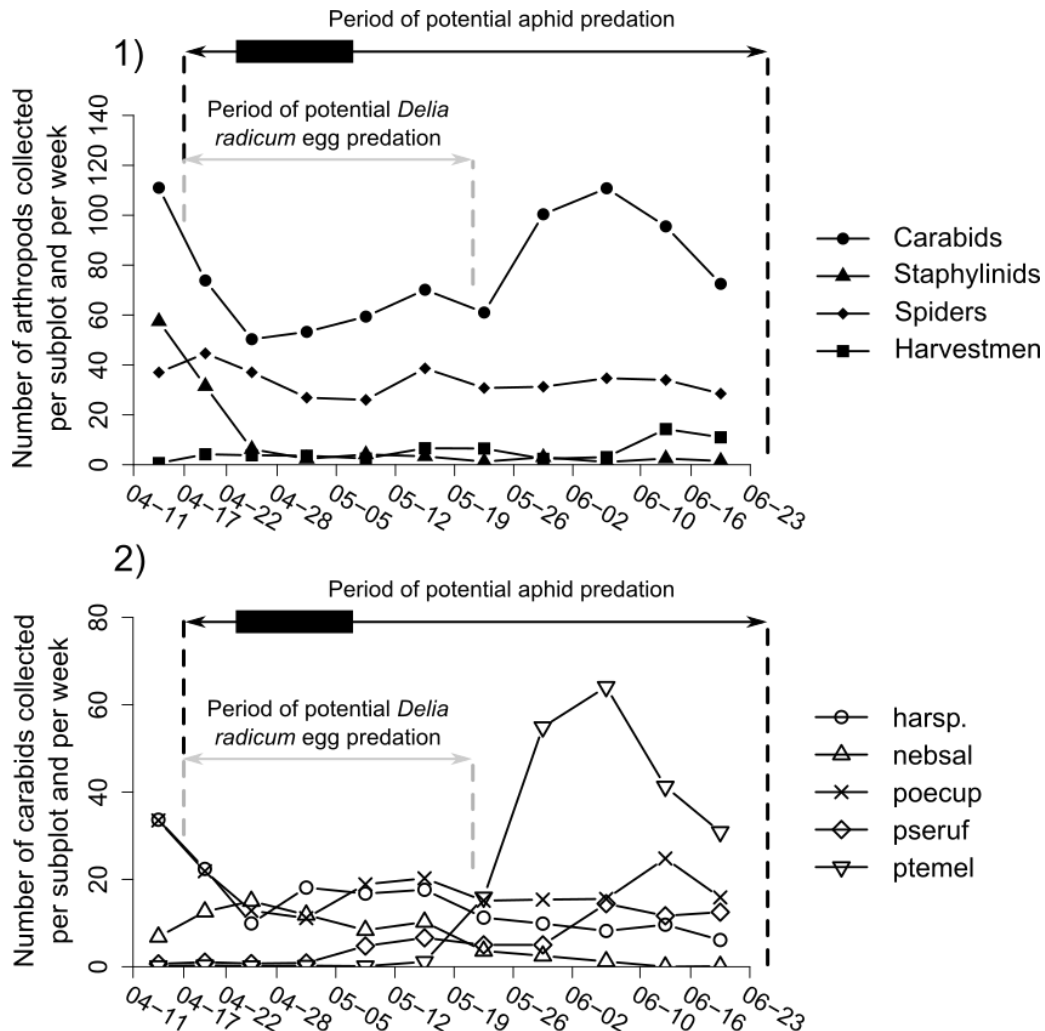


Figure 39: Mean numbers of carabids, staphylinids, spiders and harvestmen collected per subplot and per week in the TO treatment (13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> with no barrier; 1); and mean numbers of the main carabid species (*i.e.* which cumulative number trapped represented at least 5% of the total number of non phytophagous carabids trapped in the TO treatment throughout the season) collected per trap and per day in the TO treatment.

Above graphs are displayed the periods of potential aphid and *D. radicum* egg predation. The black rectangle highlights the period when living aphid population curves diverged between TB treatment (13 pitfall traps within 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier) and control (Figure 37.1). Carabid taxonomy was abbreviated as follows: harsp.: *Harpalus* sp.; nebsal: *Nebria salina*; poe cup: *Poecilus cupreus*; pseruf: *Pseudoophonus rufipes*; ptemel: *Pterostichus melanarius*.

## 4 Discussion

Using a partial exclusion method, our study shows that ground dwelling predators can simultaneously control the populations of two pests that live in distinct spatial niches of *Brassica* crops, reducing their harmful density by about 40%. We will first discuss the method

used and its relevance to address our research question and we will then discuss the natural regulation of the two pests, making hypotheses on the identity of the predators in the present study.

#### 4.1 Evaluation of the exclusion method

The partially buried barriers significantly reduced the abundance of all ground dwelling predators and had no significant effect on the colonization of any of the two pests studied. The method used was therefore appropriate to address our research question because we obtained two situations with homogeneous pest infestation but contrasted predation pressure. We confirm that the use of partially buried barriers is an efficient means to lower the abundance of predators, not only for carabids, a result shared with other studies (Wright *et al.* 1960; Carrillo *et al.* 2007; Lee & Edwards 2012), but also for spiders that were less studied (Chiverton 1987a) and for harvestmen, which had never been reported. Despite the combined use of these barriers and a dense web of pitfall traps, a residual population of carabids, spiders and harvestmen remained inside the subplots of the TB treatment. Our results on carabid communities showed evidence of species turnover, with those overwintering as adults (*e.g.* *Poecilus cupreus*, *Phyla obtusa* and *Bembidion quadrimaculatum*; Ribera *et al.* 1999) being progressively replaced by those overwintering as larvae and emerging in May – June (*e.g.* *Pterostichus melanarius* and *Pseudoophonus rufipes*). This indicates that the diversity of lifecycles in carabids (Matalin 2007) is partly responsible for this residual population, and this may also be true for spiders which can overwinter as eggs, immatures or adults (Schaefer 1977) and therefore may emerge at various periods in the spring. The residual population of ground dwelling arthropods may also be explained by individuals colonizing the subplots by air or by climbing the barriers. Indeed, some carabids have good flight ability (Hendrickx *et al.* 2009), some spiders may disperse by ballooning (Blandenier & Fürst 1998) and most spiders have good climbing abilities (Prenter *et al.* 2010).

Finally, an additional analysis presented in the Table S 5 in Supplementary materials showed that neither the number of *D. radicum* eggs, nor the number of *D. radicum* pupae, nor the number of living aphids in control subplots were significantly correlated with the distance to the nearest TO subplot. This indicated that the ground dwelling arthropod depletion due to intensive trapping in TO subplots did not induce biases in the assessment of pest natural regulation.

#### 4.2 The natural regulation of two insect pests by ground dwelling predators

##### 4.2.1 *Delia radicum* natural regulation

Predation by ground dwelling arthropods significantly decreased the number of harmful individuals (*i.e.* larvae feeding on plant roots and producing pupae) of about 40%. As several studies previously performed on this pest suggest that predation essentially occurs during the egg stage (Hughes & Salter 1959; Finch & Skinner 1988), we focus thereafter on the period of *D. radicum* egg laying. During this period, the most abundant ground dwelling predators were carabids and spiders, and among carabids, *Harpalus* sp., *Poecilus cupreus* and *Nebria salina* were the dominant taxa. This could lead to conclude that these taxa were the main contributors to *D. radicum* natural regulation, but none of these had previously been mentioned in the

literature concerning *Delia* spp. natural regulation in the field (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Andersen *et al.* 1983; Prasad & Snyder 2004, 2006; Meyling *et al.* 2013). This may be due to several reasons. First, spiders have rarely been taken into consideration as potential biocontrol agents in studies on insect egg predation, while there are many examples in the literature of spiders feeding on arthropod eggs (Nyffeler *et al.* 1990; Nyffeler & Sunderland 2003) and their contribution to insect egg predation could be significant. Pfannenstiel (2008) for example found that 23% of the predation events observed on lepidoteran eggs were performed by spiders. They should therefore not be discarded from the pool of potentially significant predators of *D. radicum* eggs and further studies are needed to evaluate their contribution to this regulation service. Second, the carabid species that dominated the community here were not found abundantly in other field studies on the natural regulation of *D. radicum* and are thus not known for being major contributors to this service. Conversely, the species that are thought to contribute greatly to the control of this pest (*i.e.* carabids of the Bembidiini tribe, especially *M. lampros*; Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Coaker 1965) and that were dominant in most studies on *D. radicum* natural regulation, were scarce in ours. A potentially crucial difference between these two groups of species is mean body size: the dominant species in the present study were large individuals (> 1cm; Roger *et al.* 2016) whereas Bembidiini are small individuals (< 0.5cm; Roger *et al.* 2016) that may, because of that, be more fit for *D. radicum* eggs consumption (Finch 1996). Based on this, it cannot be ruled out that less abundant, but more adapted taxa (*e.g.* *M. lampros*, *P. obtusa*, *B. quadrimaculatum*) had a relative contribution to natural regulation that greatly exceeded their relative abundance. To test this hypothesis, it will be necessary to unravel the actual feeding behavior of carabids and more generally of ground dwelling predators in the field, for example using molecular tools (Hosseini 2007; Staudacher *et al.* 2016) or direct observation (Meyhöfer 2001; Merfield *et al.* 2004).

#### 4.2.2 Aphid natural regulation

In the present study, there were less living aphids per plant when ground dwelling predators could access the plants than when they were removed. This was directly attributable to these predators, because parasitism rates were equivalent in both modalities during the whole experiment and because specialist predators (here, mostly syrphid larvae, coccinellid adults and larvae) were only observed from the 18<sup>th</sup> of June, *i.e.* at the very end of the season. To our knowledge this is the first time that a significant effect of ground dwelling predators on aphid population development in *Brassica* crops is shown: only one reference existed on this biological model (Pollard 1969) and the author did not show any effect of these predators on *B. brassicae* populations. More generally, there are few references of aphid natural regulation by ground dwelling arthropods in crops others than cereals (Kendall 2003).

Relative abundances of ground dwelling predators suggest that spiders, *Harpalus* sp., *N. salina* and *P. cupreus* may have been important contributors to the control of aphid populations. The mechanism usually mentioned to explain the effect of ground dwelling predators on aphids is consumption of individuals that have fallen on the ground, reducing the rate of aphids returning to the crop canopy (Winder 1990). Still, if dropping behavior of cereal aphids and of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) when confronted to the presence of other natural



enemies has often been reported (Roitberg *et al.* 1979; Sopp *et al.* 1987; Agabiti *et al.* 2016), such behavior has never been reported in *B. brassicae* and *M. persicae* and is likely to be less significant. In our study, direct predation of aphids on the leaves hence probably occurred. While climbing abilities of spiders are well recognized (Dempster 1967; Vickerman & Sunderland 1975; Prenter *et al.* 2010), carabids are generally considered as mainly ground dwellers. However, several examples have been reported of them climbing on crop canopy (Dunning *et al.* 1975; Kendall 2003), even for large species like those that were dominant here (Chiverton 1988) and the rigid structure of broccoli leaves may make it easier. Direct observation in the field has proven to be a useful method to confirm this climbing behavior of ground dwelling predators in other crops (Birkhofer *et al.* 2017; Zou *et al.* 2017).

The final drop of aphid populations observed from the end of May could not be attributed to predation by ground dwelling arthropods because it happened whether they were excluded or not, but is probably due to other factors like rain (heavy 25mm rainfall on the 3<sup>rd</sup> of June), parasitism, and predation by specialist predators.

### 4.3 Conclusion

We worked here on ground dwelling predators, mostly considered as generalist and opportunistic predators. Their actual feeding behavior in the field is still widely undetermined and these ground dwelling predator communities may rather be assemblages of more or less stenophagous species (Kendall 2003) than true generalists. Though the relative contribution of the various taxa to the natural regulation of the two pests studied is still unclear, we quantified here the ambient regulation process provided by this functional group in a farming context representative of many fields occasionally grown with vegetables in France. The effect of pest natural regulation on crop production, *i.e.* pest regulation service (*sensu* Boyd & Banzhaf 2007) still needs to be quantified. This was not possible here due to the relatively low pest infestation level. However, as the number of harmful pests were reduced by about 40%, our results suggest that damage to the crop could be significantly lowered in conditions where pest infestation is high. This result is encouraging because generalist ground dwelling predators are an ubiquitous functional group of natural enemies that may help reduce pest damage on a large array of crops attacked both by foliage-dwelling pests (*e.g.* aphids, caterpillars) and by pests spending part of their lifecycle on the ground (*e.g.* fly eggs, pollen beetle larvae).

### Acknowledgements

We thank Manuel Plantegenest and Yannick Outreman for helpful discussions on statistical analyses and we thank the “Unité Expérimentale de la Motte” (UE 0787) for the setup of experimental fields.

Funding: This work was supported by grants from *France AgriMer*, the *Région Bretagne* and the *Chaire AEI*.

### Author contribution

A.LR, A-M.C, V.F, and M.M conceived and designed research; M.M, P.G, J.R and A.LR performed the field work; X.M conducted statistical analysis; X.M, A.LR, A-M.C and V.F wrote the manuscript. All authors read and approved the manuscript.

## 5 References

- Agabiti, B., Wassenaar, R.J. & Winder, L. (2016). Dropping behaviour of pea aphid nymphs increases their development time and reduces their reproductive capacity as adults. *PeerJ*, 4, e2236.
- Ambrosino, M.D., Jepson, P.C. & Luna, J.M. (2007). Hoverfly oviposition response to aphids in broccoli fields. *Entomol. Exp. Appl.*, 122, 99–107.
- Andersen, A., Hansen, Å.G., Rydland, N. & Øyre, G. (1983). Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallén (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments. *J. Appl. Entomol.*, 95, 499–506.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, 1–48.
- Bettacchioli, G., Taormina, M., Bernini, F. & Migliorini, M. (2012). Disturbance regimes in a wetland remnant: implications for trait-displacements and shifts in the assemblage structure of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *J. Insect Conserv.*, 16, 249–261.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 273, 1715–1727.
- Birkhofer, K., Bylund, H., Dalin, P., Ferlian, O., Gagic, V., Hambäck, P.A., *et al.* (2017). Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecol. Evol.*, 7, 1942–1953.
- Blandenier, G. & Fürst, P.A. (1998). Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland. In: *Proceedings of the 17th european colloquium of arachnology*. P.A. Selden, Edinburgh, pp. 177–186.
- Boyd, J. & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecol. Econ.*, Ecological Economics of Coastal Disasters, 63, 616–626.
- Bryan, K.M. & Wratten, S.D. (1984). The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey. *Ecol. Entomol.*, 9, 251–259.
- Carrillo, R., Alarcon, R. & Neira, M. (2007). The effects of carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) on the arthropod fauna of wheat fields in Chile. *Rev. Biol. Trop.*, 55, 101–111.
- 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. *Ecol. Lett.*, 14, 922–932.
- Chiverton, P.A. (1986). Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Horn.: Aphididae) in spring barley. *Ann. Appl. Biol.*, 109, 49–60.
- Chiverton, P.A. (1987a). Effects of exclusion barriers and inclusion trenches on polyphagous and aphid specific predators in spring barley. *J. Appl. Entomol.*, 103, 193–203.
- Chiverton, P.A. (1987b). Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley. *Ann. Appl. Biol.*, 111, 257–269.
- Chiverton, P.A. (1988). Searching behaviour and cereal aphid consumption by *Bembidion lampros* and *Pterostichus cupreus*, in relation to temperature and prey density. *Entomol. Exp. Appl.*, 47, 173–182.
- Coaker, T.H. (1965). Further experiments on the effect of beetle predators on the numbers of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae* (Bouché), attacking *Brassica* crops. *Ann. Appl. Biol.*, 56, 7–20.

- Coaker, T.H. & Williams, D.A. (1963). The Importance of Some Carabidae and Staphylinidae as Predators of the Cabbage Root Fly, *Erioischia Brassicae* (Bouché). *Entomol. Exp. Appl.*, 6, 156–164.
- Collier, R.H. & Finch, S. (1985). Thermal requirements for cabbage root fly, *Delia radicum*, development. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts'group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 21–25.
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 93, 337–350.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Costello, M.J. & Altieri, M.A. (1995). Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 52, 187–196.
- Dempster, J.P. (1967). The Control of *Pieris rapae* with DDT. I. The Natural Mortality of the Young Stages of *Pieris*. *J. Appl. Ecol.*, 4, 485–500.
- Dunning, R.A., Baker, A.N. & Windley, R.F. (1975). Carabids in sugar beet crops and their possible role as aphid predators. *Ann. Appl. Biol.*, 80, 125–128.
- Edwards, C.A., Sunderland, K.D. & George, K.S. (1979). Studies on polyphagous predators of cereal aphids. *J. Appl. Ecol.*, 16, 811–823.
- Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387–400.
- Ekbom, B.S., Wiktelius, S. & Chiverton, P.A. (1992). Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals?: A simulation study. *Entomol. Exp. Appl.*, 65, 215–223.
- Estorgues, V. (2005). *Maladies et ravageurs des légumes de plein champ en Bretagne*. Chambres d'agriculture de Bretagne.
- Estorgues, V. & Cochard, L. (2004). *Maladies et ravageurs des choux : synthèse de 4 années de suivis et d'observations dans le Finistère (2001-2004)*. Chambre d'agriculture Finistère ; Comité de développement des agriculteurs - zone légumière.
- Finch, S. (1996). Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 81, 199–206.
- Finch, S. & Skinner, G. (1988). Mortality of the immature stages of the cabbage root fly. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts'group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 45–48.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Freuler, J. & Fischer, S. (1983). Le piège à oeufs, nouveau moyen de prévision d'attaque pour la mouche du chou, *Delia radicum (brassicae)* L. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.*, 15, 107–110.
- Furlong, M.J. (2015). Knowing your enemies: Integrating molecular and ecological methods to assess the impact of arthropod predators on crop pests. *Insect Sci.*, 22, 6–19.
- Greenstone, M.H., Payton, M.E., Weber, D.C. & Simmons, A.M. (2014). The detectability half-life in arthropod predator–prey research: what it is, why we need it, how to measure it, and how to use it. *Mol. Ecol.*, 23, 3799–3813.
- Halaj, J. & Wise, D.H. (2002). Impact of a Detrital Subsidy on Trophic Cascades in a Terrestrial Grazing Food Web. *Ecology*, 83, 3141–3151.
- Hartfield, C. & Finch, S. (2003). Releasing the rove beetle *Aleochara bilineata* in the field as a biological agent for controlling the immature stages of the cabbage root fly, *Delia*

- radicum*. In: *IOBC/WPRS Bulletin - working group "integrated protection in field vegetable crops."* Stefan Vidal, Gödöllő (Hungary) and Krakow (Poland), pp. 127–133.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekotter, T., *et al.* (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 18, 607–616.
- Hosseini, R. (2007). A DNA-based approach to study predator-prey trophic interactions within *Brassica* crops : a search for predators of diamondback moth (*Plutella xylostella*). Thesis. .
- Hughes, R.D. (1959). The natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 343–357.
- Hughes, R.D. (1960). A method of estimating the numbers of cabbage root fly pupae in the soil. *Plant Pathol.*, 9, 15–17.
- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.
- IOBC/WPRS. (2004). Integrated Production Principles and Technical Guidelines. In: *IOBC/WPRS Bulletin - Commission "IP-Guidelines and Endorsement."* E. F. Boller, J. Avilla, E. Joerg, C. Malavolta, F.G. Wijnands & P. Ejsberg.
- Kendall, D.A. (2003). Soil tillage and epigeal predatory arthropods. In: *Soil tillage in agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 297–342.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45, 175–201.
- Lee, J.C. & Edwards, D.L. (2012). Impact of predatory carabids on below- and above-ground pests and yield in strawberry. *BioControl*, 57, 515–522.
- Lenth, R.V. (2017). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Litsinger, J.A., Bandong, J.P. & Canapi, B.L. (2011). Effect of multiple infestations from insect pests and other stresses to irrigated rice in the Philippines: II. Damage and yield loss. *Int. J. Pest Manag.*, 57, 117–131.
- Luck, R.F., Shepard, B.M. & Kenmore, P.E. (1988). Experimental Methods for Evaluating Arthropod Natural Enemies. *Annu. Rev. Entomol.*, 33, 367–389.
- Macfadyen, S., Davies, A.P. & Zalucki, M.P. (2015). Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale. *Insect Sci.*, 22, 20–34.
- Matalin, A.V. (2007). Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Western Palearctic. *Entomol. Rev.*, 87, 947–972.
- Merfield, C.N., Wratten, S.D. & Navntoft, S. (2004). Video analysis of predation by polyphagous invertebrate predators in the laboratory and field. *Biol. Control*, 29, 5–13.
- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M. & Le Ralec, A. (in press). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. In: *IOBC/WPRS Bulletin*. Presented at the Integrated Protection in Field Vegetables, Richard Meadow, Switzerland.
- Meyhöfer, R. (2001). Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitised aphids: the use of multiple video cameras. *Entomol. Exp. Appl.*, 100, 77–87.
- Meyling, N.V., Navntoft, S., Philipsen, H., Thorup-Kristensen, K. & Eilenberg, J. (2013). Natural regulation of *Delia radicum* in organic cabbage production. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 164, 183–189.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Navasse, Y. (2016). Spécialisation parasitaire chez les Aphidiinae : existe-t-il des parasitoïdes de pucerons généralistes? PhD thesis. Université de Rennes 1, Agrocampus Ouest.

- Nyffeler, M., Breene, R.G., Dean, D.A. & Sterling, W.L. (1990). Spiders as predators of arthropod eggs. *J. Appl. Entomol.*, 109, 490–501.
- Nyffeler, M. & Sunderland, K.D. (2003). Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 95, 579–612.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecol. Econ.*, 45, 149–158.
- Pfannenstiel, R.S. (2008). Spider predators of lepidopteran eggs in south Texas field crops. *Biol. Control*, 46, 202–208.
- Pollard, E. (1969). The Effect of Removal of Arthropod Predators on an Infestation of *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera, Aphididae) on Brussels Sprouts. *Entomol. Exp. Appl.*, 12, 118–124.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2004). Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biol. Control*, 31, 428–437.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2006). Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J. Appl. Ecol.*, 43, 343–352.
- Prenter, J., Pérez-Staples, D. & Taylor, P.W. (2010). The effects of morphology and substrate diameter on climbing and locomotor performance in male spiders. *Funct. Ecol.*, 24, 400–408.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- R core team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 36, 21–37.
- Roger, J.-L., Jambon, O. & Bouger, G. (2016). Clé de détermination des Carabidae - Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.
- Roitberg, B.D., Myers, J.H. & Frazer, B.D. (1979). The Influence of Predators on the Movement of Apterous Pea Aphids between Plants. *J. Anim. Ecol.*, 48, 111–122.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 250–259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. In: *Advances in Agronomy, Vol 109* (ed. Sparks, D.L.). Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 219–259.
- Savage, J., Fortier, A.-M., Fournier, F. & Bellavance, V. (2016). Identification of *Delia* pest species (Diptera: Anthomyiidae) in cultivated crucifers and other vegetable crops in Canada. *Can. J. Arthropod Identif.*
- Schaefer, M. (1977). Winter ecology of spiders (Araneida). *Z. Für Angew. Entomol.*, 83, 113–134.
- Schmidt, M.H., Thewes, U., Thies, C. & Tschardt, T. (2004). Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomol. Exp. Appl.*, 113, 87–93.
- Schmitz, O.J. (2004). From mesocosms to the field: the role and value of cage experiments in understanding top-down effects in ecosystems. In: *Insects and Ecosystem Function, Ecological Studies*. W. W. Weisser and E. Siemann, Berlin Heidelberg, pp. 277–302.

- Settle, W.H., Ariawan, H., Astuti, E.T., Cahyana, W., Hakim, A.L., Hindayana, D., *et al.* (1996). Managing Tropical Rice Pests Through Conservation of Generalist Natural Enemies and Alternative Prey. *Ecology*, 77, 1975–1988.
- Snyder, W.E. & Wise, D.H. (2001). Contrasting Trophic Cascades Generated by a Community of Generalist Predators. *Ecology*, 82, 1571–1583.
- Sopp, P.I., Sunderland, K.D. & Coombes, D.S. (1987). Observations on the number of cereal aphids on the soil in relation to aphid density in winter wheat. *Ann. Appl. Biol.*, 111, 53–57.
- Staudacher, K., Jonsson, M. & Traugott, M. (2016). Diagnostic PCR assays to unravel food web interactions in cereal crops with focus on biological control of aphids. *J. Pest Sci.*, 89, 281–293.
- Stephens, A.E.A., Srivastava, D.S. & Myers, J.H. (2013). Strength in numbers? Effects of multiple natural enemy species on plant performance. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 280, 20122756.
- Sunderland, K.D. (1975). Diet of Some Predatory Arthropods in Cereal Crops. *J. Appl. Ecol.*, 12, 507–515.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002). Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Vernon, R.S. & Mackenzie, J.R. (1998). The effect of exclusion fences on the colonization of rutabagas by cabbage flies (Diptera: Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 130, 153–162.
- Vickerman, G.P. & Sunderland, K.D. (1975). Arthropods in cereal crops: nocturnal activity, vertical distribution and aphid predation. *J. Appl. Ecol.*, 12, 755–766.
- Winder, L. (1990). Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecol. Entomol.*, 15, 105–110.
- Wright, D.W., Hughes, R.D. & Worrall, J. (1960). The Effect of Certain Predators on the Numbers of Cabbage Root Fly (*Erioischia brassicae* (Bouché)) and on the Subsequent Damage Caused by the Pest. *Ann. Appl. Biol.*, 48, 756–763.
- Zou, Y., de Kraker, J., Bianchi, F.J.J.A., van Telgen, M.D., Xiao, H. & Van der Werf, W. (2017). Video monitoring of brown planthopper predation in rice shows flaws of sentinel methods. *Sci. Rep.*, 7, 42210.

## 6 Supplementary materials

Table S 2: Feeding regime of all carabid taxa trapped during the experiment taken from Purtauf *et al.* (2005), Bettacchioli *et al.* (2012) and Rusch *et al.* (2015) in the order of priority.

| Taxon                                    | Feeding regime (c: carnivorous; o: omnivorous; p: phytophagous; - unknown) |
|--|--|
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | c  |
| <i>Agonum agrum</i>                      | -  |
| <i>Agonum muelleri</i>                   | c  |
| <i>Amara</i> sp.                         | p  |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | c  |
| <i>Anisodactylus binotatus</i>           | o  |
| <i>Badister bullatus</i>                 | -  |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | c  |
| <i>Brachinus explodens</i>               | c  |
| <i>Brachinus sclopeta</i>                | c  |
| <i>Bradycellus verbasci</i>              | -  |
| <i>Calathus fuscipes</i>                 | c  |
| <i>Clivina</i> gr. <i>fossor</i>         | o  |
| <i>Demetrias atricapillus</i>            | c  |
| <i>Harpalus</i> sp.                      | o  |
| <i>Loricera pilicornis</i>               | c  |
| <i>Metallina lampros</i>                 | c  |
| <i>Metallina properans</i>               | -  |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | c  |
| <i>Nebria salina</i>                     | c  |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | c  |
| <i>Notiophilus quadripunctatus</i>       | c  |
| <i>Ocydromus tetracolus</i>              | c  |
| <i>Philochthus biguttatus</i>            | -  |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | c  |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | o  |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | o  |
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | c  |
| <i>Pterostichus strenuus</i>             | c  |
| <i>Pterostichus vernalis</i>             | c  |
| <i>Syntomus obscuroguttatus</i>          | c  |
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | c  |

Table S 3: Absolute and relative number of carabids trapped in TO subplots (13 pitfall traps inside 9m<sup>2</sup> with no barrier) throughout the experiment (from April 11<sup>th</sup> to June 23<sup>rd</sup>) for every taxon identified. The only phytophagous taxon found in this study is highlighted in grey.

| <b>Taxon</b>                             | <b>Total number of individuals trapped in TO (Traps only) subplots (87 samples)</b> | <b>Relative abundance of the taxon among the total number of non-phytophagous carabids trapped in TO subplots (percentage)</b> |
|--|---|--|
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | 1698  | 26,4%  |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | 1499  | 23,3%  |
| <i>Harpalus</i> sp.                      | 1177  | 18,3%  |
| <i>Nebria salina</i>                     | 521   | 8,1%   |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | 505   | 7,8%   |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | 247   | 3,8%   |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | 245   | 3,8%   |
| <i>Metallina lampros</i>                 | 139   | 2,2%   |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | 123   | 1,9%   |
| <i>Notiophilus quadripunctatus</i>       | 58  | 0,9%   |
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | 46  | 0,7%   |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | 36  | 0,6%   |
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | 30  | 0,5%   |
| <i>Metallina properans</i>               | 28  | 0,4%   |
| <i>Brachinus sclopeta</i>                | 24  | 0,4%   |
| <i>Calathus fuscipes</i>                 | 17  | 0,3%   |
| <i>Anisodactylus binotatus</i>           | 10  | 0,2%   |
| <i>Syntomus obscuroguttatus</i>          | 9   | 0,1%   |
| <i>Agonum muelleri</i>                   | 8   | 0,1%   |
| <i>Demetrias atricapillus</i>            | 3   | < 0,1%   |
| <i>Badister bullatus</i>                 | 2   | < 0,1%   |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | 2   | < 0,1%   |
| <i>Philochthus biguttatus</i>            | 2   | < 0,1%   |
| <i>Agonum afrum</i>                      | 1   | < 0,1%   |
| <i>Brachinus explodens</i>               | 1   | < 0,1%   |
| <i>Loricera pilicornis</i>               | 1   | < 0,1%   |
| <i>Pterostichus strenuus</i>             | 1   | < 0,1%   |
| <i>Pterostichus vernalis</i>             | 1   | < 0,1%   |
| <i>Amara</i> sp.                         | 44  |  |



Table S 4: Total number of carabids trapped in TB subplots (13 pitfall traps inside 9m<sup>2</sup> delimited by a partially buried barrier) throughout the experiment (from April 11<sup>th</sup> to June23<sup>th</sup>) for every taxon identified. The only phytophagous taxon found in this study is highlighted in grey.

| <b>Taxon</b>                             | <b>Total number of individuals trapped in TB (Traps + barrier) subplots (83 samples)</b> | <b>Relative abundance of the taxon among the total number of non-phytophagous carabids trapped in TB subplots (percentage)</b> |
|--|--|--|
| <i>Harpalus</i> sp.                      | 370  | 27,2%  |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | 292  | 21,5%  |
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | 133  | 9,8%   |
| <i>Nebria salina</i>                     | 105  | 7,7%   |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | 104  | 7,7%   |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | 75   | 5,5%   |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | 69   | 5,1%   |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | 68   | 5,0%   |
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | 32   | 2,4%   |
| <i>Metallina lampros</i>                 | 31   | 2,3%   |
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | 30   | 2,2%   |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | 9  | 0,7%   |
| <i>Brachinus sclopeta</i>                | 8  | 0,6%   |
| <i>Syntomus obscuroguttatus</i>          | 8  | 0,6%   |
| <i>Anisodactylus binotatus</i>           | 6  | 0,4%   |
| <i>Metallina properans</i>               | 6  | 0,4%   |
| <i>Calathus fuscipes</i>                 | 5  | 0,4%   |
| <i>Notiophilus quadripunctatus</i>       | 3  | 0,2%   |
| <i>Bradycellus verbasci</i>              | 1  | 0,1%   |
| <i>Clivina</i> gr. <i>fossor</i>         | 1  | 0,1%   |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | 1  | 0,1%   |
| <i>Ocydromus tetracolus</i>              | 1  | 0,1%   |
| <i>Amara</i> sp.                         | 7  |  |

Table S 5: Details of the statistical models used to test the effect of the distance to a TO subplot on pest populations in control subplots. For fixed factors, the figures are p-values of type II Wald  $\chi^2$  tests set in bold font when significant ( $\alpha = 0.05$ ).

| Response                   | Error (response transformation) | Fixed factors            |                   |                             | Random factor |
|----------------------------|---------------------------------|--------------------------|-------------------|-----------------------------|---------------|
|                            |                                 | Distance to a TO subplot | Time              | Interaction time : distance | Subplot       |
| Number of eggs per plant   | Gaussian (none)                 | 0,862                    | X                 | X                           | ✓             |
| Number of pupae per plant  | Negative binomial (log)         | 0,360                    | X                 | X                           | ✓             |
| Number of aphids per plant | Gaussian (log(x+1))             | 0,377                    | <b>&lt; 0,001</b> | 0,231                       | ✓             |

## Chapitre 2.2 : La régulation naturelle des pucerons par leurs ennemis naturels épigés et aériens

### 1 Introduction

L'article précédent montre que les ennemis naturels épigés sont capables de limiter significativement les populations de pucerons, réduisant notamment les populations au pic d'environ 40 %. Ces premiers résultats demandaient toutefois à être confirmés.

Ces résultats montrent également un taux de parasitisme des pucerons en constante augmentation au cours du temps, atteignant 10-15 % au pic de populations et 30 % en fin d'expérience. Mais ce taux ne permet pas de quantifier l'intégralité du processus de régulation assuré par les parasitoïdes. En effet, le nombre de pucerons vivants qui serait observé en l'absence de parasitoïdes n'est pas égal à la somme du nombre de pucerons vivants et du nombre de momies, à tout moment. Chez des ravageurs à générations continues comme les pucerons, la suppression de  $n$  individus engendre des effets en cascade sur les générations suivantes, ces  $n$  individus ne produisant pas de descendants, qui eux-mêmes ne produiront pas de descendants... Il est donc très probable, sur ce type de ravageurs, que le nombre d'individus en absence de parasitoïdes serait en réalité beaucoup plus élevé. **Pour quantifier plus précisément l'effet de différents types d'ennemis naturels sur les pucerons, nous avons donc utilisé des méthodes d'exclusion.**

Les objectifs de ce chapitre sont donc :

1. De confirmer sur une deuxième année les résultats obtenus sur **la quantification du processus de régulation assuré par les prédateurs épigés**, sur le même site ;
2. De quantifier l'**importance relative des ennemis naturels épigés et aériens** dans la régulation naturelle des pucerons.

Pour répondre au premier objectif, nous avons mis en place une expérience d'exclusion des prédateurs épigés similaires à celle présentée dans l'article précédent. Toutefois nous avons vu que la quantité résiduelle de prédateurs était assez importante dans les zones défaunées. Pour augmenter l'efficacité du dispositif d'exclusion des prédateurs, nous avons mis en place des dispositifs individuels autour des plantes (Figure 21).

Pour répondre au second objectif, nous avons mis en place une expérience dans laquelle nous avons comparé les populations naturelles de pucerons dans des modalités avec ou sans exclusion des ennemis naturels épigés et avec ou sans exclusion des ennemis naturels aériens (à l'aide de filets insect-proof). Cette expérience est incluse dans une expérimentation plus large qui a produit également les résultats présentés dans l'article précédent.

## 2 Matériels et méthodes

### 2.1 Expérience 1 : Quantification du processus de régulation assuré par les prédateurs épigés

#### 2.1.1 Site d'étude et suivi des populations d'arthropodes

L'essai a été mis en place sur une surface d'environ 4000 m<sup>2</sup>, à l'intérieur d'une parcelle de 4,6 ha du domaine expérimental de l'INRA du Rheu (UE La Motte, 48°07'N, 1°47'W), au printemps 2015. En 2013, deux cultures de brocolis se sont succédées sur cette parcelle. Au printemps 2014, des brocolis ont à nouveau été plantés (article précédent), puis la parcelle a été semée en navets le 03/09/2014 et laissés en place durant l'hiver (non récoltés). Une nouvelle culture de brocolis a été implantée le 1<sup>er</sup> avril 2015 (50 cm sur le rang, 75 cm entre rangs). Quarante blocs, correspondant à des lignes de 14 choux perpendiculaire aux rangs, chaque chou étant ainsi à égale distance de la plus proche bordure, ont été délimités sur la parcelle (Figure 40.1 ; Figure 41).

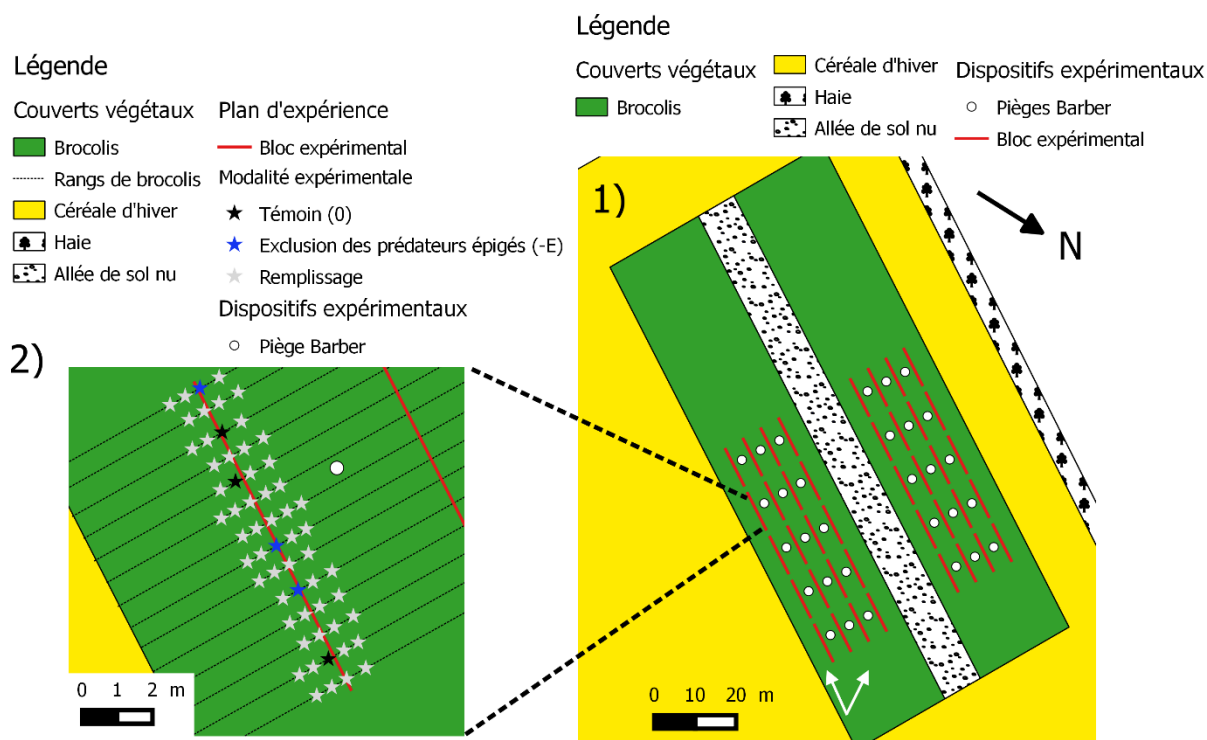


Figure 40 : Schéma général du dispositif expérimental utilisé dans l'expérience 1 (1, à droite) et vue de détail d'un bloc avec représentations des modalités expérimentales (2, à gauche). Les flèches blanches en bas du schéma général (1) symbolise l'angle de la prise de vue de la Figure 41.

Le principe de cette expérience consiste à comparer les dynamiques de populations des pucerons dans deux modalités expérimentales : une modalité témoin (notée « 0 »), avec présence des prédateurs épigés en densité naturelle et une modalité où ces prédateurs épigés ont été exclus (nommée « moins E » et codée « -E »). Dans chaque bloc, trois brocolis ont été affectés de manière aléatoire à chacune de ces deux modalités (Figure 40.2). L'exclusion des prédateurs épigés a été réalisée grâce à la mise en place de barrières partiellement enterrées (Greenborder, Nortene ®, 30 cm en dessous et 30 cm au-dessus de la surface du sol) autour de chaque plant tiré au sort. Un piège Barber a été installé au pied de chacun de ces plants, à

l'intérieur de la barrière, pour éliminer les prédateurs émergeant potentiellement autour du plant ou ayant pu passer par-dessus la barrière. Les pièges ont été remplis à mi-hauteur avec de l'eau et quelques gouttes de détergent et le liquide a été renouvelé deux fois durant le printemps.

En parallèle, les populations de prédateurs épigés ont été suivies grâce à 30 pièges Barber installés à l'intérieur de la parcelle de brocolis (Figure 40). Nous avons effectué des piégeages chaque semaine, du 20/04/2015 au 10/06/2015, avec une durée d'échantillonnage de deux jours à chaque session. Le contenu des pièges Barber a d'abord été trié et compté au niveau taxonomique de l'ordre. Parmi les coléoptères, les staphylins et les carabes ont été dénombrés. Les carabes ont tous été déterminés à l'espèce en utilisant la clé de détermination de Roger *et al.* (2016).



Figure 41 : Vue d'ensemble de la parcelle expérimentale utilisée dans l'expérience 1 (les données collectées dans les tentes à émergence visibles sur cette photo ne sont pas utilisées dans ce chapitre).

Les populations de pucerons ont été suivies durant 8 semaines consécutives (du 22/04 au 10/06/2015) et les comptages ont été effectués sur les mêmes plants à chaque session. Pour différentes raisons (arrachage de plants pour évaluation des biomasses et temps limité disponible pour le comptage), le nombre de plants sur lesquels les pucerons ont été dénombrés à chaque session a varié mais il y en a toujours eu autant dans la modalité « -E » que dans la modalité « 0 » (Tableau 5).

Le nombre de pucerons vivants ainsi que le nombre de momies (*i.e.* pucerons morts parasités contenant le parasitoïde au stade nymphal) ont été comptés sur chaque plant en discriminant les différentes espèces (*Brevicoryne brassicae* et *Myzus persicae*). Durant cet essai, les colonies de *B. brassicae* ont été particulièrement importantes, nous avons donc eu recours à la méthode des gabarits présentée dans les méthodes expérimentales générales (Figure 28). Le nombre de larves de syrpe par plant a également été compté. Deux personnes ont réalisé les comptages chaque semaine. Chacun a dénombré les pucerons sur le même nombre

de plants à chaque session et chacun a compté autant de brocolis de chaque modalité à chaque session.

Tableau 5 : Nombre de plants sur lesquels le dénombrement des pucerons a été effectué à chaque session de comptage. Dans les graphiques, la date à laquelle la majorité des comptages ont été faits, pour chaque session, sera indiquée.

| Session de comptage | Dates de comptage            | Nombre de plants |
|---------------------|------------------------------|------------------|
| 1                   | 22 et 23/04/2015             | 240              |
| 2                   | 30/04/2015                   | 240              |
| 3                   | 06 et 07/05/2015             | 240              |
| 4                   | 13 et 14/05/2015             | 160              |
| 5                   | 18, 19, 20, 21 et 22/05/2015 | 240              |
| 6                   | 26, 28 et 29/05/2015         | 128              |
| 7                   | 03 et 04/06/2015             | 80               |
| 8                   | 08, 10 et 11/05/2015         | 80               |

### 2.1.2 Analyse des données

Les effets du temps, de l'exclusion des prédateurs épigés et de leur interaction ont été testés sur le nombre de pucerons vivants, sur le nombre de momies, sur le taux de parasitisme des pucerons et sur le nombre de larves de syrphes par plant. Chacune de ces données a été modélisée avec un modèle linéaire généralisé mixte avec une distribution poissonnienne (pour le nombre de pucerons vivants, de momies et de larves de syrphes) ou binomiale (taux de parasitisme) des résidus. Deux effets aléatoires ont été intégrés, un sur le compteur pour considérer des différences de sensibilité dans la détection du parasitisme et dans l'estimation des surfaces occupées par les colonies et un sur l'identifiant du chou pour considérer la répétition de mesures sur les mêmes individus au cours du temps. La significativité des effets fixes a été testée par des tests du  $\chi^2$  de Wald, type II (fonction 'Anova', package 'car', Fox & Weisberg 2011) et des tests post-hoc ont été réalisés par comparaison deux à deux des modalités « 0 » et « -E » à chaque date de comptage (fonction 'emmeans', package 'emmeans', Lenth 2017).

## 2.2 Expérience 2 : Efficacité relative des ennemis naturels épigés et aériens dans la régulation des pucerons

### 2.2.1 Site d'étude et suivi des populations d'arthropodes

Cette expérience a été mise en place sur la même parcelle que l'expérience 1, l'année précédente (printemps 2014). Cette parcelle a été plantée en brocolis le 1<sup>er</sup> avril 2014 et 40 microparcelles (3m x 3m) ont été délimitées, régulièrement réparties dans la longueur et la largeur de la parcelle (écartement minimal de 3 m entre microparcelles).

Nous avons dans cette expérience cinq traitements expérimentaux :

- Exclusion des ennemis naturels épigés (-E)
- Exclusion des ennemis naturels aériens (-A)
- Exclusion des ennemis naturels aériens et épigés (-A-E)
- Témoin positif sans exclusion (0)



- Témoin négatif avec exclusion précoce de tous types d'arthropodes, en particulier des pucerons colonisateurs (-P)

L'exclusion des prédateurs épigés (modalités « -E » et « -A-E ») a été réalisée grâce à l'utilisation de barrières partiellement enterrées (Greenborder, Nortene ®, 30 cm en dessous et 30 cm au-dessus de la surface du sol) entourant les microparcelles et grâce à la mise en place de 13 pièges Barber par microparcelle (voir méthodes expérimentales générales et Figure 42). Ces dispositifs ont été mis en place les 10 et 11 avril 2014.

L'exclusion des ennemis naturels aériens (modalités « -A » et « -A-E ») a été réalisée grâce à l'utilisation de filets insect-proof (Filclimat 37, Filpack ®, voir également méthodes générales et Figure 42) mis en place le 5 mai 2014, ce qui correspond à l'observation des premières colonies de pucerons (Figure S1 en données supplémentaires).

Enfin l'exclusion des pucerons a été réalisée grâce à la mise en place de filets insect-proof avant la colonisation des premiers individus ailés, le 11 avril 2014.



Figure 42 : Vue d'ensemble de la parcelle utilisée dans l'expérience 2 (même parcelle que sur la Figure 41 mais la prise de vue est réalisée depuis le sud et non depuis le nord de la parcelle). Au premier plan, une microparcelle de modalité « -E ». Au second plan, une microparcelle avec exclusion des ennemis naturels aériens (modalité « -A » ou « -A-E »).

A la récolte des brocolis, les filets ont été retirés et le nombre de pucerons vivants, de momies et de larves syrphes par plant ont été comptés sur au moins 40 plants par modalité (-P, n=40 ; -A-E, n=43 ; -A, n=43 ; -E, n=42 ; 0, n=46 ; soit au minimum 5 plants choisis aléatoirement par microparcelle). Six personnes ont participé au dénombrement des pucerons et la récolte a dû être étalée sur sept jours (du 1<sup>er</sup> au 7 juillet).

### 2.2.2 Analyse des données

Les analyses réalisées croisent les facteurs « exclusion des ennemis naturels aériens » et « exclusion des ennemis naturels épigés ». La modalité « -P » n'a donc pas été considérée dans les analyses statistiques mais sera représentée dans les graphiques.

Les effets de l'exclusion des ennemis naturels aériens, des ennemis naturels épigés et de leur interaction ont été testés sur le nombre de pucerons vivants, sur le nombre de momies, sur les taux de parasitisme des populations de pucerons et sur la proportion de plantes ayant au moins une larve de syrphe à la récolte. Dans chacune de ces analyses, l'identité du compteur a été considérée en facteur aléatoire, de sorte à prendre en compte les éventuelles différences inter-expérimentateur concernant l'estimation des surfaces occupées par les colonies ou la sensibilité à détecter le parasitisme.

Les données ont été modélisées avec des modèles linéaires généralisés mixtes avec des distributions appropriées à la donnée analysée : poissonienne (pour le nombre de pucerons et de momies) ou binomiale (pour le taux de parasitisme des pucerons et la proportion de plantes avec au moins une larve de syrphe). Dans chaque modèle, un effet aléatoire sur l'identifiant de la microparcelle a été intégré pour considérer une possible corrélation spatiale entre données collectées dans la même microparcelle. La significativité des effets fixes a été testée par des tests du  $\chi^2$  de Wald, type II (fonction 'Anova', package 'car', Fox & Weisberg 2011) et des tests post-hoc ont été réalisés par comparaison deux à deux des quatre modalités (fonction 'emmeans', package 'emmeans', Lenth 2017).

## 3 Résultats

### 3.1 Expérience 1 : Quantification du processus de régulation assuré par les prédateurs épigés

*Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae* ont été les deux espèces majoritaires, représentant respectivement 52.5 ( $\pm 0.1$ ) % et 46.2 ( $\pm 0.1$ ) % des 129102 pucerons dénombrés. Sur l'ensemble de la saison, le nombre de pucerons vivants par plant est supérieur en modalité « -E » par rapport au témoin (Tableau 6). L'effet du retrait des prédateurs épigés n'est globalement pas significatif en début de croissance des populations (sauf ponctuellement lors de la session du 30/04) et le devient lors des deux dernières sessions (Figure 43). Au pic de populations, le nombre de pucerons vivants par plant est réduit de 38.4% dans la modalité « 0 » comparé à la modalité « -E ».



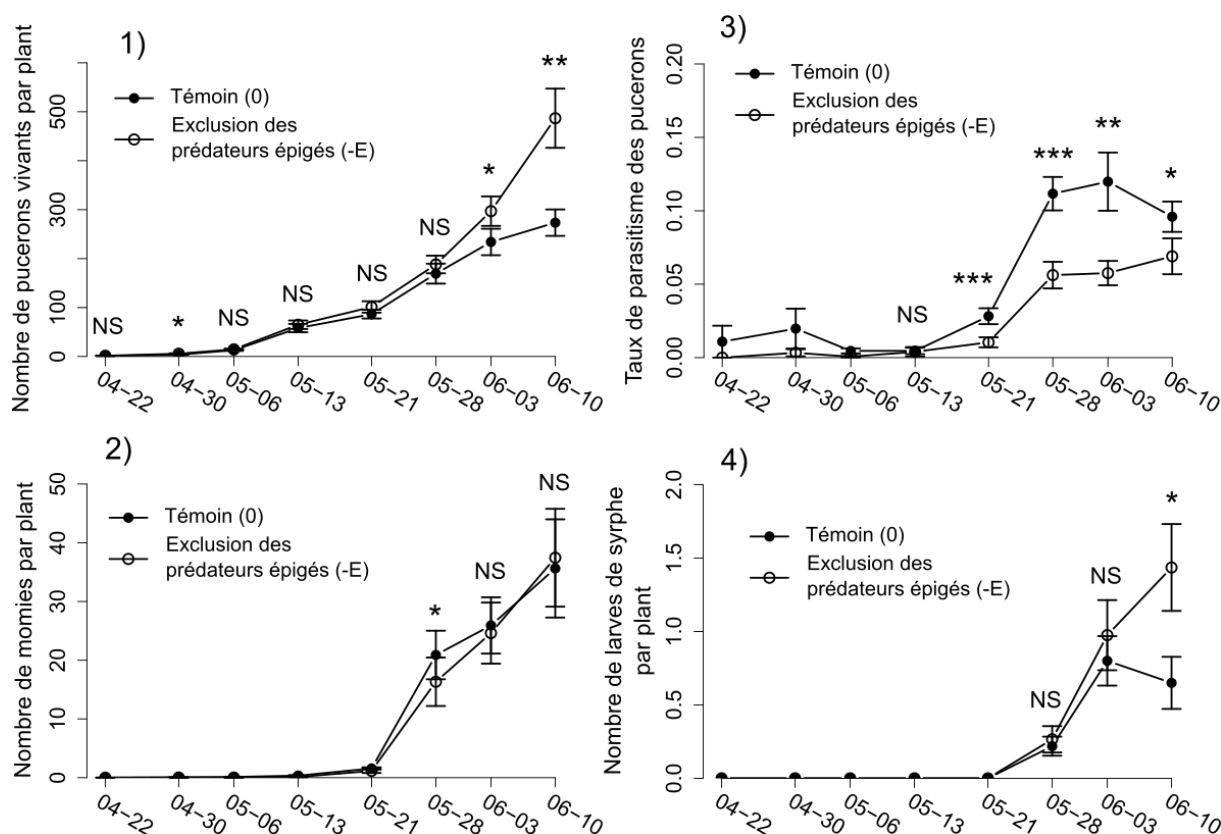


Figure 43 : Évolution temporelle du nombre de pucerons vivants par plants (moyenne  $\pm$  ES ; 1), du nombre de momies par plant (moyenne  $\pm$  ES ; 2), du taux de parasitisme des pucerons (moyenne  $\pm$  ES ; 3) et du nombre de larves de syrpe par plant (moyenne  $\pm$  ES ; 4) en modalité « 0 » (témoin, points noirs) et en modalité « -E » (exclusion des prédateurs, cercles vides). Pour chaque graphique, l'effet de l'exclusion des prédateurs épigés est indiqué par des astérisques représentant les p-valeurs des comparaisons deux-à-deux effectuées par 'emmeans' (Lenth 2017, aucun symbole pour les sessions non incluses dans l'analyse) : NS>0.05>\*>0.01>\*\*>0.001>\*\*\*.

L'exclusion des prédateurs épigés n'impacte le nombre de momies par plant que pour une seule date (le 28/05 ; Figure 43 ; Tableau 6). Le taux de parasitisme des pucerons est significativement plus important sur les choux témoin que sur ceux de la modalité « -E », sans interaction avec la date de comptage (Tableau 6). La différence est significative dès la session de comptage du 21/05 et le reste jusqu'à la fin de l'expérience (Figure 43). Enfin, le nombre de larves de syrpe n'est pas significativement corrélé à l'exclusion des prédateurs épigés (Tableau 6). Toutefois les comparaisons deux à deux montrent une différence significative lors du comptage du 10/06, avec plus de larves de syrpe en modalité « -E » qu'en témoin (Figure 43).

L'essentiel des arthropodes épigés collectés dans les pièges Barber étaient des carabes ; nous avons piégé de faibles quantités d'araignées et d'opilions (Figure 44). Sur l'ensemble de la saison de piégeage, *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius* ont été les deux espèces dominantes, représentant respectivement 30.3% ( $\pm$  1.2%) et 41.4% ( $\pm$  1.3%) du nombre total de carabes échantillonnés (N = 1465). Au moment où les courbes de population de pucerons divergent, *P. melanarius* est largement dominant et le reste jusqu'à la fin des suivis (Figure 44).

Tableau 6 : Table d'analyse de variance menée pour évaluer la significativité de la date de comptage, de l'exclusion des ennemis naturels épigés et de leur interaction sur le nombre de pucerons vivants, le nombre de momies, le taux de parasitisme des pucerons et le nombre de larves de syrphé par plant. Les p-valeurs significatives sont en gras.

| Donnée                               | Type d'exclusion                      | $\chi^2$ | df | P            |
|--------------------------------------|---------------------------------------|----------|----|--------------|
| Pucerons vivants                     | Session                               | 4906,30  | 7  | < 0,001      |
|                                      | Exclusion des ennemis naturels épigés | 4,36     | 1  | <b>0,037</b> |
|                                      | Interaction session - exclusion       | 8,82     | 7  | 0,266        |
| Momies                               | Session                               | 84,33    | 2  | < 0,001      |
|                                      | Exclusion des ennemis naturels épigés | 3,97     | 1  | <b>0,046</b> |
|                                      | Interaction session - exclusion       | 16,04    | 2  | < 0,001      |
| Taux de parasitisme                  | Session                               | 512,02   | 4  | < 0,001      |
|                                      | Exclusion des ennemis naturels épigés | 34,45    | 1  | < 0,001      |
|                                      | Interaction session - exclusion       | 7,33     | 4  | 0,119        |
| Nombre de larves de syrphé par plant | Session                               | 43,09    | 2  | < 0,001      |
|                                      | Exclusion des ennemis naturels épigés | 1,84     | 1  | 0,175        |
|                                      | Interaction session - exclusion       | 3,48     | 2  | 0,175        |

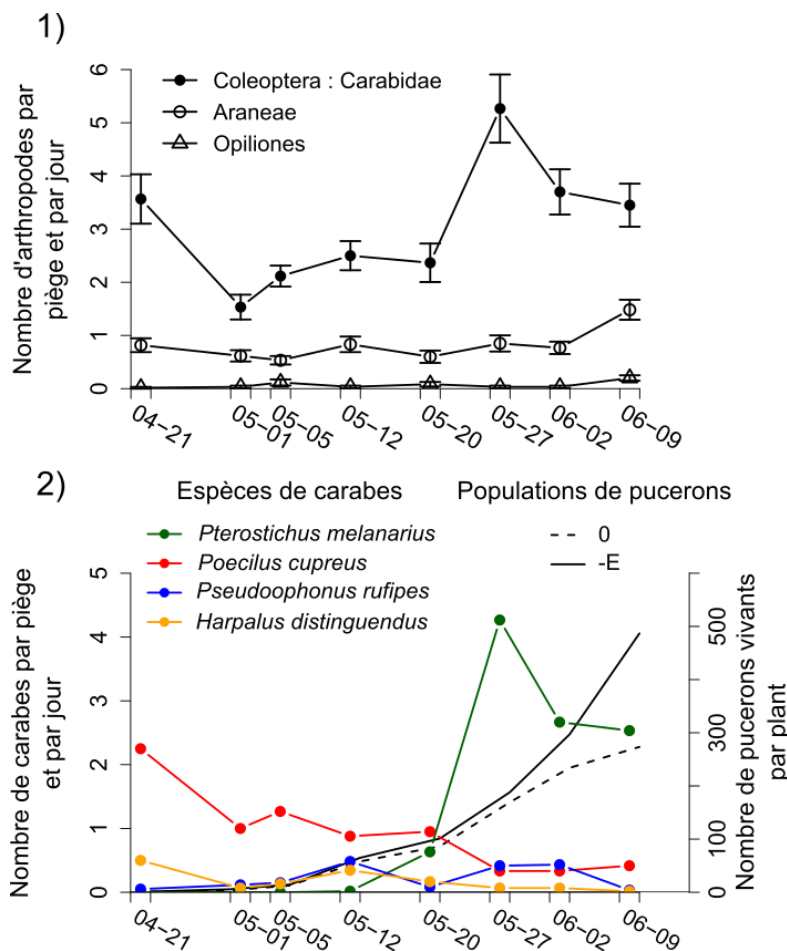


Figure 44 : Nombre (moyenne ± erreur standard) de carabes, d'araignées et d'opilions collectés par piège Barber et par jour (respectivement ronds pleins, cercles vides et triangles ; 1) et nombre (moyenne) de carabes parmi les quatre espèces les plus abondantes collectés par piège Barber et par jour par rapport aux dynamiques de populations de pucerons (2, lignes noires continues et pointillées). Le piégeage des arthropodes débute le jour précédant la date indiquée et termine le jour suivant.

### 3.2 Expérience 2 : Efficacité relative des ennemis naturels épigés et aériens dans la régulation des pucerons

La Figure S 2 ne montre aucune tendance forte préexistante à l'installation des filets de modalité « -A-E » et « -A » sur les variables relevées à la récolte.

A la récolte, le nombre de pucerons par plant est **réduit de 94.9%** dans les modalités sans exclusion des ennemis naturels aériens par rapport aux modalités où ceux-ci étaient exclus (Figure 45 ; Tableau 7). On a également en tendance plus de pucerons vivants dans les modalités où les ennemis naturels épigés ont été retirés que dans les deux autres mais cette tendance n'est pas significative. Enfin, bien que les filets de la modalité « -P » aient été installés alors qu'il n'y avait encore apparemment pas de pucerons, on en dénombre en moyenne 714.3 ± 75.2 par plant à la récolte dans cette modalité (Figure 45). On en dénombre notamment 7 fois plus que sur les brocolis de modalité « -E » et « 0 ».

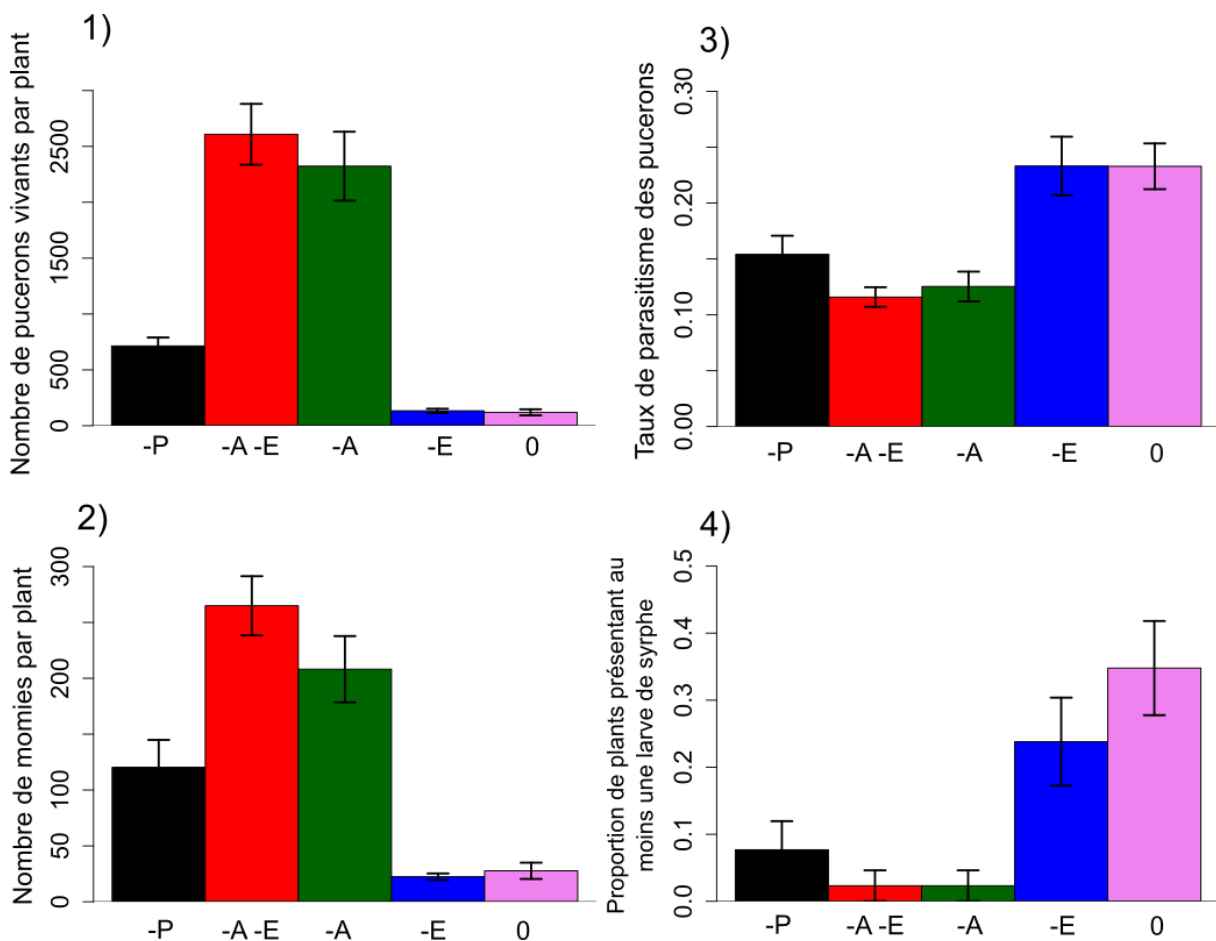


Figure 45 : Nombre de pucerons vivants par plant (moyenne ± ES, 1), nombre de momies par plant (moyenne ± ES, 2), taux de parasitisme des pucerons (moyenne ± ES, 3) et proportion de plants présentant au moins une larve de syrphé (prop ± ES, 4) à la récolte dans les différentes modalités expérimentales (« -A-E » : exclusion des ennemis naturels aériens et épigés, en rouge ; « -A » : exclusion des ennemis naturels aériens, en vert ; « -E » : exclusion des ennemis naturels épigés, en bleu ; « 0 » : témoin sans exclusion, en rose ; « -P » : exclusion des pucerons, en noir).

Il y a significativement plus de momies par plant dans les modalités avec exclusion des ennemis naturels aériens que sans exclusion (Tableau 6 ; Figure 45). Il y a également plus de

momies par plant dans les modalités avec exclusion des ennemis naturels épigés, et il n'y a pas d'interaction entre les deux types d'exclusion (Tableau 6).

Tableau 7 : Détails des tests du  $\chi^2$  de Wald (type II) menés pour évaluer la significativité de l'effet de l'exclusion des ennemis naturels épigés, de l'exclusion des ennemis naturels aériens, et de l'interaction entre les deux types d'exclusion sur le nombre de pucerons vivants, le nombre de momies, le taux de parasitisme des pucerons et la proportion de plantes présentant au moins une larve de syrpe à la récolte. Les p-valeurs significatives sont en gras.

| Donnée                                       | Type d'exclusion     | $\chi^2$ | df | P                 |
|--|----------------------|----------|----|-------------------|
| Pucerons vivants                             | Épigés               | 3,62     | 1  | 0,057             |
|  | Aériens              | 530,74   | 1  | <b>&lt; 0,001</b> |
|  | Interaction des deux | 0,06     | 1  | 0,800             |
| Momies                                       | Épigés               | 3,88     | 1  | <b>0,049</b>      |
|  | Aériens              | 266,55   | 1  | <b>&lt; 0,001</b> |
|  | Interaction des deux | 0,61     | 1  | 0,435             |
| Taux de parasitisme                          | Épigés               | 0,072    | 1  | 0,789             |
|  | Aériens              | 7,73     | 1  | <b>0,005</b>      |
|  | Interaction des deux | 0,11     | 1  | 0,735             |
| Proportion de plants avec une larve de syrpe | Épigés               | 1,13     | 1  | 0,287             |
|  | Aériens              | 14,25    | 1  | <b>&lt; 0,001</b> |
|  | Interaction des deux | 0,12     | 1  | 0,723             |

Inversement, les taux de parasitisme des pucerons sont significativement plus importants dans les modalités où les ennemis naturels aériens n'ont pas été exclus. En revanche, l'exclusion des prédateurs épigés n'a pas d'effet sur ces taux de parasitisme à la récolte.

La proportion de plants ayant au moins une larve de syrpe à la récolte est significativement moins importante dans les modalités où les ennemis naturels aériens ont été exclus (Tableau 7 ; Figure 45). En moyenne, 29.3% des plants présentent au moins une larve de syrpe dans les modalités sans exclusion des ennemis naturels aériens tandis que seulement 2.3% des plants ont au moins une larve de syrpe lorsque les ennemis naturels aériens étaient exclus. En revanche, l'exclusion des prédateurs épigés n'a aucun effet sur cette variable.

## 4 Discussion

Les résultats de l'expérience 1 montrent un effet de l'exclusion des prédateurs épigés sur le nombre de pucerons dans un contexte de forte infestation, et ce dans des proportions comparables à ce qui a été obtenu dans l'article précédent : de l'ordre de 40%. En revanche le pic de population est plus tardif dans cette expérience et la différence entre modalités apparaît également plus tard, le 10/06. A cette date, les populations des trois taxons de carabes identifiées en 2014 comme responsables probables de la prédation des pucerons ont diminué et *P. melanarius* est très largement dominant. La composition des communautés d'arthropodes épigés suggère donc un rôle potentiel de cette espèce dans la prédation des pucerons. On trouve dans la littérature des résultats très contrastés concernant les capacités de contrôle biologique de ce gros carabe. Plusieurs études suggèrent qu'il génère essentiellement de la prédation intragilde et limite le potentiel de régulation des plus petits carabes (Prasad & Snyder 2004,

2006), notamment sur de petites proies que *P. melanarius* ne peut pas saisir ou consommer efficacement (Finch 1996). De nombreuses études montrent que cette espèce est particulièrement efficace pour contrôler les populations de limaces, surtout les œufs et les juvéniles (McKemey *et al.* 2001; Oberholzer & Frank 2003). Enfin, plusieurs sources indiquent qu'il pourrait également être un prédateur important d'insectes ravageurs, notamment de pucerons (Chiverton 1987; Dixon & McKinlay 1992; Alvarez *et al.* 2013) ce que confirmeraient nos résultats. Dans le cas des pucerons des céréales ou du puceron du pois, on considère souvent que l'essentiel de la prédation a lieu sur les pucerons tombés au sol (Winder 1990), suite à un dérangement par d'autres prédateurs (Hoki *et al.* 2014) ou par les parasitoïdes. Dans notre système, le comportement de chute des pucerons est peu fréquent, il est donc probable que les prédateurs épigés montent sur les plantes pour consommer ces proies. *P. melanarius* pourrait en être capable, Dunning *et al.* (1975) montrant que ce gros carabe grimpe sur des plants de betterave à sucre pour accéder aux pucerons.

Contrairement à l'expérience de 2014, on observe en 2015 une différence de taux de parasitisme entre les deux modalités, témoin et défaunée, avant même l'apparition de différences entre les dynamiques de pucerons vivants. Ce résultat suggère un effet du dispositif expérimental utilisé, les barrières de 30 cm de haut pouvant limiter l'accès aux plantes. Nous avons vu en revanche qu'elles n'ont pas limité le contrôle assuré par les larves de syrphes.

La seconde expérience ne montre pas d'effet significatif de l'exclusion des prédateurs épigés à la récolte, ce qui s'explique par la chute des populations observée en fin de saison dans les deux modalités hors filet (cf. article 2). En revanche, on constate une explosion des populations de pucerons dans **les dispositifs d'exclusion des ennemis naturels aériens**, avec un nombre de pucerons vivants à la récolte 22 fois plus important que dans la modalité témoin. Cette différence pourrait s'expliquer par l'action des ennemis naturels aériens. Les larves de syrphes par exemple étaient très peu présentes sous filets. Par contre, ils n'ont pas totalement empêché l'action des parasitoïdes : nous avons observé plus de momies sous filets que hors filets, y compris pour ceux de modalité « -P » installés alors qu'aucun puceron n'avait encore été observé. Deux causes peuvent expliquer ce résultat : soit le maillage du filet n'était pas suffisamment fin pour empêcher l'entrée des parasitoïdes adultes, soit les pucerons présents au moment de la pose des filets étaient déjà parasités. Cette hypothèse est crédible puisqu'on sait que chez de nombreuses espèces, les individus ailés colonisant les parcelles peuvent migrer en étant parasités (Derocles *et al.* 2014). De plus, les filets ont possiblement généré un microclimat particulièrement favorable à la croissance des populations de pucerons, qui est fonction de la température (Lamb 1961; Barlow 1962; Soh Baleba 2015). Dans une étude réalisée sur pucerons des céréales, Schmidt *et al.* (2003) observent une multiplication des effectifs de seulement 1.7 fois dans un dispositif conçu pour limiter les différences microclimatiques (filets à large maille mais englués).

Enfin, le taux de parasitisme plus faible observé sous filet pourrait s'expliquer par une densité-dépendance négative du taux de parasitisme, par ailleurs bien connue chez *D. rapae* (Bernal *et al.* 1994; Fathipour *et al.* 2006; Tazerouni *et al.* 2012; Moayeri *et al.* 2013) ou par l'effet tout de même limitant des filets sur la colonisation de *D. rapae*.

Pour conclure, les résultats de ces deux expériences confirment l'effet des prédateurs épiques sur la régulation des populations de pucerons et un effet probablement très important des ennemis naturels aériens. Toutefois, le dispositif utilisé pour mesurer cet effet génère des conditions microclimatiques différentes des conditions témoins. Cela est problématique pour des ravageurs à générations continues comme les pucerons. Ce dispositif pourrait être amélioré, par exemple en utilisant des cages insect-proof de grand volume telles que décrites dans l'article 1 et des cages témoins semi-ouvertes ayant des conditions microclimatiques proches, mais laissant entrer les ennemis naturels aériens. L'utilisation de modèles de dynamique de populations (Ekbom et al. 1992 ; Plantegenest 1995) basés sur un niveau d'infestation initial et sur les conditions de température et d'humidité observées sous filet pourrait également être complémentaire des approches expérimentales.

## Données supplémentaires

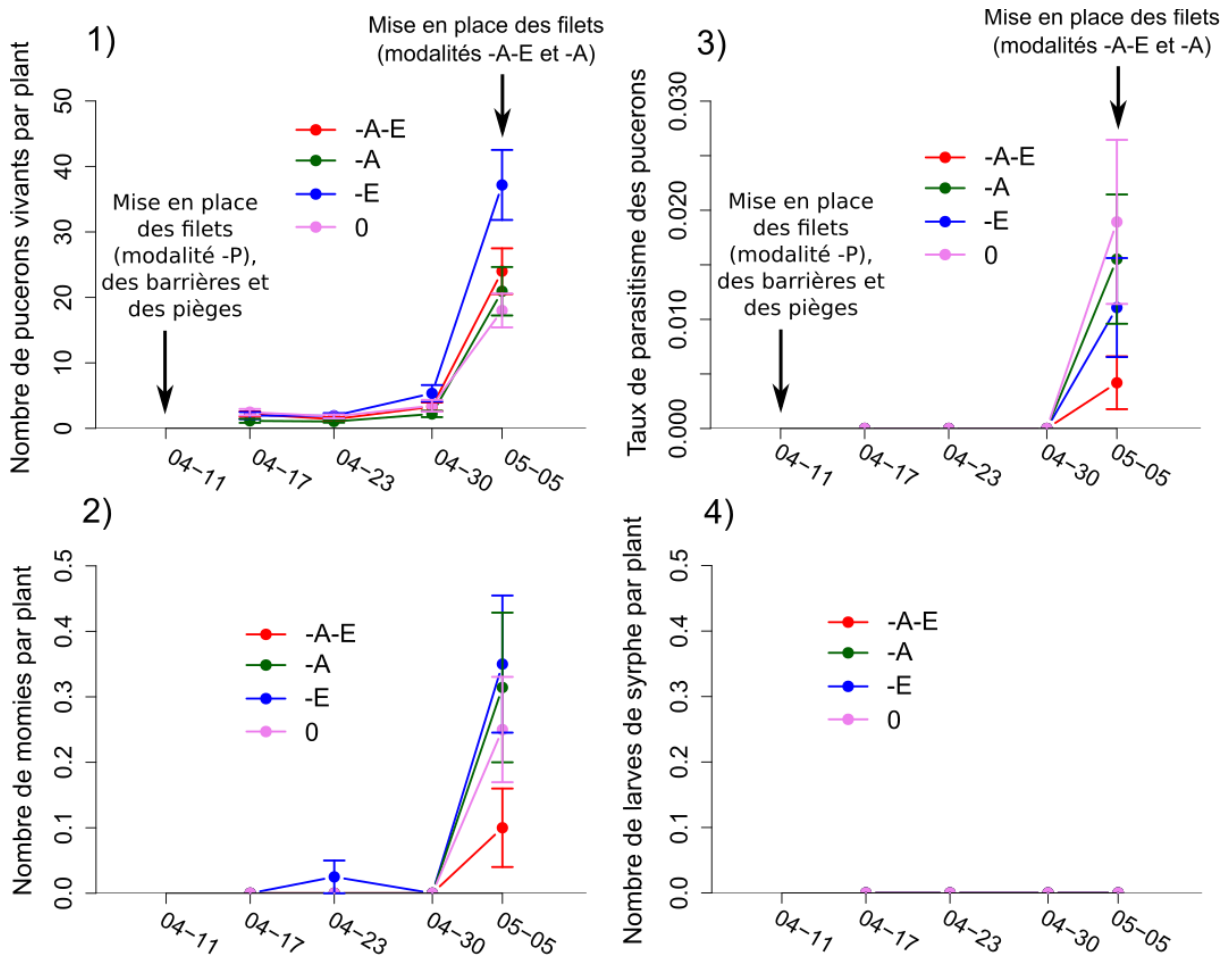


Figure S 2 : Nombre de pucerons vivants par plant (moyenne  $\pm$  ES, 1), nombre de momies par plant (moyenne  $\pm$  ES, 2), taux de parasitisme des pucerons (moyenne  $\pm$  ES, 3) et nombre de larves de syrphie par plant avant installation des filets de modalités « -A » et « -A-E » dans les différentes modalités expérimentales (« -A-E » : exclusion des ennemis naturels aériens et épigés, en rouge ; « -A » : exclusion des ennemis naturels aériens, en vert ; « -E » : exclusion des ennemis naturels épigés, en bleu ; « 0 » : témoin sans exclusion, en rose ; « -P » : exclusion des pucerons, en noir).

## Chapitre 2.3 : L'impact des prédateurs épigés sur la production agricole : processus et service de régulation en brassicacées légumières

### Synthèse de l'article 3

Nous avons vu en introduction générale que si les études sur les ennemis naturels des ravageurs sont abondantes, plusieurs revues et méta-analyses sur le sujet précisent que l'effet de ces ennemis naturels sur les ravageurs est trop rarement étudié (Bianchi *et al.* 2006; Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Macfadyen *et al.* 2015). Le service de régulation (*sensu* Boyd & Banzhaf 2007), c'est-à-dire l'effet de cette régulation sur la production des cultures, a encore plus rarement été quantifié. L'article précédent montre que le processus de régulation assuré par les prédateurs épigés sur la mouche du chou peut réduire d'environ un tiers le nombre de ravageurs nuisibles. L'objectif de la présente étude est de **quantifier le service de régulation résultant de la diminution de la densité de ravageurs assurée par les prédateurs épigés** dans une situation de forte infestation par la mouche du chou. Nous utilisons ici la méthode combinant barrières semi-enterrées et pièges Barber, validée dans l'article précédent, pour quantifier l'effet des prédateurs épigés.

Les prédateurs épigés permettent une réduction de 30% du nombre de larves développées par plant. Dans ces conditions de forte infestation, cette réduction conduit à une **diminution significative du taux de mortalité des plants** qui passe de 31% quand les prédateurs sont retirés à seulement 11% quand les prédateurs sont présents en abondance naturelle. Nous montrons donc ici un réel service de régulation, puisque le nombre de plantes produisant un brocoli à la récolte passe de 61% en l'absence d'ennemis naturels épigés à 87% en présence de ces ennemis naturels. Nous présentons en données supplémentaires une évaluation de la valeur économique de ce service de régulation qui se chiffre à environ 400 €/ha dans les conditions de cet essai.

Enfin l'évolution de la mortalité des plants indique que ce sont essentiellement les larves issues des premiers œufs pondus qui sont responsables de cette mortalité. Ce résultat suggère donc une importance primordiale des prédateurs précoces pour limiter la mortalité des plants. Cette importance des prédateurs précoces reste à confirmer, mais suggère déjà que **l'intensification du service de régulation pourrait passer par des pratiques favorisant ces ennemis naturels**. Ces organismes étant présents sur les parcelles particulièrement tôt au printemps, on peut supposer qu'ils sont potentiellement sensibles aux pratiques agricoles réalisées sur la parcelle en sortie d'hiver, en particulier au travail du sol. Ces questionnements feront l'objet de la prochaine partie.



### Article 3 : Impact of natural enemies on crop production: evaluating pest regulation process and service in brassicaceous crops.

Xavier Mesmin <sup>a</sup>, Marie Vincent <sup>a</sup>, Vincent Faloya <sup>a</sup>, Anne-Marie Cortesero <sup>a,\*</sup>, Anne Le Ralec <sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> INRA, Agrocampus Ouest, Univ Rennes, IGEPP (Institut de Génétique, Environnement et de Protection des Plantes) - UMR-A 1349, F-35000 Rennes, France

\* equal contribution authors.

#### Abstract

Pest natural regulation is a process that may help limit the damage due to pest populations in low input farming systems. However, although numerous studies have assessed the effects of landscape and of farming practices on pest natural enemies, few have tested the assumption that such naturally occurring predators or parasitoids can significantly lower damage to crops. In this study, we aimed at evaluating the direct effect of ground dwelling predators and of parasitoids on the populations of a major belowground pest of brassicaceous crops, *Delia radicum*, and their indirect effect on plant development, plant growth, direct feeding injuries and final yield. We thus performed a manipulative experiment in which naturally occurring pest populations were compared between an unmanipulated control and a treatment where ground dwelling predators were removed thanks to a combination of pitfall traps and partially buried barriers. We showed that ground dwelling predators (essentially staphylinid and carabid beetles here) can control the populations of this pest, leading to a 32% decrease in the amount of pest developed per plant. Furthermore, plant mortality decreased from as much as 30% when these predators were removed to only 11% when they occurred in natural densities. The temporal evolution of plant mortality indicated that the effect of ground dwelling predators on damage was mostly due to the predation of eggs laid at the beginning of pest colonization. The development, growth and mean head mass produced by surviving plants were not impacted by ground dwelling predator removal. Our results suggests that future strategies improving pest control in this spring crop could therefore combine conservation biological control practices enhancing early active ground dwelling predators and early crop establishment complementing the service provided by natural enemies and preventing young plant mortality.

#### Keywords

Natural regulation; Injury; Damage; Ground dwelling predators; Pest harmfulness; Cabbage root fly

## 1 Introduction

Pest natural regulation is a process of prime significance that benefits food production by lowering crop losses to pests (Costanza *et al.* 1997; Losey & Vaughan 2006) and enhancing this process is thought to be a promising lever in the conception of low chemical input farming systems (Eilenberg *et al.* 2001; IOBC/WPRS 2004). In this perspective, many studies have investigated the effects of farming practices and of landscape composition and configuration on pest natural enemies (*e.g.* Holland & Luff 2000; Kendall 2003; Rusch *et al.* 2010; Letourneau *et al.* 2011; Médiène *et al.* 2011 for reviews on the effects of farming practices and Bianchi *et al.* 2006; Rusch *et al.* 2010; Chaplin-Kramer *et al.* 2011 for reviews on the effects of landscape complexity). Most of these studies have reported the abundance and diversity of natural enemy communities, considered as proxies for natural regulation service (Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Macfadyen *et al.* 2015). However, the general expectation that a more abundant and diverse natural enemy community should lead to a stronger regulation service (*sensu* Boyd & Banzhaf 2007: should benefit crop yield) is not fully demonstrated on a number of plant/pest systems. Indeed, if Symondson *et al.* (2002) and Letourneau *et al.* (2009) respectively showed that the abundance and the diversity of pest natural enemies are generally positively correlated with the number of herbivores suppressed, a weak proportion of the articles reviewed investigated the effects of pest natural enemies on damage to the crops, *i.e.* on loss in quantity and / or quality of yield due to pests (Zadoks 1985; Pedigo *et al.* 1986). For example, reviewing the reference list in Symondson *et al.* (2002), we found only five articles performed on field crops with natural pest infestation evaluating the effect of naturally occurring predators on damage (Helenius 1990; Stam & Elmosa 1990; Holland *et al.* 1996; Snyder & Wise 1999, 2001). To the best of our knowledge, only nine studies have assessed this service since then (Vichitbandha & Wise 2002; Östman *et al.* 2003; Douglas *et al.* 2015; Liere *et al.* 2015; Maine & Boyles 2015; Suenaga & Hamamura 2015; Birkhofer *et al.* 2016; Tschumi *et al.* 2016; Sutter *et al.* 2018), thus making a total of 14 studies. Globally the results are encouraging because ten out of these 14 studies (*i.e.* 71%) showed a significant effect of predators on crop production.

Testing such assumption implies working under conditions where the pest inflicts measurable damage to the crop, which is typically the case when the pest causes plant mortality or directly attacks the harvested part of the plant (Hunter 2001). Different methods can be used to quantify pest natural regulation (Meyer *et al.* 2015; Birkhofer *et al.* 2017) but the exclusion of natural enemies (Luck *et al.* 1988) is probably the only one allowing to assess both the number of pests removed (*i.e.* the process) and the subsequent effect on crop production (*i.e.* the service). This method is therefore particularly appropriate to test whether natural enemies can significantly lower crop losses to pests (Symondson *et al.* 2002).

*Delia radicum* (L.) (Diptera: Anthomyiidae), the cabbage root fly, is the most harmful pest of *Brassica* vegetables in northwestern Europe and can inflict 40-60% plant mortality in unprotected fields (Estorgues 2005). Plant mortality is believed to be the main cause of damage due to this pest (El Titi 1979; Bligaard 1999) and a systematic preventative Spinosad treatment (Success<sup>TM</sup> 4) is currently performed in France on all leaf and flower *Brassica* vegetables before planting to prevent this mortality. *Delia radicum* eggs are laid on the ground, near plant stems,

and the pest is harmful during the three larval stages, that last for approximately 250 degree-days (Collier & Finch 1985; base temperature = 6°C). During this period, the larvae feed on plant roots, possibly impairing the ability of the plants to meet their water and nutrient requirements (McDonald & Sears 1992) and therefore leading to drought symptoms (Gange & Brown 1989) where plants wilt, yellow and finally die. At the end of larval development, pupation occurs below ground, near plant roots (Hughes 1960). The cabbage root fly usually suffers high mortality rates (80-90%) between egg and pupa, most of which occurs during the egg stage (Mesmin *et al.* in press; Hughes & Salter 1959; Finch & Skinner 1988). Part of this mortality is due to predation by ground dwelling arthropods among which the most significant may be carabid beetles (Coaker & Williams 1963; Finch 1996) and staphylinid beetles, especially in the genus *Aleochara* (Andersen *et al.* 1983; Hartfield & Finch 2003). *Delia radicum* larvae and pupae can be parasitized by respectively *Trybliographa rapae* (Westwood) (Hymenoptera: Figitidae) and two species of the genus *Aleochara* (*A. bilineata* (Gyllenhal) and *A. bipustulata* (L.)) (Coleoptera: Staphylinidae).

The aim of the present study was to test whether ground dwelling predators can control *D. radicum* populations and decrease the damage due to this pest in a high infestation context. For that purpose, we worked in naturally infested broccoli field plots (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck; Brassicales: Brassicaceae) and we monitored natural populations of the cabbage root fly and crop production in situations where ground dwelling predators were removed using a previously validated method (Mesmin *et al.* in prep) and compared them to unmanipulated controls.

## 2 Materials and methods

### 2.1 Site studied and experimental design

The experiment was carried out in north-western France, from April to July 2016, in a 200m<sup>2</sup> field of the experimental station “Terre d’Essais” in Pleumeur-Gautier (48°48’N, 3°09’W), under organic farming. Broccoli plants were grown in greenhouses and transplanted at the stage of 4-5 true leaves on April 7<sup>th</sup>.

We quantified the natural regulation service provided by ground dwelling predators by comparing an exclusion treatment where they were actively removed to a control. The exclusion setup consisted in a square subplot of 9 m<sup>2</sup> (containing 20 broccolis) delimited by partially buried vertical barriers (Greenborder, Nortene ®, 40 cm below and 20 cm above ground) inside which we placed 13 pitfall traps (10 cm in diameter). The traps were half-filled with water added with a few drops of odorless detergent; they were renewed weekly. The efficiency of this exclusion setup was tested in a previous experiment (Mesmin *et al.* in prep) and proved to significantly reduce the activity-density of ground dwelling predators, thus lowering predation pressure on pests. Control subplots were of the same size and were simply delimited with 40 cm stakes. Eight subplots were delimited in the field, positioned at least 1.5 m apart from each other and the exclusion treatment was allocated to half of the subplots in a randomized design. Traps and barriers were set up at planting.

## 2.2 Data collection

### 2.2.1 Cabbage root fly

Felt traps, strapped at the base of plant stems (Freuler & Fischer 1983), were used to monitor *Delia* spp. egg laying. Four felt traps were set up per subplot at planting and monitored weekly until harvest. Eggs laid on the traps were counted, removed and the trap was then replaced around the same plant. Plants with felt traps were not used for any other measurement.

When the first broccolis were ready for harvest (head tight, buds close to opening, physiological stage 51, Feller *et al.* 1995), soil samples were taken around plant roots using a motorized auger (12cm in diameter centered on the root and 13cm deep). The number of pupae per plant was counted after washing the samples through a 1mm \* 1mm mesh sieve. Sixteen samples were taken per subplot on July 4<sup>th</sup>, making a total of 64 samples for both the treatment and the control. The fly species that produced the puparium was identified thanks to the external morphology of the pupa (Savage *et al.* 2016). This identification indicated that almost all pupae collected (95.1% ± 0.3%) belonged to *D. radicum*. We will thus use this species' name to talk about all fly populations monitored in this study.

### 2.2.2 Ground dwelling predators and parasitoids

The 13 pitfall traps from every exclusion subplot were collected weekly throughout the experiment (12 sessions, from April 7<sup>th</sup> to June 29<sup>th</sup>) and pooled per subplot. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae), staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae), spiders (Araneae) and harvestmen (Opiliones) were counted. Carabids were identified to species using Roger *et al.* (2016) determination key, unless for *Amara* spp. that were only determined to genus because all species of this genus are considered phytophagous (Purtauf *et al.* 2005; Roger *et al.* 2016) and were therefore unlikely to contribute to pest natural regulation.

In order to evaluate the natural regulation performed by *D. radicum* parasitoids, we identified the species developing inside all the pupae collected (*D. radicum*, *T. rapae*, *Aleochara* spp. or undetermined) thanks to visual examination of moistened pupae under a binocular microscope (Lamy *et al.* 2016) and to pupal dissection when necessary.

### 2.2.3 Plant development, growth, and final production

We monitored plant development and growth weekly. Development was assessed recording the number of leaves and the presence / absence of a visible inflorescence that are the two main development stages of broccolis (Feller *et al.* 1995). Growth was assessed with the product of the largest leaf length and width (thereafter called “relative largest leaf area”; Bligaard 1999), known to be highly correlated with leaf area in *Brassica* crops (Olfati *et al.* 2010; Cargnelutti Filho *et al.* 2015; Tartaglia *et al.* 2016) and the height above ground of the apical meristem (thereafter called “plant height”), often used to obtain complementary information on plant vertical growth (Kloen & Altieri 1990; Brandelero *et al.* 2016). The number of plants killed by feeding of *D. radicum* larvae (symptoms were clear enough not to make confusion with other death causes) was also recorded.

After washing the soil samples (including plant roots), we graded tap roots according to the level of injuries undergone using the scale defined by Dossdall *et al.* (1994): 0 = no injury;

1 = slight feeding, < 10% of tap root surface injured; 2; 3; 4 and 5 respectively 10-25%; 26-50%; 51-75%; 76-100% of root surface injured.

Finally, damage was assessed thanks to i/ the proportion of harvestable plants and ii/ the head mass produced per surviving broccoli recorded with a spring scale (precision:  $\pm 5$ g).

### 2.3 Data analysis

The effect of exclusion treatment was tested on the cumulative number of eggs laid per plant on felt traps and on the number of pupae found around plant roots at harvest. For this last data, plant mortality was introduced as an additional fixed effect because we expected that dead plants suffered a higher pest pressure than surviving ones. Finally, an average pest mortality rate was computed in the exclusion treatment and in the control as follows:

$Mortality_i = 1 - \frac{Pupae_i}{Eggs}$ ; where “i” relates either to the exclusion treatment or to the control; “Mortality” is the mortality rate; “Pupae” is the mean number of pupae per plant and “Eggs” is the mean cumulative number of eggs laid per plant.

Concerning ground dwelling arthropods, the taxa likely preying on *D. radicum* eggs were identified graphically, by superimposing the egg laying dynamic with the per trap and per day activity-density of arthropods. Carabid beetle species were previously characterized by their usual diet, in order to remove from the dataset the activity-density of phytophagous species. Feeding regime was assigned following Purtauf *et al.* (2005), Bettacchioli *et al.* (2012) and Rusch *et al.* (2015) in the order of priority (Table S 6 in Supplementary materials).

The effect of exclusion treatment on the proportion of pupae parasitized by *T. rapae*, by *Aleochara* spp. or unparasitized was tested (undetermined individuals were discarded).

The effects of exclusion treatment, time (always considered as a factor) and their interaction on the proportion of plants killed by *D. radicum* larvae (per subplot) were tested, discarding the dates when no plant mortality was recorded. Then the effects of exclusion treatment, time and their interaction on the number of leaves, the proportion of plants with an inflorescence (per subplot), the relative largest leaf area and the apical meristem height above ground were tested.

Finally, the effect of exclusion treatment on direct injuries to plant roots (qualitative ordinal variable), on the proportion of harvestable plants (*i.e.* plant alive, and head mass > 0) and on the broccoli mass produced per harvestable plant was assessed.

All statistical analyses were performed using R software (R core team 2017). Data were analyzed with generalized linear mixed models, using a distribution appropriate to the type of the response. Considered distributions were: negative binomial (response variables: cumulative number of eggs; number of pupae), poisson (response variable: number of leaves), binomial (response variables: pupal parasitism rates; proportion of plants killed by *D. radicum*; proportion of harvestable plants; proportion of plants with an inflorescence) and Gaussian (response variable: square root-transformed head mass of harvestable plants; square root-transformed plant height; log-transformed relative largest leaf area). A random effect was set on the identifier of the subplot except for the number of leaves, the relative largest leaf area and

the apical meristem height above ground for which the random factor was set on the identifier of the plant to account for the dependence of data recorded on the same individual through time (Faraway 2006). When necessary, an additional random factor was set on the statistic individual to account for data overdispersal in binomial and poisson distributions (Hervé 2016). The qualitative ordinal variable of root injuries was modelled with a cumulative link model (function ‘clmm’ from the ‘ordinal’ package; Christensen 2015). For every model, the significance of the fixed effects was assessed using type II Wald chi-square tests or likelihood ratio chi-square tests for the cumulative link model (function ‘Anova’ from the ‘car’ package; Fox & Weisberg 2011 and package ‘RVAideMemoire’; Hervé 2017). For repeated measures, pairwise comparisons of the estimated marginal means of the treatment and of the control, conditioned on time, were performed using Tukey method (function ‘emmeans’ from the ‘emmeans’ package; Lenth 2017).

### 3 Results

#### 3.1 *Delia radicum* eggs and pupae

*Delia radicum* egg laying began on April 14<sup>th</sup> and did not stop until the end of the records on June 29<sup>th</sup>. The cumulative number of eggs laid per plant during this experiment did not differ between the treatment ( $97.1 \pm 11.8$ ) and the control ( $109.1 \pm 10.1$ ):  $\chi^2 = 0.46$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.495$  (Figure 46).

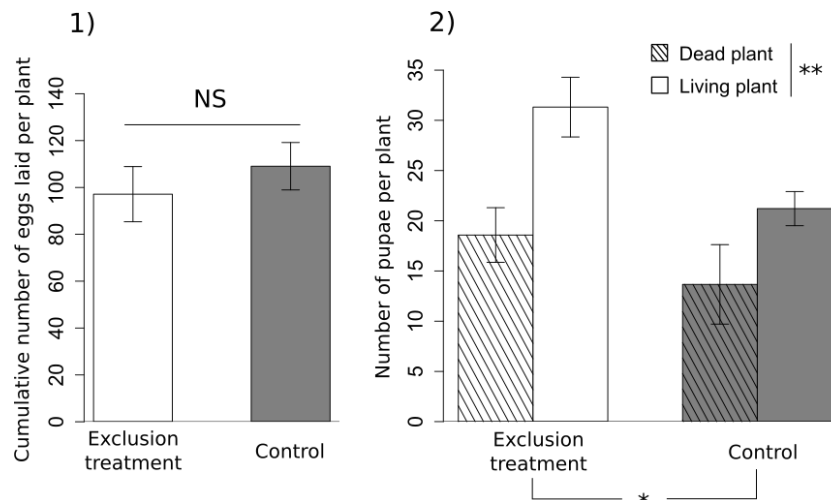


Figure 46: Cumulative number of eggs laid per plant ( $\pm$  SE; 1) and mean number of pupae collected per dead (hatched bars) or living (open bars) plant at harvest ( $\pm$  SE; 2) in the exclusion treatment (white bars) and in the control (grey bars). Asterisks indicate significant differences between the treatment and the control or between dead and living plants as follows:  $0 < *** < 0.001 < ** < 0.010 < * < 0.050 < NS$ .

The number of pupae per plant at harvest was significantly higher in the treatment than in the control ( $\chi^2 = 6.30$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.012$ ; Figure 46) and significantly higher on living plants than on dead ones ( $\chi^2 = 8.30$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.004$ ) with no interaction between the two factors ( $\chi^2 = 0.13$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.714$ ). The number of pupae found around living control plants represented on average 67.7% of that around living plants in the exclusion treatment, meaning that the number of pupae was reduced by 32.3% when ground dwelling predators were not excluded.

On average, pest mortality rate was of 69.6% in the exclusion treatment and of 79.4% in the control. Pest mortality rate due to ground dwelling predators can therefore be estimated at 9.8%.

### 3.2 Ground dwelling predators and parasitoids

Overall, we collected 875 staphylinid beetles and we trapped and identified 970 carabid beetles, belonging to 26 identifiable taxa among which only one is considered essentially phytophagous: *Amara* spp. (Table S 7, in Supplementary materials). During the whole experiment, non-phytophagous carabids and staphylinids represented respectively 47.6% ( $\pm 1.7\%$ ) and 46.1% ( $\pm 1.7\%$ ) of the ground dwelling predator fauna (Figure 47) whereas spiders and harvestmen were of minor significance, representing respectively 5.2% ( $\pm 2.2\%$ ) and 1.0% ( $\pm 2.3\%$ ) of this predatory fauna.

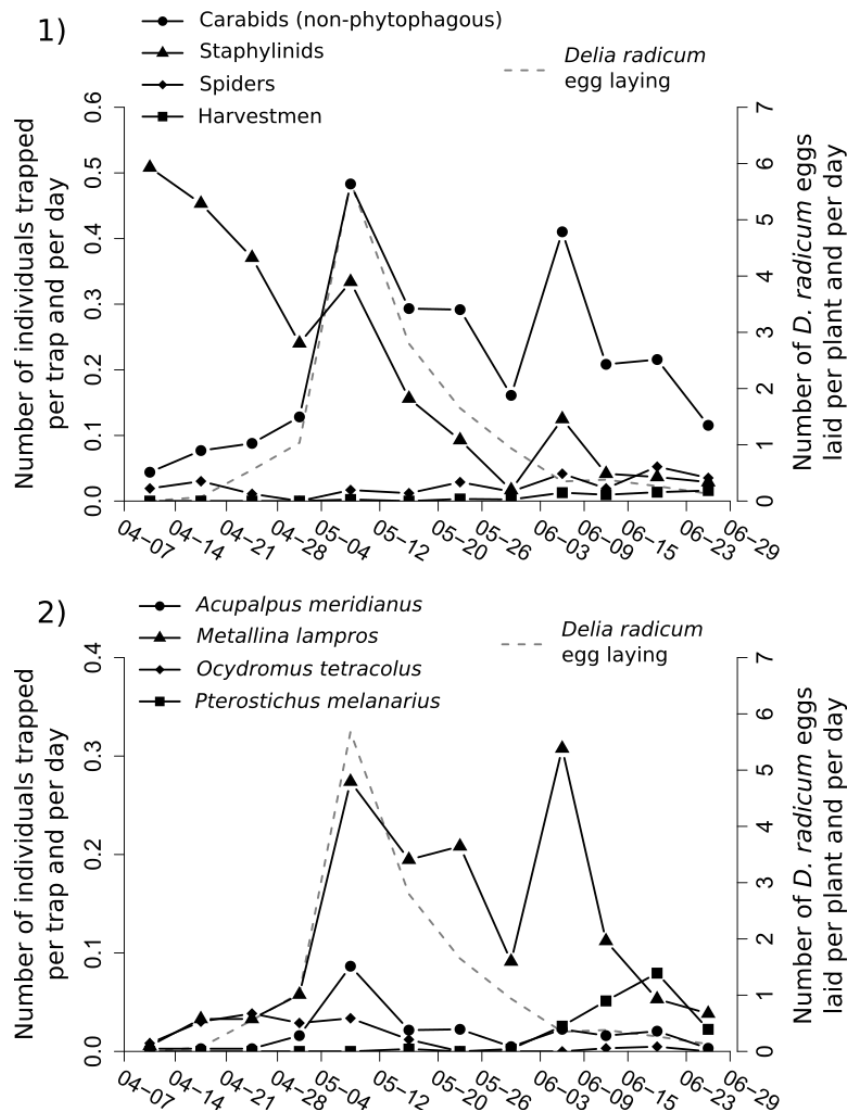


Figure 47: Mean number of ground dwelling predators collected per trap and per day (1); and mean number of dominant (non-phytophagous) carabid species collected per trap and per day (2) throughout the experiment. Dominant species were defined as those which cumulative number trapped represented at least 5% of the overall number of carabids trapped in the experiment. The superimposed grey dashed line represents *D. radicum* egg laying dynamic.

Staphylinid beetles were dominant during the four first weeks of *D. radicum* egg laying and became less and less abundant with time. Among non-phytophagous carabids, *Metallina lampros* was clearly dominant, representing 55.8% ( $\pm 2.2\%$ ) of the carabid community (Figure 47 ; Table S 7 in Supplementary materials). *Acupalpus meridianus*, *Pterostichus melanarius* and *Ocydromus tetracolus* were the three other abundant carabid species, each representing more than 5% of the total amount of carabids trapped (respectively  $9.1\% \pm 3.2\%$ ,  $7.0\% \pm 3.2\%$  and  $6.5\% \pm 3.2\%$ ).

Among all identifiable *D. radicum* pupae collected, 43.4% ( $\pm 1.5\%$ ) and 45.6% ( $\pm 1.6\%$ ) were parasitized by either *T. rapae* or *Aleochara* spp. in the treatment and in the control, respectively (Table 3). The proportion of pupae parasitized by *T. rapae* or *Aleochara* spp. did not differ significantly between the treatment and the control:  $\chi^2 = 1.02$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.313$  and  $\chi^2 = 1.17$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.279$  respectively.

Table 3: Proportion of each insect species developing inside *D. radicum* pupae. No significant difference was found between the two modalities for any species (see text).

|                                    | Exclusion<br>treatment | Control          |
|------------------------------------|------------------------|------------------|
| Total number of identifiable pupae | 1132                   | 1024             |
| <i>Delia radicum</i>               | 56,6% $\pm$ 1,5%       | 54,4% $\pm$ 1,6% |
| <i>Trybliographa rapae</i>         | 20,2% $\pm$ 1,2%       | 17,4% $\pm$ 1,2% |
| <i>Aleochara</i> spp.              | 23,1% $\pm$ 1,3%       | 28,2% $\pm$ 1,4% |

### 3.3 Plant development, plant growth, direct injuries and damage

The proportion of dead plants rose between May 26<sup>th</sup> and June 9<sup>th</sup> and then remained rather stable until the end of the experiment (Figure 48). This proportion was globally higher in the treatment than in the control:  $\chi^2 = 5.46$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.016$  and the difference was significant from June 9<sup>th</sup> to the end of the experiment (Figure 48).

Among the plants that remained alive until harvest, neither development nor growth traits were significantly impacted by exclusion treatment over the whole growing season (Table 4). Globally, the number of leaves, plant height and the relative largest leaf area were highly correlated, with Pearson coefficients exceeding 0.80 (Table S 8 in Supplementary materials). For every variable recorded except the number of leaves, still, there was a significant interaction between treatment and time (Table 4). Generally, there was a trend toward a better development and growth in the exclusion treatment than in the control until the end of May with punctually significant effects of treatment on plant traits (Figure 49). Conversely, at the end of the experiment, the number of leaves was significantly higher in the control than in the treatment (Figure 49).



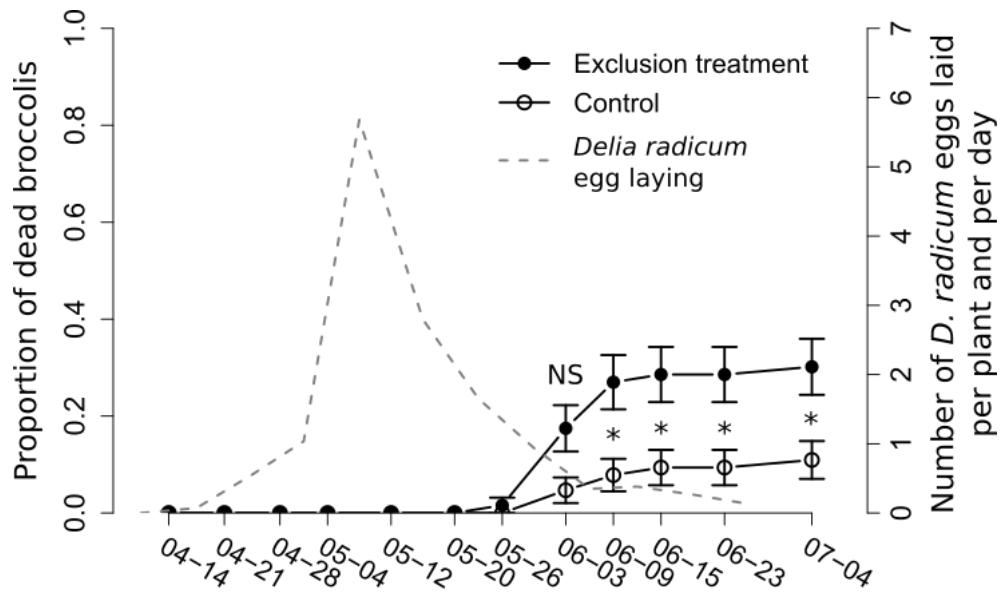


Figure 48: Plant mortality (prop ± SE, solid lines) due to *D. radicum* in exclusion (full circles) and control (open circles) subplots and number of *D. radicum* eggs laid per plant (mean over all plants monitored, dashed line). An asterisk indicates a significant difference between modalities:  $P < 0.05$ .

Table 4: Values and significance of Type II Wald chisquare tests ( $\alpha = 5\%$ ) performed on fixed effects of the generalized linear mixed models used for the analysis of plant development and growth traits.

|  | Treatment effect |    |      | Interaction treatment – time |    |                  |
|--|------------------|----|------|------------------------------|----|------------------|
|  | $\chi^2$         | df | P    | $\chi^2$                     | df | P                |
| Number of leaves per plant                 | 2,65             | 1  | 0,10 | 7,53                         | 10 | 0,67             |
| Proportion of plants with an inflorescence | 0,00             | 1  | 0,96 | 8,13                         | 3  | <b>0,04</b>      |
| Relative largest leaf area                 | 1,44             | 1  | 0,23 | 27,30                        | 7  | <b>&lt; 0,01</b> |
| Plant height above ground                  | 3,30             | 1  | 0,07 | 37,96                        | 10 | <b>&lt; 0,01</b> |

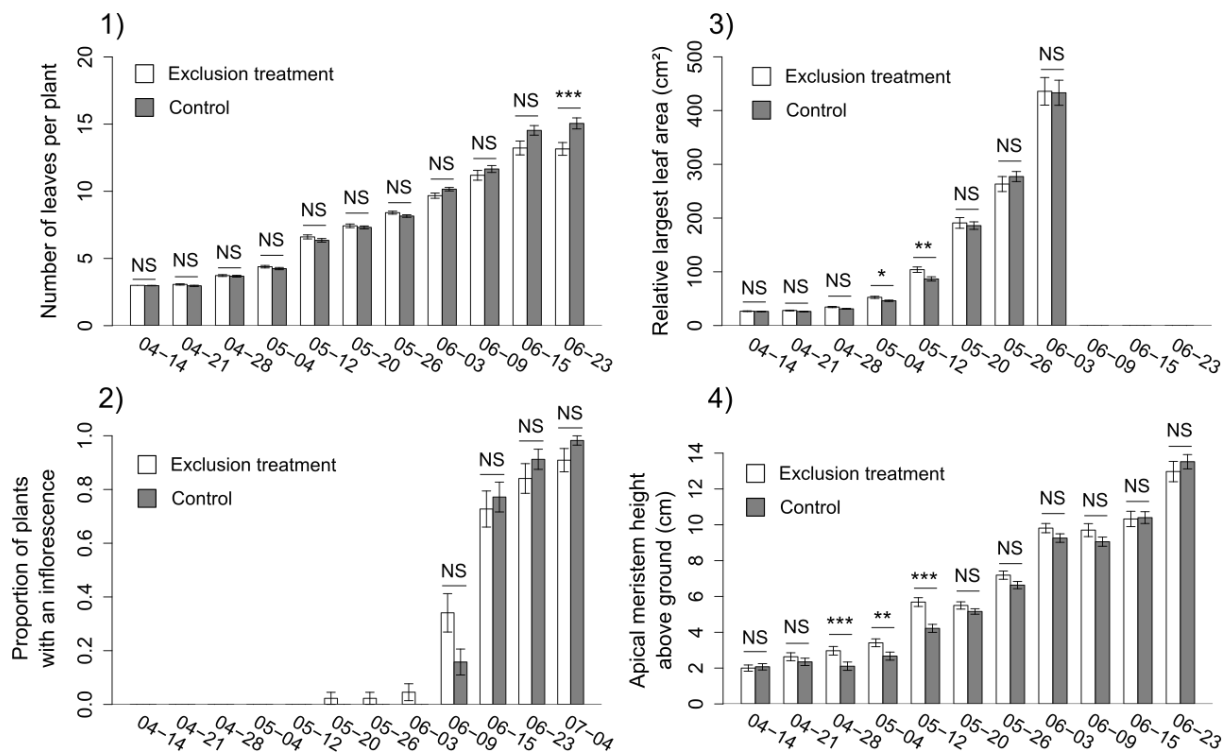


Figure 49: Development (1 and 2) and growth (3, and 4) traits recorded on broccolis in the exclusion treatment (white bars) and in the control (grey bars): number of leaves per plant (1; mean  $\pm$  SE), proportion of plants with a visible inflorescence (2; prop  $\pm$  SE), relative largest leaf area (3; mean  $\pm$  SE) and apical meristem height above ground (5; mean  $\pm$  SE). Only plants surviving until harvest are displayed here. Asterisks indicate significant differences between the control and the treatment as follows: 0 < \*\*\* < 0.001 < \*\* < 0.010 < \* < 0.050 < NS.

Root feeding injuries were more severe in the exclusion treatment than in the control:  $LR-\chi^2 = 6.05$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.014$  (Figure 50). All plants that were killed by *D. radicum* had very degraded roots and were assigned to the injury class 5. When these dead plants are removed from the dataset, the treatment effect is no longer significant:  $LR-\chi^2 = 1.30$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.254$ .

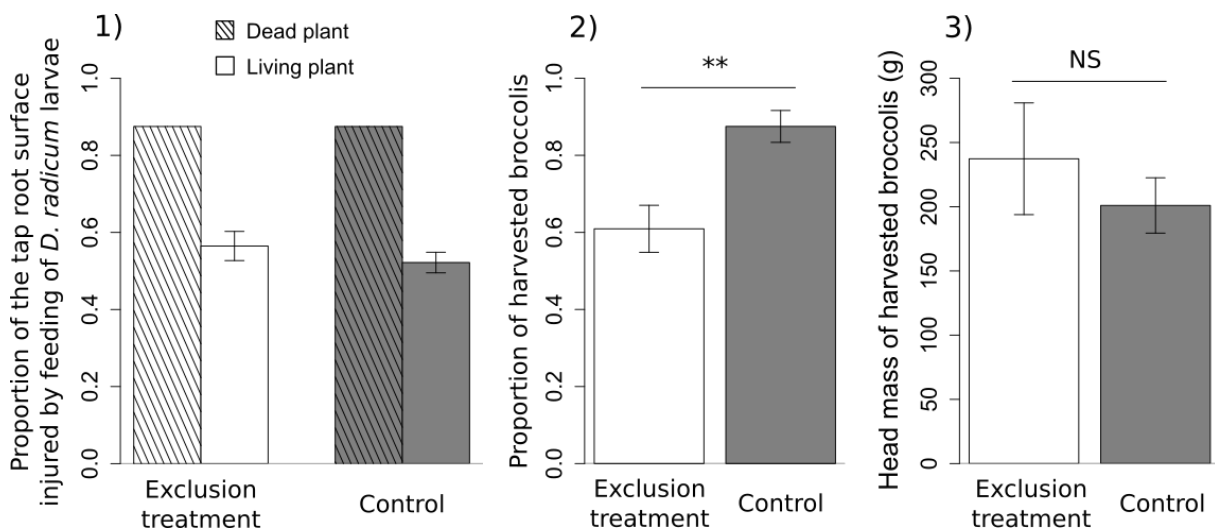


Figure 50: Mean proportion ( $\pm$  SE) of the tap root surface injured by feeding of *D. radicum* larvae for dead (hatched bars) and living (open bars) plants (1); mean proportion ( $\pm$  SE) of harvestable broccolis (2) and mean head mass ( $\pm$  SE) of harvestable broccolis (3) in the exclusion treatment (white bars) and in the control (grey bars). Asterisks indicate significant differences between the treatment and the control as follows:

0 < \*\*\* < 0.001 < \*\* < 0.010 < \* < 0.050 < NS.

The proportion of harvestable broccolis (*i.e.* plant alive and head mass > 0) was higher in the control (87.5% ± 4.1%) than in the exclusion treatment (60.9% ± 6.1%):  $\chi^2 = 10.50$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.001$  (Figure 50). By contrast, there was no treatment effect on the mass of harvestable broccolis ( $\chi^2 = 0.06$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.804$ , Figure 50): 201.0g ± 21.5g and 237.3g ± 43.5g in the control and in the exclusion treatment, respectively.

## 4 Discussion

In the present study, we found that decreasing the number of ground dwelling predators led to a significant increase in the number of pupae per plant, in the plant mortality rate, and to a significant decrease in the proportion of harvestable plants. We therefore confirm previous results showing that ground dwelling predators can have a significant effect on *D. radicum* populations (Mesmin *et al.* in press, Mesmin *et al.* in prep). More importantly, this is the first time that such a significant regulation service (*sensu* Boyd & Banzhaf 2007, *i.e.* the effect of natural enemies on crop production) is demonstrated in this pest/predator system though this was suggested, but with no statistics, by the results of Coaker (1965) and El Titi (1979).

Our results show that ground dwelling predators and parasitoids have contrasted importance in the control of *D. radicum* populations and in the decrease of damage to the crop due to this pest. Indeed, fly mortality induced by parasitoids was of about 45% whereas it was only about 10% for ground dwelling predators. Though this last figure is likely to be underestimated because our exclusion method did not allow a total exclusion, it is probable that in the context studied, parasitoids contributed more than predators to the control of the pest. Interestingly, we found no evidence of intraguild interference between predators and parasitoids as parasitism rates did not depend on whether ground dwelling predators were excluded or not. This pest/natural enemies system thus seems to be a good example of complementarity between predators and parasitoids, as also shown recently for predators and parasitoids of *Meligethes aeneus* larvae (Dainese *et al.* 2017) or of *Eriosoma lanigerum* (Gontijo *et al.* 2015). Contrary to what we found about the control of pest populations, ground dwelling predators were entirely responsible for the reduction of damage because parasitoids intervene too late (pest mortality occurs during the pupal stage) to have a “curative” effect. They could however have a “preventive” effect, by decreasing the number of *D. radicum* adults at the next generation and thereby lowering pest pressure on following *Brassica* crops. Furthermore, the temporal evolution of plant mortality suggested that the effect of ground dwelling predators on damage essentially resulted from the predation of the first eggs laid. Indeed, plant mortality rate increased during two weeks, between May 26<sup>th</sup> and June 9<sup>th</sup> and then remained stable until harvest, although *D. radicum* larvae were still developing on plant roots. The absence in plant mortality after June 9<sup>th</sup> is thus not related to larval development but may rather be due to plant tolerance, that is known to increase with time after planting in *B. oleracea* (El Titi 1979; Bligaard 1999). This result emphasizes the importance of early active ground dwelling predators in the biological model studied here. To our knowledge, the importance of natural enemies precocity has essentially been discussed for natural regulation of aphids so far (Ekbom *et al.* 1992; Landis & Van der Werf 1997; Neuville *et al.* 2016). However, natural enemy precocity could be of major significance in many pest/predator systems where early pest attack

can impede crop establishment, which is rather common in annual crops (Poston *et al.* 1983; Fenemore 1984).

Pest control due to parasitoids was easily attributable to two taxa, *Trybliographa rapae* and *Aleochara* spp. which had a similar contribution to *D. radicum* pupae parasitism. Concerning pest control due to ground dwelling predators, staphylinids and carabids were very probably responsible for this natural regulation as these clearly dominated the ground dwelling fauna during *D. radicum* egg laying, the stage when the pest is exposed to predation on the ground (Finch & Skinner 1988). Several species of both families are thought to feed voraciously on *D. radicum* eggs in the field, especially *Aleochara* spp. and *Metallina lampros* for staphylinids and carabids, respectively (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Andersen *et al.* 1983). Although we did not determine staphylinids in pitfall traps, we can be sure of the occurrence of *Aleochara* spp. (based on *D. radicum* pupae parasitization levels) and the most abundant carabid was *M. lampros*: these two taxa were therefore probably the main contributors to *D. radicum* natural regulation. Interestingly, *M. lampros* activity-density was multiplied by more than four when the number of *D. radicum* eggs laid peaked, as compared to the previous week, which was very probably due to a rise in predator activity in response to prey abundance. The two other abundant carabid species during *D. radicum* egg laying, *Acupalpus meridianus* and *Ocydromus tetracolus*, are not known for being major *D. radicum* egg predators. However, they are probably functionally close to *M. lampros*: all three species are carnivorous (Purtauf *et al.* 2005) and have similar body lengths (3.75mm, 3.5mm and 5.5mm for *M. lampros*, *A. meridianus* and *O. tetracolus* respectively; Roger *et al.* 2016), a trait known to determine the size range of consumed preys (Brose *et al.* 2006; Honek *et al.* 2007). They may therefore also have contributed to *D. radicum* egg predation.

Finally, although the number of pupae found per surviving plant dropped from 31 to 21 in presence of ground dwelling predators, this did not affect the development, growth and final head mass of surviving broccolis. Plant development and growth were actually slightly favored in the exclusion treatment in early May, possibly because of a microclimatic effect of the barriers that projected 20cm above ground, especially in the windy conditions where we conducted our experiments. These results suggest that the main cause of plant damage due to *D. radicum* is plant mortality, and that if plants survive pest attack to a certain stage, plant production is no more impacted by pest density. This assumption is supported by Hunter (2001) who suggested that damage of root-feeding insects are often difficult to show if they do not cause plant mortality or injuries to the harvested part of the plant. This may be especially true in field conditions where plant growth can be limited by several resources (*e.g.* light, temperature or nutrients; Wise & Abrahamson 2005). In an applied perspective, it suggests that an avoidance strategy, *i.e.* planting early so that plants are developed enough when *D. radicum* larvae start feeding on plant roots, could be a simple way to reduce plant mortality and thereby the dependence to the insecticide treatment in spring broccolis.

To conclude, this study shows that naturally occurring ground dwelling predators can be beneficial to production in a field vegetable crop through the suppression of pest populations. Case studies like that presented here are necessary to test whether ground dwelling predators can be really beneficial to crops. They are complementary with studies performed on the effects

of landscape and farming practices on natural enemies, where the subsequent effects on pest populations and on crop production cannot always be monitored. Our results also show the importance of early pest natural regulation to prevent damage. Biological control practices in this crop/pest system should therefore target the enhancement of early active ground dwelling predator populations. This could be achieved via preserving those species overwintering inside the fields and / or via favoring the early immigration of natural enemies from surrounding semi-natural habitats. Finally, our results also indicate that the prime significance of early predators probably holds mostly on the low tolerance of seedlings and young plants to the pest attack, which is true in broccoli but also in many other annual crops. We therefore suggest an avoidance strategy, through the implantation of spring crops as early as possible, to complement the service provided by natural enemies and to prevent plant mortality.

### **Acknowledgements**

We thank Yannick Outreman for helpful discussions on statistical analyses. We thank Loïc Daniel and Paul Adam for technical assistance and helpful contribution to the field work. We thank the experimental station “*Terre d’Essais*” (Pleumeur-Gautier) for the setup of experimental fields. We finally thank Vianney Estorgues for sharing with us his expertise on brassicaceous field vegetables and for advices on the experimental design.

### **Funding**

This work was supported by grants from the *GIS PIClég*, the *Région Bretagne* and the *Chaire AEI*.

### **Authors’ contribution**

A.LR, M.V, X.M, V.F and A-M.C conceived and designed research; M.V, X.M and A.LR performed the field work; X.M conducted statistical analyses; X.M, A.LR, A-M.C and V.F wrote the manuscript.

### **Conflicts of interest**

None

## 5 References

- Andersen, A., Hansen, Å.G., Rydland, N. & Øyre, G. (1983). Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallén (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments. *J. Appl. Entomol.*, 95, 499–506.
- Bettacchioli, G., Taormina, M., Bernini, F. & Migliorini, M. (2012). Disturbance regimes in a wetland remnant: implications for trait-displacements and shifts in the assemblage structure of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *J. Insect Conserv.*, 16, 249–261.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 273, 1715–1727.
- Birkhofer, K., Arvidsson, F., Ehlers, D., Mader, V.L., Bengtsson, J. & Smith, H.G. (2016). Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity. *Landsc. Ecol.*, 31, 567–579.
- Birkhofer, K., Bylund, H., Dalin, P., Ferlian, O., Gagic, V., Hambäck, P.A., *et al.* (2017). Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecol. Evol.*, 7, 1942–1953.
- Bligaard, J. (1999). Damage Thresholds for Cabbage Root Fly [*Delia radicum* (L.)] in Cauliflower Assessed from Pot Experiments. *Acta Agric. Scand. Sect. B — Soil Plant Sci.*, 49, 57–64.
- Boyd, J. & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecol. Econ.*, Ecological Economics of Coastal Disasters, 63, 616–626.
- Brandelero, F.D., Brum, B., Storck, L., Cardoso, J., Kutz, T.S. & Vargas, T. de O. (2016). Plant characters of broccoli determinants of head production. *Cienc. Rural*, 46, 963–969.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., *et al.* (2006). Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, 87, 2411–2417.
- Cargnelutti Filho, A., Toebe, M., Alves, B.M., Burin, C. & Kleinpaul, J.A. (2015). Leaf area estimation of canola by leaf dimensions. *Bragantia*, 74, 139–148.
- 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. *Ecol. Lett.*, 14, 922–932.
- Christensen, R.H.B. (2015). ordinal - Regression models for ordinal data.
- Coaker, T.H. (1965). Further experiments on the effect of beetle predators on the numbers of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae* (Bouché), attacking *Brassica* crops. *Ann. Appl. Biol.*, 56, 7–20.
- Coaker, T.H. & Williams, D.A. (1963). The Importance of Some Carabidae and Staphylinidae as Predators of the Cabbage Root Fly, *Erioischia Brassicae* (Bouché). *Entomol. Exp. Appl.*, 6, 156–164.
- Collier, R.H. & Finch, S. (1985). Thermal requirements for cabbage root fly, *Delia radicum*, development. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts' group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 21–25.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Dainese, M., Schneider, G., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2017). Complementarity among natural enemies enhances pest suppression. *Sci. Rep.*, 7, 8172.
- Dosdall, L.M., Herbut, M.J. & Cowle, N.T. (1994). Susceptibilities of Species and Cultivars and Canola and Mustard to Infestation by Root Maggots (*Delia* spp.) (Diptera, Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 126, 251–260.

- Douglas, M.R., Rohr, J.R. & Tooker, J.F. (2015). Neonicotinoid insecticide travels through a soil food chain, disrupting biological control of non-target pests and decreasing soya bean yield. *J. Appl. Ecol.*, 52, 250–260.
- Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387–400.
- Ekbom, B.S., Wiktelius, S. & Chiverton, P.A. (1992). Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals?: A simulation study. *Entomol. Exp. Appl.*, 65, 215–223.
- El Titi, A. (1979). Further experiments on the determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 86, 65–74.
- Estorgues, V. (2005). *Maladies et ravageurs des légumes de plein champ en Bretagne*. Chambres d’agriculture de Bretagne.
- Faraway, J.J. (2006). *Extending the linear model with R : generalized linear, mixed effects and non parametric regression models*. Chapman & Hall/CRC Taylor & Francis group.
- Feller, C., Bleiholder, H., Buhr, L., Hack, H., Hess, M., Klose, R., *et al.* (1995). Phänologische Entwicklungsstadien von Gemüsepflanzen. I. Zwiebel-, Wurzel-, Knollen- und Blattgemüse. *Nachrichtenblatt Dtsch. Pflanzenschutzdienste*, 47, 217–232.
- Fenimore, P.G. (1984). *Plant Pests and Their Control*.
- Finch, S. (1996). Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 81, 199–206.
- Finch, S. & Skinner, G. (1988). Mortality of the immature stages of the cabbage root fly. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts’group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 45–48.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Freuler, J. & Fischer, S. (1983). Le piège à oeufs, nouveau moyen de prévision d’attaque pour la mouche du chou, *Delia radicum* (*brassicae*) L. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.*, 15, 107–110.
- Gange, A.C. & Brown, V.K. (1989). Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia*, 81, 38–42.
- Gontijo, L.M., Beers, E.H. & Snyder, W.E. (2015). Complementary suppression of aphids by predators and parasitoids. *Biol. Control*, 90, 83–91.
- Hartfield, C. & Finch, S. (2003). Releasing the rove beetle *Aleochara bilineata* in the field as a biological agent for controlling the immature stages of the cabbage root fly, *Delia radicum*. In: *IOBC/WPRS Bulletin - working group “integrated protection in field vegetable crops.”* Stefan Vidal, Gödöllő (Hungary) and Krakow (Poland), pp. 127–133.
- Helenius, J. (1990). Effect of epigeal predators on infestation by the aphid *Rhopalosiphum padi* and on grain yield of oats in monocrops and mixed intercrops. *Entomol. Exp. Appl.*, 54, 225–236.
- Hervé, M. (2016). Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie.
- Hervé, M. (2017). RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions.
- Holland, J.M. & Luff, M.L. (2000). The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.*, 5, 109–129.
- Holland, J.M., Thomas, S.R. & Hewitt, A. (1996). Some effects of polyphagous predators on an outbreak of cereal aphid (*Sitobion avenae* F.) and orange wheat blossom midge (*Sitodoplosis mosellana* Géhin). *Agric. Ecosyst. Environ.*, 59, 181–190.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.*, 8, 343–353.

- Hughes, R.D. (1959). The natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 343–357.
- Hughes, R.D. (1960). A method of estimating the numbers of cabbage root fly pupae in the soil. *Plant Pathol.*, 9, 15–17.
- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.
- Hunter, M.D. (2001). Out of sight, out of mind: the impacts of root-feeding insects in natural and managed systems. *Agric. For. Entomol.*, 3, 3–9.
- IOBC/WPRS. (2004). Integrated Production Principles and Technical Guidelines. In: *IOBC/WPRS Bulletin - Commission "IP-Guidelines and Endorsement."* E. F. Boller, J. Avilla, E. Joerg, C. Malavolta, F.G. Wijnands & P. Ejsberg.
- Kendall, D.A. (2003). Soil tillage and epigeal predatory arthropods. In: *Soil tillage in agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 297–342.
- Kloen, H. & Altieri, M.A. (1990). Effect of mustard (*Brassica hirta*) as a non-crop plant on competition and insect pests in broccoli (*Brassica oleracea*). *Crop Prot.*, 9, 90–96.
- Lamy, F.C., Poinot, D., Cortesero, A.-M. & Dugravot, S. (2016). Artificially applied plant volatile organic compounds modify the behavior of a pest with no adverse effect on its natural enemies in the field. *J. Pest Sci.*, 1–11.
- Landis, D.A. & Van der Werf, W. (1997). Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga*, 42, 499–516.
- Lenth, R.V. (2017). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., *et al.* (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.*, 21, 9–21.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G. & Moreno, C.R. (2009). Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 573–592.
- Liere, H., Kim, T.N., Werling, B.P., Meehan, T.D., Landis, D.A. & Gratton, C. (2015). Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield. *Ecol. Appl.*, 25, 652–661.
- Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56, 311–323.
- Luck, R.F., Shepard, B.M. & Kenmore, P.E. (1988). Experimental Methods for Evaluating Arthropod Natural Enemies. *Annu. Rev. Entomol.*, 33, 367–389.
- Macfadyen, S., Davies, A.P. & Zalucki, M.P. (2015). Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale. *Insect Sci.*, 22, 20–34.
- Maine, J.J. & Boyles, J.G. (2015). Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112, 12438–12443.
- McDonald, R.S. & Sears, M.K. (1992). Assessment of Larval Feeding Damage of the Cabbage Maggot (Diptera: Anthomyiidae) in Relation to Oviposition Preference on Canola. *J. Econ. Entomol.*, 85, 957–962.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Tourdonnet, S. de, Gosme, M., Bertrand, M., *et al.* (2011). Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agron. Sustain. Dev.*, 31, 491–514.
- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M. & Le Ralec, A. (in press). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. In: *IOBC/WPRS Bulletin*. Presented at the Integrated Protection in Field Vegetables, Richard Meadow, Switzerland.



- Meyer, S.T., Koch, C. & Weisser, W.W. (2015). Towards a standardized Rapid Ecosystem Function Assessment (REFA). *Trends Ecol. Evol.*, 30, 390–397.
- Neuville, S., Le Ralec, A., Outreman, Y. & Jaloux, B. (2016). The delay in arrival of the parasitoid *Diaeretiella rapae* influences the efficiency of cabbage aphid biological control. *BioControl*, 61, 115–126.
- Olfati, J.A., Peyvast, G., Shabani, H. & Nosrati-Rad, Z. (2010). An Estimation of Individual Leaf Area in Cabbage and Broccoli Using Non-destructive Methods. *J. Agric. Sci. Technol.*, 12, 627–632.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecol. Econ.*, 45, 149–158.
- Pedigo, L.P., Hutchins, S.H. & Higley, L.G. (1986). Economic Injury Levels in Theory and Practice. *Annu. Rev. Entomol.*, 31, 341–368.
- Poston, F.L., Pedigo, L.P. & Welch, S.M. (1983). Economic Injury Levels: Reality and Practicality. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 29, 49–53.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- R core team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Roger, J.-L., Jambon, O. & Bouger, G. (2016). Clé de détermination des Carabidae - Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 250–259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. In: *Advances in Agronomy, Vol 109* (ed. Sparks, D.L.). Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 219–259.
- Savage, J., Fortier, A.-M., Fournier, F. & Bellavance, V. (2016). Identification of *Delia* pest species (Diptera: Anthomyiidae) in cultivated crucifers and other vegetable crops in Canada. *Can. J. Arthropod Identif.*
- Snyder, W.E. & Wise, D.H. (1999). Predator Interference and the Establishment of Generalist Predator Populations for Biocontrol. *Biol. Control*, 15, 283–292.
- Snyder, W.E. & Wise, D.H. (2001). Contrasting Trophic Cascades Generated by a Community of Generalist Predators. *Ecology*, 82, 1571–1583.
- Stam, P.A. & Elmosa, H. (1990). The role of predators and parasites in controlling populations of *Earias insulana*, *Heliothis armigera* and *Bemisia tabaci* on cotton in the Syrian Arab Republic. *Entomophaga*, 35, 315–327.
- Suenaga, H. & Hamamura, T. (2015). Effects of manipulated density of the wolf spider, *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae), on pest populations and cabbage yield: a field enclosure experiment. *Appl. Entomol. Zool.*, 50, 89–97.
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P. & Diekötter, T. (2018). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.*, 55, 612–620.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002). Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Tartaglia, F. de L., Righi, E.Z., da Rocha, L., Loose, L.H., Maldaner, I.C. & Heldwein, A.B. (2016). Non-destructive models for leaf area determination in canola. *Rev. Bras. Eng. Agric. E Ambient.*, 20, 551–556.

- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H. & Jacot, K. (2016). Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 220, 97–103.
- Vichitbandha, P. & Wise, D.H. (2002). A field experiment on the effectiveness of spiders and carabid beetles as biocontrol agents in soybean. *Agric. For. Entomol.*, 4, 31–38.
- Wise, M.J. & Abrahamson, W.G. (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109, 417–428.
- Zadoks, J.C. (1985). On the Conceptual Basis of Crop Loss Assessment: The Threshold Theory. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 23, 455–473.

## 6 Supplementary materials

Table S 6: Theoretical diet of the carabid taxa trapped in the experiment. Functional traits are taken from Purtauf *et al.* (2005), Bettacchioli *et al.* (2012) and Rusch *et al.* (2015) in the order of priority.

| Taxon                                    | Feeding regime (c: carnivorous; o: omnivorous; p: phytophagous) |
|--|---|
| <i>Metallina lampros</i>                 | c   |
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | c   |
| <i>Amara</i> sp.                         | p   |
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | c   |
| <i>Ocydromus tetracolus</i>              | c   |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | c   |
| <i>Harpalus</i> sp.                      | o   |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | o   |
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | c   |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | o   |
| <i>Clivina</i> gr. <i>fossor</i>         | o   |
| <i>Metallina properans</i>               | NA  |
| <i>Acupalpus dubius</i>                  | NA  |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | c   |
| <i>Anisodactylus binotatus</i>           | o   |
| <i>Nebria salina</i>                     | c   |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | c   |
| <i>Agonum muelleri</i>                   | c   |
| <i>Loricera pilicornis</i>               | c   |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | c   |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | c   |
| <i>Stenolophus teutomus</i>              | NA  |
| <i>Asaphidion</i> gr. <i>flavipes</i>    | c   |
| <i>Ophonus</i> gr. <i>puncticeps</i>     | NA  |
| <i>Pterostichus strenuus</i>             | c   |
| <i>Syntomus foveatus</i>                 | NA  |

Table S 7: Absolute and relative number of carabids trapped throughout the experiment (from the 7<sup>th</sup> of April to the 29<sup>th</sup> of June) for every taxon identified (percentages are computed on the total number of non-phytophagous carabids trapped). The only phytophagous taxon trapped in this study is highlighted in grey at the bottom of the table.

| Taxon                                    | Total number of individuals trapped (48 samples) | Relative abundance among the total number of non phytophagous Carabidae collected |
|--|--|---|
| <i>Metallina lampros</i>                 | 504  | 55,8%   |
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | 82   | 9,1%  |
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | 63   | 7,0%  |
| <i>Ocydromus tetracolus</i>              | 59   | 6,5%  |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | 30   | 3,3%  |
| <i>Harpalus</i> sp.                      | 29   | 3,2%  |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | 21   | 2,3%  |
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | 21   | 2,3%  |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | 20   | 2,2%  |
| <i>Clivina</i> gr. <i>fossor</i>         | 12   | 1,3%  |
| <i>Metallina properans</i>               | 12   | 1,3%  |
| <i>Acupalpus dubius</i>                  | 7  | 0,8%  |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | 6  | 0,7%  |
| <i>Anisodactylus binotatus</i>           | 5  | 0,6%  |
| <i>Nebria salina</i>                     | 5  | 0,6%  |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | 5  | 0,6%  |
| <i>Agonum muelleri</i>                   | 4  | 0,4%  |
| <i>Loricera pilicornis</i>               | 4  | 0,4%  |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | 4  | 0,4%  |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | 3  | 0,3%  |
| <i>Stenolophus teutomus</i>              | 2  | 0,2%  |
| <i>Asaphidion</i> gr. <i>flavipes</i>    | 1  | 0,1%  |
| <i>Ophonus</i> gr. <i>puncticeps</i>     | 1  | 0,1%  |
| <i>Pterostichus strenuus</i>             | 1  | 0,1%  |
| <i>Syntomus foveatus</i>                 | 1  | 0,1%  |
| <i>Amara</i> sp.                         | 68   | -   |

Table S 8: Pearson correlation coefficients among all development and growth traits monitored in this study. No correlation could be assessed between the proportion of plants with an inflorescence and the relative largest leaf area because the former variable was only analyzable during the three last sessions whereas the latter was analyzable in all sessions but the three last (leaves injured by pigeons).

|   | <b>Plant height</b> | <b>Number of leaves</b> | <b>Relative largest leaf area</b> | <b>Proportion of plants with an inflorescence</b> |
|---|---------------------|-------------------------|-----------------------------------|---|
| <b>Plant height</b>                               | 1                   | -                       | -                                 | -   |
| <b>Number of leaves</b>                           | 0,88                | 1                       | -                                 | -   |
| <b>Relative largest leaf area</b>                 | 0,81                | 0,90                    | 1                                 | NA  |
| <b>Proportion of plants with an inflorescence</b> | 0,54                | 0,55                    | NA                                | 1   |

## 7 Évaluation économique du service de régulation quantifié dans cet essai

Nous avons souhaité compléter les résultats de l'article précédent par une évaluation économique du service de régulation de la mouche du chou observé dans cet essai. Pour permettre la comparaison avec d'autres résultats, **toutes les données économiques ont été considérées en euros constants**, *i.e.* corrigés selon l'inflation (conversions réalisées sur le site de l'INSEE). Nous avons vu que la proportion de brocolis récoltables dépendait significativement de la présence des ennemis naturels mais pas la masse des brocolis survivants. Nous utilisons donc les données numériques suivantes (Tableau 8).

Tableau 8 : Données utilisées pour évaluer la valeur du service de régulation et l'opportunité du traitement insecticide

| Donnée   | Valeur                        | Nom de la variable |    |
|--|-------------------------------|--------------------|----|
| Densité de plants  | 20 000 plants/ha <sup>6</sup> | A                  |    |
| Proportion de plants récoltables   | Avec ennemis naturels épigés  | 0.875              | B2 |
|  | Sans ennemis naturels épigés  | 0.609              | B3 |
| Masse moyenne d'un brocoli récoltable ( <i>i.e.</i> vivant à la récolte et masse > 0g) | 0.216 kg/plant                | C                  |    |
| Prix de vente en brocoli – industrie   | 0.347 €/kg <sup>7</sup>       | D                  |    |

On peut évaluer la valeur économique du service de régulation comme suit :

*Valeur économique du service*

$$\begin{aligned}
 &= \text{Valeur économique estimée de la production avec ennemis naturels} \\
 &- \text{Valeur économique estimée de la production sans ennemis naturels} \\
 &= (A \times B2 \times C \times D) - (A \times B3 \times C \times D) = 1311 \text{ €/ha} - 913 \text{ €/ha} \\
 &= \mathbf{398 \text{ €/ha}}
 \end{aligned}$$

Il existe peu de références auxquelles comparer cette donnée : parmi tous les articles listés dans le tableau 1 ayant travaillé en infestation naturelle des ravageurs et des prédateurs, seuls Östman *et al.* (2003) ont évalué la valeur économique de l'écart de rendement obtenu. Dans leur étude, la suppression de *R. padi* par les prédateurs épigés était responsable d'un écart de rendement moyen de 303 kg/ha, ce qui équivalait alors à 41 €/ha. En tenant compte de l'inflation, les 41 €/ha de 2003 équivalent à **49 €/ha en 2017** (INSEE 2018). On peut trouver

<sup>6</sup> En plantant à 50 cm sur le rang et 75 cm entre rangs (format classique chez les producteurs), on a une densité de 26 667 plants/ha sur les zones plantées. Si on considère que les ¾ de la parcelle sont effectivement plantés (allées pour le passage des engins, bords de champ non cultivés...) on obtient cette densité de 20 000 plants/ha.

<sup>7</sup> Source : Vianney Estorgues, moyenne en brocoli – industrie de 2002 à 2010. Les données ont toutes été converties en euros de 2017 (INSEE 2018).

une autre évaluation économique du service de régulation dans l'article de Costanza *et al.* (1997) relatif à l'évaluation monétaire des services écosystémiques. Les auteurs indiquent en effet une valeur moyenne, pour le service de régulation des organismes nuisibles en milieu cultivé, de 24 US\$.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>, ce qui, en convertissant la valeur du dollar américain de 1994 (utilisés par Costanza *et al.* 1997) en euros de 2017 <sup>8</sup>, donne **27 €.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>**. Notre évaluation est notablement plus élevée que dans ces deux références. Une des hypothèses qui pourrait expliquer cette divergence est que dans notre essai **le ravageur atteint des niveaux de populations qui le rendent fortement nuisible**, générant des dommages importants *via* la mortalité des plants. En comparaison, *R. padi* générerait moins de dommages dans Östman *et al.* (2003). Cette hypothèse est également valable pour expliquer la divergence avec Costanza *et al.* (1997) car dans de nombreux milieux cultivés, les ravageurs ne sont pas effectivement nuisibles, et donc leur régulation par leurs ennemis naturels ne génère pas de conséquences économiques (Losey & Vaughan 2006). Un second facteur expliquant la différence avec Östman *et al.* (2003) est le **prix de vente de la culture** : dans leur article, les auteurs indiquent un prix de vente de l'orge de 0.14 €/kg (soit 0.17 €/kg en 2017), donc deux fois moins élevé que celui des brocolis ici.

Enfin, notre rapide chiffrage économique inclut plusieurs limites qui peuvent aussi expliquer en partie les divergences avec les deux articles cités plus haut et qui invitent à le considérer avec prudence. Nous avons défini dans l'article un plant « récoltable » comme étant un plant qui avait survécu jusqu'à la récolte et qui avait produit un brocoli. Le seul critère est donc « masse du brocoli > 0 ». En réalité, les coopératives fixent généralement des calibres minimum et maximum en dehors desquels un brocoli ne peut pas être commercialisé, même en légume – industrie. Chez Triskalia, le diamètre minimal des brocolis est fixé à 10 cm et le diamètre maximal à 25 cm (J.-R. Gloaguen, communication personnelle). En appliquant ces critères il est probable que la proportion de plants réellement récoltables ait en réalité été plus faible dans nos deux modalités expérimentales. Par ailleurs une partie des brocolis aurait probablement été refusée pour cause de présence de chenilles de teigne des crucifères *Plutella xylostella* (L.) à l'intérieur des pommes. Ces limites mettent en évidence la **difficulté d'aller jusqu'à la quantification de la valeur économique du service, en particulier dans le cadre d'essais en parcelles expérimentales où les produits ne sont pas commercialisés.**

---

<sup>8</sup> Taux de change en 1994 : 1 dollar = 5.5 francs (Groupe Banque Mondiale 2018). Puis conversion des francs de 1994 vers les euros de 2017 sur le site de l'INSEE.

Partie 3 : Quelles  
pratiques pour  
intensifier le contrôle  
biologique ?



## Objectifs et organisation de la partie 3

Cette partie est centrée sur les possibilités d'**intensification des processus et services de régulation** de la mouche du chou et des pucerons sur brocolis de printemps. Les objectifs de ce chapitre sont : i/ d'identifier la période à laquelle les ennemis naturels de la mouche du chou fournissent le plus important service de régulation et ii/ de tester des pratiques pouvant les favoriser.

Dans le premier chapitre, nous présentons une expérience dont l'objectif était 1) d'évaluer l'importance du trait de précocité des prédateurs épigés sur la régulation naturelle de la mouche du chou et 2) d'identifier le lieu d'hivernation des principaux prédateurs de ce ravageur dans notre contexte. Pour répondre au premier objectif, nous avons mis en place des dispositifs d'exclusion à différents moments par rapport à la dynamique de ponte de la mouche du chou et nous avons mesuré les taux de mortalité du ravageur selon la période de présence des prédateurs. Parallèlement, l'émergence des arthropodes épigés a été suivie dans la parcelle de brocolis et dans la culture adjacente (céréale d'hiver) pour répondre au second objectif et ainsi évaluer les risques de perturbation de ces ennemis naturels par les pratiques agricoles de sortie d'hiver. Ces résultats sont présentés dans un article qui sera publié prochainement dans les actes du colloque de l'Organisation Internationale de Lutte Biologique sur la production intégrée en cultures légumières (octobre 2017). Cet article est intitulé « **Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm** » et a fait l'objet d'une communication orale le 03/10/2017.

Dans le second chapitre, nous évaluons l'**intérêt de simplifier le travail du sol** lors de l'implantation des cultures **pour préserver les prédateurs épigés précoces** et intensifier le service de régulation qu'ils fournissent. Trois modalités de travail du sol (labour + hersage, uniquement hersage et pas de travail du sol) ont été comparées. Pour chacune de ces modalités, nous comparons les populations naturelles de mouche du chou et de pucerons dans deux situations expérimentales avec ou sans retrait des prédateurs épigés de sorte à évaluer, pour chaque type de travail du sol, le processus et le service de régulation de ces deux ravageurs. La densité de prédateurs épigés émergents a été mesurée grâce à des tentes à émergence pour évaluer les effets directs du travail du sol, c'est-à-dire en s'affranchissant de la recolonisation ultérieure. Ces résultats sont présentés dans un article intitulé « **Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly *Delia radicum* in brassicaceous crops** » soumis à la revue *Journal of Agricultural Science*. Les résultats obtenus sur la régulation des pucerons sont présentés sous forme d'un complément en français.

## Chapitre 3.1 : Régulation naturelle des ravageurs et période d'activité des ennemis naturels associés

### Synthèse de l'article 4

Nous avons vu dans la partie précédente que les prédateurs épigés pouvaient contrôler les populations de mouche du chou, conduisant à une réduction significative de la mortalité des plants et donc des dommages à la culture. **L'évolution de cette mortalité suggère que la période d'activité des prédateurs est fondamentale** pour limiter les dommages aux cultures dus à la mouche du chou. L'effet de la précocité des prédateurs pourrait également jouer d'une autre manière pour ce ravageur : la précocité des ennemis naturels conditionne également le stade de développement qu'ils sont susceptibles d'affecter. En effet, au sein d'une même génération, la structure d'âge de la population évolue et la cohorte des œufs est remplacée par la cohorte des larves puis des pupes de façon relativement synchronisée. D'autres travaux sur plusieurs modèles biologiques suggèrent que la prédation par les carabes de proies légèrement enterrées est extrêmement faible (Finch & Elliott 1994; Lee & Edwards 2012). **Il est donc probable que la prédation précoce sur les œufs** de mouche du chou présents plutôt à la surface du sol **soit plus importante que la prédation plus tardive sur les larves et les pupes** qui sont enterrées.

La période d'activité des prédateurs est par ailleurs mécaniquement liée à leurs traits d'hivernation : lieu d'hivernation et période d'émergence (Ribera *et al.* 1999). On suppose que les prédateurs émergeant tôt sont susceptibles de contrôler les populations de ravageurs tôt. On suppose également que le temps de migration des prédateurs potentiels depuis les zones d'hivernation vers la culture est un facteur qui retarde l'action de ceux-ci sur les ravageurs. Autrement dit, pour notre modèle biologique, on fait l'hypothèse que les prédateurs émergeant à l'intérieur des parcelles dans un couvert précédant une brassicacée de printemps sont susceptibles de contrôler les populations de mouche du chou plus tôt que ceux qui hivernent dans d'autres types de couverts (céréale d'hiver, milieux semi-naturels...). Dans cet article, les objectifs sont donc :

1. d'évaluer l'**importance relative de prédateurs actifs à différents moments** de la dynamique de population de la mouche du chou ;
2. d'identifier des **taxons responsables de la régulation naturelle** de la mouche du chou et de **déterminer leurs traits d'hivernation** (lieu d'hivernation et époque d'émergence).

Le principe général de l'essai consiste à suivre les populations naturelles de la mouche du chou dans des situations où les prédateurs épigés ont été retirés et dans des situations témoin. Nous avons fait varier la période durant laquelle les prédateurs avaient accès aux plants, de façon à distinguer différentes périodes de prédation, séparant différentes phases de la dynamique de population de ce ravageur. De sorte à maximiser l'effet des dispositifs d'exclusion, ceux-ci ont été mis en place à l'échelle du plant (une barrière semi-enterrée autour du plant et un piège Barber à son pied, Figure 21) et non plus de la microparcelle. Les dynamiques de prédateurs (échantillonnées par des pièges Barber supplémentaires) ont été

suivies pour identifier les principaux taxons importants dans la prédation. Enfin, des tentes à émergence ont été installées dans la parcelle de brocoli et dans la parcelle adjacente de céréales d'hiver pour identifier la provenance de ces taxons potentiellement importants.

Nous confirmons que les prédateurs épigés assurent une régulation significative des populations de mouche du chou. **Nos hypothèses sont également confirmées concernant l'importance des prédateurs précoces** et concernant l'absence d'effet des prédateurs tardifs, actifs lorsqu'il n'y a plus que des larves et des pupes à consommer. Deux hypothèses peuvent être formulées concernant les prédateurs essentiels sur ce ravageur : i/ les petits carabes spécialistes assurent l'essentiel de la prédation, même s'ils sont relativement peu abondants dans les pièges Barber (qui surestiment l'abondance des gros arthropodes ; Hancock & Legg 2012) ; ii/ les prédateurs les plus abondants (*i.e.* les gros carabes), même s'ils ne sont pas spécialistes de cette ressource, assurent l'essentiel de la prédation. **Parmi les spécialistes théoriques, certains hivernent à l'intérieur des parcelles** et sont susceptibles d'être **perturbés par les opérations de travail du sol** à l'implantation de la culture. On peut donc imaginer que le processus et le service de régulation de la mouche décroisse avec l'intensité du travail du sol. Cette hypothèse sera testée dans le dernier article de cette thèse.

## Article 4 : Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm

Xavier Mesmin<sup>1</sup>, Vincent Faloya<sup>2</sup>, Marion Maret<sup>1</sup>, Anne-Marie Cortesero<sup>1</sup>, Anne Le Ralec<sup>1</sup>

<sup>1</sup> IGEPP, INRA, Agrocampus Ouest, Université de Rennes 1, 35000 Rennes, France

<sup>2</sup> IGEPP, INRA, Agrocampus Ouest, Université de Rennes 1, 35650 Le Rheu, France

*xavier.mesmin@laposte.net*

### **Abstract**

In the perspective of implementing agroecological farming practices, conservation biological control may be one of the levers allowing for a satisfactory pest control in low chemical input systems. The precocity of natural enemy activity as compared to pest population dynamics could be of major significance to limit the amount of pest developed per plant and subsequent damage to the crop. In the present study, we compared the mortality rates of the cabbage root fly in situations where ground dwelling predators were excluded thanks to barriers and pitfall traps during different periods of time or not excluded at all. We also monitored carabid emergence in the spring broccoli field and in the surrounding winter cereals. We found that adult carabids active before the egg laying peak of the cabbage root fly can be fundamental to obtain high levels of pest mortality. Two carabid species that probably contributed much to early pest regulation emerged significantly inside the broccoli field. Simplifying soil tillage before crop establishment in the spring may thus be an interesting lever for conservation biological control.

### **Key words**

Natural regulation; timing of activity; predator-prey interactions; functional traits

## 1 Introduction

In previous studies, we showed that ground dwelling predators can significantly limit the number of cabbage root fly (*Delia radicum*, Diptera: Anthomyiidae) larvae developing on broccolis (*Brassica oleracea* var. *italica*), leading to a lower plant mortality due to this pest (Mesmin *et al.*, in prep). However, which functional group of predators contributed most to this result is still not clear. It can be postulated that ground dwelling predators active after the end of egg laying cannot access the pest (larvae and pupae are buried below ground whereas the eggs are laid on the ground) and thus do not contribute much to natural regulation (Hughes & Salter 1959). Moreover, the earliest predators may be the most valuable as they kill the pest before it injures the crop and when plants are still young and sensible to pest attack (El Titi 1979; Bligaard 1999).

However, identifying the most significant functional and taxonomic groups for pest natural regulation is not in itself enough to design conservation biological control strategies. There is also a need to better understand how these ground dwelling predators can be preserved or even enhanced. In this perspective, identifying the overwintering traits (*i.e.* overwintering site and emergence period) of ground dwelling predators may be crucial as they determine their sensibility to several farming practices performed at the field level in early spring. For example, soil tillage, which is one of the most common practices performed in the fields at this time, may be detrimental to organisms overwintering inside these fields whereas those overwintering in field borders or in winter cereals, that are not tilled in the spring, may be unaffected.

In the present study we tested two hypotheses: 1) the earliest ground dwelling predators provide most of the regulation service and 2) part of the efficient predators overwinter inside the fields grown with spring crops. For this purpose we conducted a manipulative experiment, where ground dwelling predators were excluded during various periods of time and the mortality of the fly between treatments was compared. We additionally monitored abundance of ground dwelling predators in the field during the experiment and identified their emergence place.

## 2 Materials and methods

### 2.1 Study site and experimental design

The study was lead at the INRA's experimental farm in Le Rheu (48°07'N, 1°47'W) in a 6000 m<sup>2</sup> field of the "Domaine expérimental de la Motte" (UE 0787). The field was planted with broccolis (3 true leaf stage) on the 1<sup>st</sup> of April 2015 and was surrounded by winter cereals, established in the fall of 2014.

There were 3 experimental treatments: i/ exclusion of ground dwelling predators at planting ("E<sub>p</sub>"); ii/ exclusion of ground dwelling predators at the egg laying peak ("E<sub>elp</sub>"); iii/ exclusion of ground dwelling predators at the end of egg laying ("E<sub>eel</sub>") and an unmanipulated control. Ground dwelling predators exclusion was achieved by using a partially buried barrier (Greenborder, Nortene ®; 60cm high, 30 of which buried below ground) enclosing individually each randomly chosen plant inside a 35cm diameter circle plus one pitfall trap inside the barrier. Barriers and traps were set up between the 10<sup>th</sup> and the 15<sup>th</sup> of April for E<sub>p</sub> treatment; between

the 11<sup>th</sup> and the 13<sup>th</sup> of May for E<sub>elp</sub> treatment and on the 4<sup>th</sup> of June for E<sub>eel</sub> treatment. The treatments were attributed to plants using a randomized complete blocks design, with 40 blocks regularly positioned in the field's length and width. Each block comprised 2 plants of each treatment except for E<sub>eel</sub> (1 plant per block).

## 2.2 Arthropod monitoring

*Delia radicum* egg laying was monitored using felt traps (Freuler & Fischer 1983) strapped at the base of broccoli stems. Eggs laid on the traps were counted weekly, removed from the trap, and the trap was immediately replaced on the same plant. Two plants per block were used to monitor *D. radicum* egg laying. In order to check for a possible effect of our exclusion setup on the amount of eggs laid per plant, one of these two plants was surrounded by an exclusion setup and the other was a control. The exclusion setup was actually slightly modified in order to avoid any bias due to the presence of ground dwelling predators in the control and to their absence in the exclusion treatment (these predators may prey on eggs in the felt traps). Breaches were thus made into the barrier to allow the entrance of ground dwelling predators and the pitfall trap was closed.

The nine remaining plants per block grew until they were ready for harvest (head tight, buds close to opening). Soil samples were then taken around plant roots (about 20cm in diameter and 15cm deep) and the number of *D. radicum* larvae and pupae in each sample was counted after washing out the samples inside a 1mm \* 1mm square mesh sieve. Between 40 and 80 samples were taken per experimental treatment. All pupae were determined to species using Savage *et al.* (2016) determination key.

Thirty pitfall traps were set up between plant blocks, at least 2.5m away from the plants sampled. These traps were opened during two days each week from the 20<sup>th</sup> of April to the 10<sup>th</sup> of June. Twenty emergence tents were set up right after planting in the broccoli field and 10 additional tents were set up in the surrounding winter cereals on the 16<sup>th</sup> of March. These continuously trapped arthropods in two collectors (a pitfall and an upper collector for flying and climbing individuals) from their setup to the 15<sup>th</sup> of July and were monitored weekly. For both kinds of traps, carabids were determined to species using Roger *et al.* (2016) determination key and counted.

## 2.3 Data analysis

All statistical analyses were performed using R (R core team 2017) and all p-values indicated in the text were obtained via analyses of variance (function 'Anova', package 'car', Fox and Weisberg, (2011)) performed on the models described below.

As we know that felt traps underestimate the actual number of eggs laid per plant, we used a formula established by Bligaard *et al.* (1999) to estimate, based on the amount of eggs laid on felt traps, the real number of eggs laid per plant on the ground. We tested the difference between the control and the exclusion treatment on the cumulative number of eggs laid over the whole experiment via a Gaussian linear model. We then computed the mean cumulative number of eggs laid per plant during the whole experiment in each of the experimental treatments. Finally, we computed for each plant a mortality rate for *D. radicum* with the following formula:

$Mrate_{i,j} = 1 - \frac{Larvae_{i,j} + Pupae_{i,j}}{Eggs_i}$  where  $i$  refers to the experimental treatment and where  $j$  is the identifier of the broccoli sampled. We compared *D. radicum* mortality rates between all experimental treatments with a “rate model” (Faraway 2006), using the number of eggs as the attainable number of harmful pests (larvae and pupae).

Carabid activity-densities (pitfall traps) were analyzed graphically after discarding the species which total abundance over the experiment represented less than 1% of the total number of carabids trapped. Finally, carabid emerging rates were compared between the broccoli field and the surrounding cereals using the proportion of samples where the species occurred (when positive, densities were generally low and hard to model correctly) via binomial generalized linear mixed models. The identifier of the emergence tent was introduced as a random factor. When necessary, an additional random factor associated to the statistical individual was introduced to account for data overdispersion. We used the same subset of carabid species in this analysis.

### 3 Results

#### 3.1 *Delia radicum* egg laying and mortality rates

*Delia radicum* egg laying lasted from the 13<sup>th</sup> of April to the 1<sup>st</sup> of June, with the egg laying peak occurring between the 4<sup>th</sup> and the 11<sup>th</sup> of May. The cumulative number of eggs laid on control plants was significantly higher than that of eggs laid on plants surrounded by exclusion devices:  $F_{1, 73} = 11.52$ ;  $P < 0.001$ . Globally,  $67.5 (\pm 4.1)$  eggs were laid on control plants and  $49.0 (\pm 3.6)$  eggs were laid on plants surrounded by an exclusion setup.

Among the 818 pupae collected, 810 (*i.e.* 99%) were identified as *D. radicum* ones and the 8 remaining were of other *Delia* species. Mean *D. radicum* mortality rates were above 90% for all experimental treatments (Figure 51). There was a significant effect of experimental treatment on *Delia radicum* mortality rates ( $LR-\chi^2 = 11.29$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.010$ ). We obtained equivalent pest mortality rates ( $p\text{-val} > 90\%$ ) for the three modalities in which ground dwelling predators could access the plants at least up to the egg laying peak (*i.e.* all but the  $E_p$  treatment). These differed significantly (at the level  $\alpha = 10\%$ ) from the  $E_p$  treatment, where the mean mortality rate was the lowest.

#### 3.2 Activity-density of ground dwelling predators (pitfall traps)

Overall, two species numerically dominated the carabid community: *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* represented respectively 41.4% and 30.3% of the total number of carabids trapped during the experiment. The composition of carabid communities changed during the spring, with *P. cupreus* being dominant during the first half of *D. radicum* egg laying period (including the egg laying peak) and *P. melanarius* being dominant at the end of egg laying and later on (Figure 52).

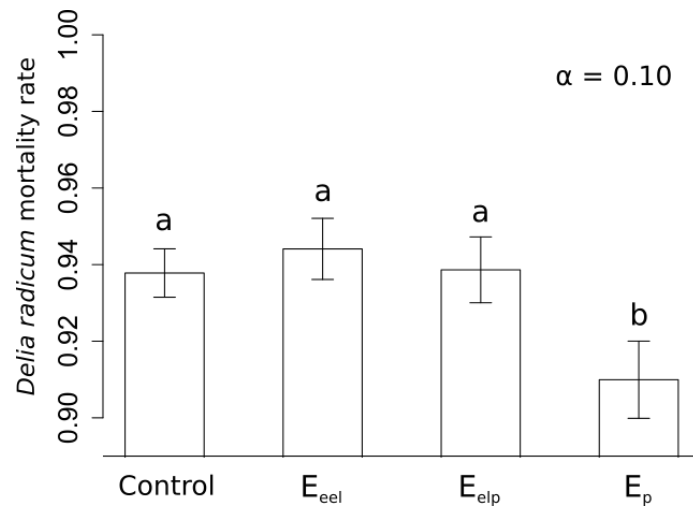


Figure 51. *Delia radicum* mortality rate (mean ± SE) for each experimental treatment: E<sub>eel</sub>: exclusion of ground dwelling predators at the end of egg laying; E<sub>elp</sub>: exclusion of ground dwelling predators at the egg laying peak; E<sub>p</sub>: exclusion of ground dwelling predators at planting. Experimental treatments were ordered according to increasing time spans of arthropod exclusion. Different letters indicate that mortality rates significantly differ between treatments (P < 0.10).

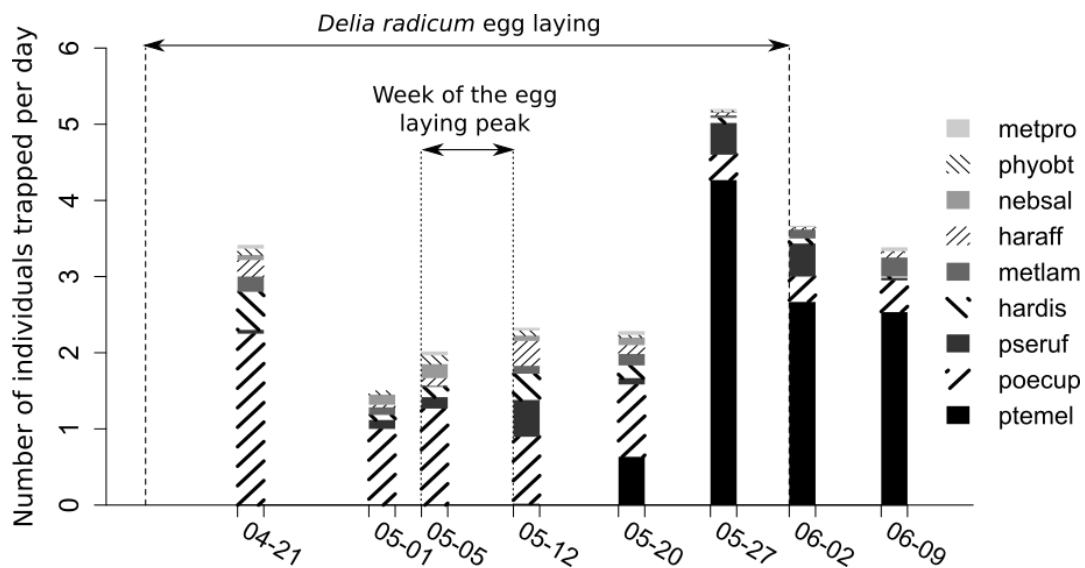


Figure 52: Per day activity-density of the 9 dominant carabid species trapped during this study. Taxa are ordered following dominance over the whole season from the bottom (most abundant taxon) to the top (least abundant taxon). Sampling sessions lasted for 2 days: they began the day before that indicated below the abscissa axis and ended the day after. Carabid taxonomy was abbreviated as follows: metpro: *Metallina properans*; phyobt: *Phyla obtusa*; nebsal: *Nebria salina*; haraff: *Harpalus affinis*; metlam: *Metallina lampros*; hardis: *Harpalus distinguendus*; pseruf: *Pseudoophonus rufipes*; poecup: *Poecilus cupreus*; ptemel: *Pterostichus melanarius*.

### 3.3 Overwintering location of ground dwelling predators (emergence tents)

Sampling location (broccoli field VS surrounding winter cereals) had an effect on the occurrence of only 2 species, among the 9 previously selected: *Poecilus cupreus* and *Pseudoophonus rufipes* (Figure 53). For the others, the proportion of samples in which the species was found did not differ between the broccoli field and the surrounding winter cereals.



Among these 9 taxa, the emerging rate was high in the broccoli field only for two species: *Metallina lampros* and *Phyla obtusa*.

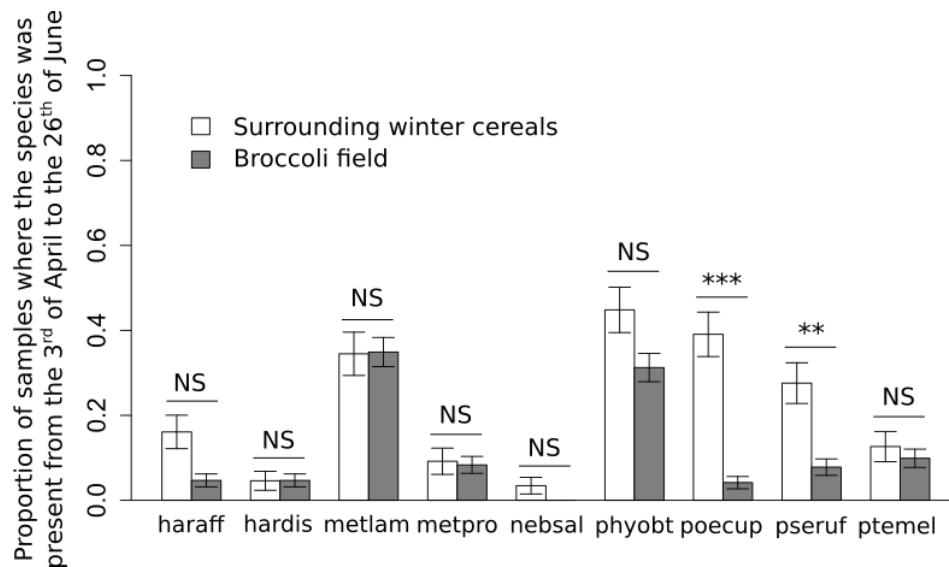


Figure 53: Proportion, over all samples taken in emergence tents from the 3<sup>rd</sup> of April to the 26<sup>th</sup> of June, in which each carabid species was found. Carabid taxonomy was abbreviated as follows: haraff: *Harpalus affinis*; hardis: *Harpalus distinguendus*; metlam: *Metallina lampros*; metpro: *Metallina properans*; nebsal: *Nebria salina*; phyobt: *Phyla obtusa*; poecup: *Poecilus cupreus*; pseruf: *Pseudoophonus rufipes*; ptemel: *Pterostichus melanarius*. Asterisks indicate the significant differences between tent locations:

0 < \*\*\* < 0.001 < \*\* < 0.010 < \* < 0.050 < NS.

## 4 Discussion

In the present study, we used an innovative method to intensify the removal of ground dwelling predators. Indeed, in all studies using exclusion setups to quantify their effect, arthropod exclusion was performed at the scale of several m<sup>2</sup> (“subplot” scale), a method that usually does not allow to suppress all ground dwelling arthropods, as shown for example in Edwards *et al.* (1979). Unfortunately, the individual exclusion setup used here lowered the amount of *D. radicum* eggs laid on plants. The height of the barriers above ground may have been the main reason for this, as *D. radicum* is known to fly at low height (Vernon & Mackenzie 1998). Nevertheless the quantification of this bias allowed us to test our hypothesis, via the calculation of pest mortality rates. The individual exclusion format thus seems interesting for further studies on the effect of ground dwelling predators, but the height of the barriers should be reduced for pests that fly at low height.

Our first hypothesis was that the earliest predators provide most of the natural regulation service. This hypothesis was validated as we found that the period preceding *D. radicum* egg laying peak was the only one during which predation by ground dwelling arthropods significantly increased pest mortality. We thus showed that ground dwelling predators have no effect on *D. radicum* mortality after the end of egg laying, *i.e.* do not prey on *D. radicum* larvae and pupae. This corroborates the results of Lee and Edwards (2012) obtained on another biological model. Predation on eggs laid after the egg laying peak was not significant either, which was not expected. This may be due to the relatively low amount of eggs laid during this

period and to the shift in carabid communities composition, with the massive emergence of *P. melanarius*, a species that is thought to be mostly an intraguild predator in this biological model (Prasad & Snyder 2004, 2006). Before the egg laying peak (*i.e.* when predation was significant), carabid communities were dominated by species that are not thought to be efficient contributors to *D. radicum* eggs predation, essentially because of their large size as compared to that of the prey (Finch 1996). Conversely, species that are thought to contribute much to this predation (mostly carabids of the Bembidiini tribe, *e.g.* *P. obtusa* and *M. lampros*) were quite scarce. This raises the question of potential key predators in this biological model, which contribution to natural regulation service may largely exceed their relative abundance in the community.

Our second hypothesis was that part of the efficient predators overwinter inside the fields grown with spring crops. Though most of the early active carabid species emerged in the surrounding winter cereals, this hypothesis was validated as two potentially important species for *D. radicum* natural regulation (*i.e.* *P. obtusa* and *M. lampros*) emerged significantly in the broccoli field. If their importance in this biological model is confirmed, reducing the intensity of soil tillage before crop establishment could be a way to enhance the early control of the cabbage root fly.

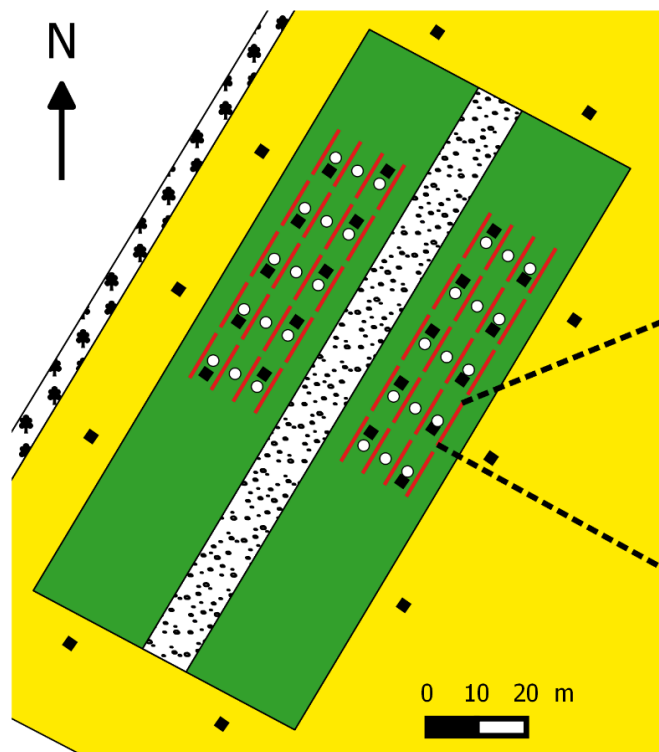
## 5 References

- Bligaard, J. (1999). Damage Thresholds for Cabbage Root Fly [*Delia radicum* (L.)] in Cauliflower Assessed from Pot Experiments. *Acta Agric. Scand. Sect. B — Soil Plant Sci.*, 49, 57–64.
- 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. *Entomol. Exp. Appl.*, 90, 141–148.
- Edwards, C.A., Sunderland, K.D. & George, K.S. (1979). Studies on polyphagous predators of cereal aphids. *J. Appl. Ecol.*, 16, 811–823.
- El Titi, A. (1979). Further experiments on the determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 86, 65–74.
- Faraway, J.J. (2006). *Extending the linear model with R : generalized linear, mixed effects and non parametric regression models*. Chapman & Hall/CRC Taylor & Francis group.
- Finch, S. (1996). Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 81, 199–206.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Freuler, J. & Fischer, S. (1983). Le piège à oeufs, nouveau moyen de prévision d'attaque pour la mouche du chou, *Delia radicum* (*brassicae*) L. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.*, 15, 107–110.
- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.
- Lee, J.C. & Edwards, D.L. (2012). Impact of predatory carabids on below- and above-ground pests and yield in strawberry. *BioControl*, 57, 515–522.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2004). Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biol. Control*, 31, 428–437.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2006). Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J. Appl. Ecol.*, 43, 343–352.
- R core team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Roger, J.-L., Jambon, O. & Bouger, G. (2016). Clé de détermination des Carabidae - Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.
- Savage, J., Fortier, A.-M., Fournier, F. & Bellavance, V. (2016). Identification of *Delia* pest species (Diptera: Anthomyiidae) in cultivated crucifers and other vegetable crops in Canada. *Can. J. Arthropod Identif.*
- Vernon, R.S. & Mackenzie, J.R. (1998). The effect of exclusion fences on the colonization of rutabagas by cabbage flies (Diptera: Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 130, 153–162.

## 6 Données supplémentaires

### Légende

- |                   |                           |                    |
|-------------------|---------------------------|--------------------|
| Couverts végétaux | Haie                      | Pièges Barber      |
| Brocolis          | Allée de sol nu           | Tentes à émergence |
| Céréale d'hiver   | Dispositifs expérimentaux |                    |
|                   | Blocs de 14 plants        |                    |



### Légende

- |                           |                           |
|---------------------------|---------------------------|
| Couverts végétaux         | Modalité expérimentale    |
| Brocolis                  | Choux P15                 |
| Rangs de brocoli          | Traité                    |
| Céréale d'hiver           | Témoin                    |
| Dispositifs expérimentaux | Exclusion à la plantation |
| Bloc de 14 plants         | Exclusion au pic de ponte |
| Tentes à émergence        | Exclusion en fin de ponte |
| Pièges Barber             | Feutrine                  |
|                           | Remplissage               |

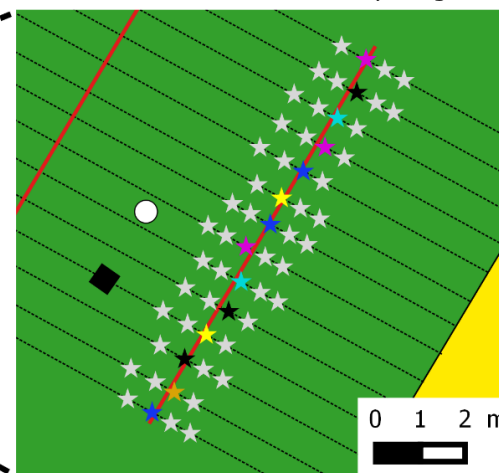


Figure S 3 : Schéma du dispositif expérimental utilisé dans l'article 4.

## Chapitre 3.2 : La simplification du travail du sol est-elle une pratique de lutte biologique par conservation ?

### Synthèse de l'article 5

Nous avons vu précédemment que les arthropodes épigés pouvaient contrôler les populations de la mouche du chou et des pucerons. Nous avons également vu que les prédateurs les plus précoces consommaient les œufs et intervenaient donc avant la réalisation des dégâts, sur le stade le plus sensible de la culture, les jeunes plants. Ainsi, la prédation de ces premiers œufs est fondamentale pour obtenir un service de régulation efficace. Nous avons également vu qu'**une partie des prédateurs probablement spécialistes des œufs de mouche du chou pouvait hiverner à l'intérieur des couverts précédant la mise en place de cette culture de printemps**. Cette hibernation à l'intérieur des futures parcelles de choux est intéressante car elle suggère que les prédateurs en question seront actifs sur la parcelle dès leur reprise d'activité et pourront assurer un service de régulation particulièrement précoce. Toutefois, **ces organismes pourraient être impactés par les pratiques agricoles réalisées au sein des parcelles en début de printemps**, en particulier le travail du sol. Il est presque systématique en production de brassicacées légumières, combinant souvent un labour avec un passage de herse pour préparer le lit de semences. Alléger la préparation de sol pourrait favoriser ces organismes et augmenter leur potentiel de régulation. L'objectif de cette partie est donc de tester l'effet de différentes préparations de sol sur :

1. L'émergence des arthropodes épigés et plus précisément sur les prédateurs potentiels de la mouche du chou et des pucerons ;
2. Le processus de régulation de ces deux ravageurs ;
3. Les dégâts et dommages infligés par la mouche du chou aux cultures.

Pour répondre à ces objectifs, nous avons comparé les trois préparations de sol suivantes : i/ labour puis herse rotative (retournement et émiettement) ; ii/ uniquement herse rotative (émiettement) ; iii/ pas de travail du sol. Nous avons évalué uniquement les effets directs du travail du sol. Pour cela, nous avons limité ses conséquences indirectes, qui pourraient résulter d'un niveau d'enherbement différent ou d'une quantité différente de résidus de culture, en empêchant la recolonisation des prédateurs épigés provenant de l'extérieur de la parcelle. Pour répondre au premier objectif, nous avons utilisé des tentes à émergence. Pour répondre aux objectifs 2 et 3, nous avons comparé les populations naturelles de mouche du chou et de pucerons dans deux modalités : i/ une modalité « Défaunage » combinant des barrières semi-enterrées et des pièges Barber (voir M&M général) et ii/ une modalité « Exclusion » simplement délimitée par des barrières semi-enterrées. Cette modalité constitue le témoin dans cette expérience, les barrières étant utilisées pour exclure, dans tous les cas, l'essentiel des prédateurs épigés venant de l'extérieur de la parcelle et donc par définition non impactés par le travail du sol.

Dans cette expérience, seul les taux d'émergence des staphylins sont corrélés à la modalité de travail du sol (*i.e.* effet non significatif sur les densités de carabes et d'araignées émergeant) et le nombre d'individus émergeant est moins important dans la modalité non travaillée que dans les autres. Parmi les carabes, on détecte un effet du travail du sol significativement différent selon le mode d'hivernation, indiquant que les individus qui hivernent au stade larvaire sont plus impactés par la herse rotative que ceux qui hivernent au stade adulte. Toutefois cet effet disparaît lorsqu'il y a un labour avant le passage de herse rotative, suggérant un effet protecteur du labour par enfouissement des larves sous la profondeur travaillée par la herse. Nous montrons de nouveau que **les prédateurs épigés réduisent le nombre de larves de mouche du chou développées par plant et le taux de mortalité des plants dû à ce ravageur**. Ce niveau de régulation n'est pas modifié par la modalité de travail du sol, ce qui est cohérent avec l'émergence homogène des prédateurs potentiels d'œufs de mouche du chou. Nous ne montrons en revanche **pas de processus de régulation significatif sur les populations de pucerons**, quelle que soit la modalité de préparation de sol.

Nos résultats soulèvent des questions concernant l'effet de travaux du sol superficiels mais répétés (*e.g.* binages) par rapport à un travail du sol profond mais unique (*i.e.* labour) pour ces organismes qui vivent essentiellement dans les premiers centimètres du sol. Par ailleurs, si le principal effet du travail du sol sur les prédateurs épigés porte sur les larves de carabes, **il est probable que les conséquences sur les processus de régulation des ravageurs ne soit observable que lors du / des cycle(s) de culture suivant(s)**, lorsque ces larves auront donné des adultes contribuant à la prédation des ravageurs.

## Article 5 : Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly *Delia radicum* in brassicaceous crops

Xavier Mesmin <sup>a</sup>, Anne-Marie Cortesero <sup>a</sup>, Loïc Daniel <sup>a</sup>, Manuel Plantegenest <sup>a</sup>, Vincent Faloya <sup>a</sup>, Anne Le Ralec <sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> INRA, Agrocampus Ouest, Univ Rennes, IGEPP (Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes) – UMR-A 1349, F-35000 Rennes

\* Correspondence: Anne Le Ralec. Tel: +33(0)2.23.48.56.74. e-mail: [anne.leralec@agrocampus-ouest.fr](mailto:anne.leralec@agrocampus-ouest.fr). Postal: Agrocampus Ouest, UMR IGEPP, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France

### Abstract

Ground dwelling predators provide regulation services of several insect pests. Enhancing these services may be a step toward integrated crop protection. Many studies have shown that soil tillage is deleterious to ground dwelling predators but pest regulation processes and services have rarely been measured. We performed an experiment to study whether simplifying soil tillage before the establishment of spring broccoli enhanced ground dwelling predator populations and the control they provide on *Delia radicum*. The direct effect of tillage on arthropods was assessed by comparing their emergence rates in plots differing in soil tillage management. The natural regulation service was assessed by comparing a control and an exclusion treatment in which predators were removed. The effect of soil tillage on carabids, spiders and staphylinids did not match the gradient of disturbance induced by tillage treatments. Tillage did not appear to affect the predators that likely contribute to *D. radicum* regulation. Consistently, the number of pests suppressed and the root injuries were unaffected by tillage treatments. The main deleterious effect of soil tillage was on the emergence of those carabid species that overwinter partly as larvae, suggesting that spring tillage could affect pest control in the following crops.

### Keywords

Soil tillage; ground dwelling predators; pest regulation service; plow; rotary harrow; cabbage root fly

## 1 Introduction

Farmers have long used soil tillage for many reasons. However the major benefits are weed management (Starica *et al.* 1990; El Titi 2003b) and refinement of the soil structure to favor crop germination (Pekrun *et al.* 2003a). Many studies have reported that soil tillage disturbing the top soil layers in fields has deleterious effects on various untargeted organisms (El Titi 2003a; Shuster & Edwards 2003; Henneron *et al.* 2015). Several reviews have shown that intensive tillage practices generally lead to a reduction in the abundance of soil-inhabiting macroorganisms including potential predators of weed seeds or arthropod pests, *i.e.* mainly spiders, carabid beetles and staphylinid beetles (Stinner & House 1990; Kromp 1999; Holland 2004; Rusch *et al.* 2010). This reduction results from direct effects (*e.g.* direct mortality from the tilling, desiccation, ...; Kendall 2003; Thorbek & Bilde 2004) and / or from indirect effects, *i.e.* from different arthropods colonizing the field after tillage (*e.g.* in response to modified plant cover, to alternative prey availability, ...; Speight & Lawton 1976; Petersen 2002; Kendall 2003; Thorbek & Bilde 2004). To date, most studies did not distinguish between these direct and indirect effects (Kromp 1999; Holland & Reynolds 2003; Kendall 2003), mainly because it is difficult to design and carry out an experiment allowing these two effects to be disentangled (Thorbek & Bilde 2004).

The effects of soil tillage on ground dwelling predators depend on several traits of the studied organisms including their development stage at tillage (Purvis & Fadl 1996; Krooss & Schaefer 1998), burrowing depth (Lorenz 1995), body size (Baguette & Hance 1997; Krooss & Schaefer 1998; Holland & Luff 2000; Hatten *et al.* 2007), and diet (Baguette & Hance 1997; Rusch *et al.* 2010; Kosewska *et al.* 2014). Therefore, carabids, staphylinids and spiders respond differently to soil tillage. In general, studies suggested that soil tillage does not have much of an impact on staphylinids (Wardle 1995; Thorbek & Bilde 2004), whereas carabids and spiders were usually more affected (Wardle 1995; Kladvik 2001; Thorbek & Bilde 2004). For both carabids and staphylinids, the larvae are generally more susceptible to soil tillage than the adults (Purvis & Fadl 1996; Krooss & Schaefer 1998). The effect of tillage is often species-dependent (Cárcamo *et al.* 1995; Hatten *et al.* 2007) and the taxonomic diversity of carabids and staphylinids has been shown to differ among tillage treatments (Cárcamo 1995; Baguette & Hance 1997; Krooss & Schaefer 1998; Kendall 2003; Hatten *et al.* 2007). Consequently, soil tillage is likely to modify natural regulation processes, *i.e.* the number of pests removed by ground dwelling predators because the abundance (Symondson *et al.* 2002; Trichard *et al.* 2013, 2014), diversity (Letourneau *et al.* 2009) and traits (Rusch *et al.* 2015; Wood *et al.* 2015) of ground dwelling predators are involved in their predation potential.

To actually assess the consequences of soil tillage on natural regulation processes, direct measurements of biological control are needed (Macfadyen *et al.* 2015). Many articles reported the effect of soil tillage (and associated consequences such as plant cover) on measurements reflecting the predation potential of ground dwelling arthropods (*e.g.* Trichard *et al.* 2014; Quinn *et al.* 2016; Tamburini *et al.* 2016; Petit *et al.* 2017), using sentinel prey or predation cards. Almost all these studies showed that reduced tillage had a positive impact on predation potential. However, although these methods are useful for comparative studies, they do not measure the actual level of natural regulation (Lövei & Ferrante 2017). Indeed, Zou *et al.* (2017)



showed that the sentinel prey method has considerable limitations when the aim is to assess the predation rate of mobile prey, because both the predation rate and predator identity differ radically depending on prey mobility. Complementary studies are therefore needed to obtain a more realistic estimate of the regulation process provided by pest predators and of the effect of soil tillage on this process. Finally, the potential benefits of reduced and conservation tillage for crop protection should also be quantified in terms of natural regulation services, that are, following the restrictive definition of Boyd & Banzhaf (2007), components of the ecosystem directly benefiting human-beings, *i.e.* here crop yield. There is thus a need to compare pest damage (*i.e.* a loss in quantity or quality of yield; Zadoks 1985; Pedigo *et al.* 1986) under various tillage regimes. Based on the previously cited literature, we expect an improved natural regulation service (*i.e.* reduced damage) in reduced tillage systems. In addition, soil tillage could modify plant tolerance to pest attacks (Maschinski & Whitham 1989; Verdugo *et al.* 2016) through the modification of plant growing conditions resulting from changes in soil structure (Huwe 2003) and nutrient availability (Pekrun *et al.* 2003b).

The main pest of brassicaceous vegetables in northwestern Europe is the cabbage root fly *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae), that may inflict 40-60% plant mortality (Estorgues 2005) on spring vegetables without insecticide protection. The flies lay their eggs at the base of plant stems, on or slightly below ground (Finch *et al.* 1999). Then the larvae develop below ground, consuming plant roots and thereby altering water and nutrient uptake, thus inducing water stress and injuries (defined as any visible symptoms of pest development on plant host; Zadoks 1985; Pedigo *et al.* 1986) to the plant (Gange & Brown 1989; Blossey & Hunt-Joshi 2003). Metamorphosis occurs inside a pupa, also buried in the ground, near plant roots (Hughes 1960). The cabbage root fly suffers high mortality rates between egg and pupa, mostly at the egg stage (about 80-90%; Mesmin *et al.* in press; Hughes & Salter 1959; Finch & Skinner 1988). Part of this mortality is very likely due to predation by ground dwelling arthropods, essentially staphylinids (particularly the genus *Aleochara* (Gravenhorst); Andersen *et al.* 1983; Hartfield & Finch 2003) and carabids (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963).

The aim of the present study was to compare the levels of natural regulation of *D. radicum* by ground dwelling predators under two common tillage practices. We tested the following hypotheses:

1. Intensive soil tillage significantly decreases the abundance of ground dwelling predators emerging inside the field;
2. The natural regulation process provided by these ground dwelling predators decreases with soil tillage intensity;
3. Root injuries and damage to the crop due to pest attack increase with soil tillage intensity.

For this we compared natural populations of *D. radicum* on broccoli *Brassica oleracea* var. *italica* Plenck (Brassicales: Brassicaceae), in control plots and in plots where ground dwelling predators were removed, under several soil tillage treatments. To focus on ground dwelling predators that had overwintered inside the field, partially buried barriers were set up around the studied plots to avoid predator immigration from surrounding habitats. To our knowledge, we present here the first study in which the effects of soil tillage on the natural regulation service provided by ground dwelling predators are directly assessed.

## 2 Materials and methods

### 2.1 Study site and experimental design

The experiment was carried out in northwestern France during spring 2016, at the INRA experimental station (“Domaine expérimental de la Motte”, UE 0787) of Le Rheu (48°07'N, 1°47'W), inside a 6.3 ha field sown with Triticale the previous year. The field was sown with an intercrop (mix Phacelia – buckwheat) in September 2015 and the intercrop was mown and the residues removed in February 2016. In the five years preceding the experiment, the field was under non-inversion tillage practices (*i.e.* no plowing) and the soil was prepared using cultivators and harrows.

An area of 0.6 ha of the study field was split into four blocks separated by 10m bare ground passageways (Figure 54). Each block was split into three plots, each measuring 30m x 15m. Three tillage treatments were allocated to the plots in a randomized complete block design along a gradient of tillage intensity. In the most intensive tillage treatment, plots were plowed and harrowed; for the intermediate level of tillage intensity, plots were only harrowed and in the least intensive tillage treatment, plots were not tilled at all. The plots were plowed using a four-bottom rollover moldboard plow equipped with skim coulters (Grégoire Besson SAS) that inverted the superficial soil horizon to a depth of about 25cm. Harrowing was performed using a rotary harrow (RABE – Grégoire Besson SAS) that vigorously (rotors at about 420 rpm) crumbled the soil to a depth of about 10cm. Plowing was performed on the 21<sup>st</sup> of March and harrowing on the 22<sup>nd</sup> of March.

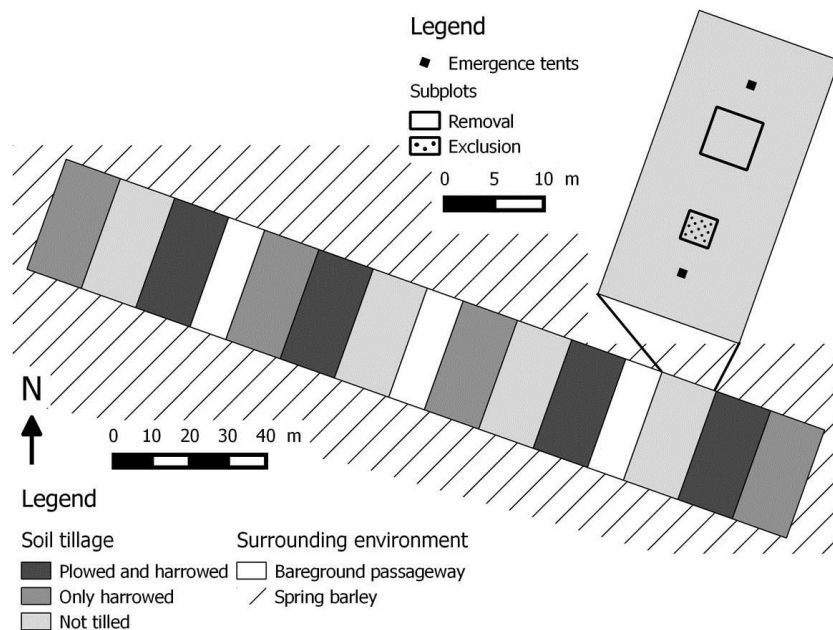


Figure 54: Schematic representation of the experimental design. In each treatment, the “removal” subplot covers an area of 9m<sup>2</sup>, is delimited by partially buried barriers (60cm high, 40cm of which was below ground) and contains 13 pitfall traps. The “exclusion” subplot covers an area of 25m<sup>2</sup> and is also delimited by partially buried barriers.

To minimize the homogenizing effect of ground dwelling arthropods migrating from surrounding habitats after soil tillage (Coombes & Sotherton 1986; Thorbek & Bilde 2004), we excluded them in all treatments. Two “predator treatments” were implemented per plot: the

control “exclusion” treatment, consisting of subplots surrounded by partially buried barriers (40cm below ground and 20cm above ground, Greenborder, Nortene ®) and the “removal” treatment consisting of similar subplots in which 13 pitfall traps were added to remove the ground dwelling arthropods. Subplots consisted of square areas of 25m<sup>2</sup> for the “exclusion” treatment and of 9m<sup>2</sup> for the “removal” treatment. The ‘removal’ surface was reduced to reach a compromise between trapping intensity and practical feasibility. The traps were half-filled with water to which a few drops of odorless detergent were added and renewed weekly. Exclusion barriers and pitfall traps were set up immediately after soil tillage, on March 22<sup>nd</sup> and 23<sup>rd</sup>, to avoid arthropod immigration into experimental subplots.

The field was planted with broccoli on April 20<sup>th</sup> and 21<sup>st</sup>, when appropriate meteorological conditions were met. All plants were manually planted inside each exclusion (63 plants) and removal (24 plants) subplot and the rest of the field was harrowed and mechanically planted on the 20<sup>th</sup> of April. The field was kept free of weeds at least until early June using herbicides (0.6 L/ha of metazachlore on April 29<sup>th</sup> followed by 1kg/ha of pyridate on May 20<sup>th</sup>) and by manual weeding in the experimental subplots on May 24<sup>th</sup>.

## 2.2 Data collection

### 2.2.1 Density of ground dwelling arthropods

Emerging arthropod abundance was monitored using emergence tents (60cm x 60cm x 60cm, MegaView Science Co.). Two tents were set up in each plot (Figure 54), immediately after tillage (between the 22<sup>nd</sup> and the 29<sup>th</sup> of March), so that there was a total of eight tents per tillage treatment. The lateral flaps of the emergence traps were buried vertically to a depth of about 10-15cm, as in Hanson *et al.* (2016), to avoid immigration or emigration of ground dwelling arthropods. Each tent included one pitfall (thereafter referred to as bottom collector) and one aerial collector (thereafter referred to as top collector), to collect ground dwelling and climbing or flying arthropods, respectively, emerging inside the tent. Both collectors were half-filled with water containing a few drops of odorless detergent. The trapping period began on March 30<sup>th</sup> and the traps were collected weekly until June 27<sup>th</sup>. Carabids were counted and identified to the species level based on Roger *et al.* (2016). Staphylinids and spiders were counted but not identified.

### 2.2.2 *Delia radicum* eggs and pupae

*Delia radicum* egg laying was monitored using felt traps strapped at the base of broccoli stems (Freuler & Fischer 1983). Four traps were set up in each removal subplot at planting and were recorded weekly until June 20<sup>th</sup>. Eggs laid on the traps were counted, removed and the trap was then replaced around the same plant. Plants used for egg monitoring were not used for any other measurement.

When eggs had theoretically reached the pupal stage (about 300 degree days above 6°C between egg laying and pupation; Collier & Finch 1985; *i.e.* about 20 days in the conditions of our experiment), soil samples (12cm in diameter, 13.5 ± 0.4cm in depth) were taken from around plant roots (including the root system) and the number of pupae was counted after washing the samples through a 1mm x 1mm square mesh sieve. Ten samples were taken in

every subplot on June 30<sup>th</sup>, around alive plants or those killed by *D. radicum*, making a total of 240 samples, *i.e.* 40 per combination of tillage treatment – predator treatment. The fly species of all pupae (*i.e.* *D. radicum* or potentially other *Delia* species developing on brassica crops) was determined based on external morphology of the pupa (Savage *et al.* 2016).

### 2.2.3 Root injuries and damage to the crop

In each sample, the plant was assessed for root injuries and biomass. Root injuries caused by *D. radicum* larvae feeding were assessed following the qualitative ordinal notation proposed by Dossdall *et al.* (1994): 0 = no root damage; 1 = small feeding channels on the root comprising less than 10% of the root surface area; 2 = 11-25%; 3 = 26-50%; 4 = 51-75%; and 5 = 76-100% of the tap root surface area injured.

Above ground fresh biomass was measured on June 30<sup>th</sup>, using a spring scale (precision:  $\pm 5$ g) and after washing the root system, root biomass was measured using a balance (precision:  $\pm 0.01$ g).

Finally, the proportion of plants killed by the cabbage root fly (characteristic symptoms of plants are yellowing and wilting) among the 996 plants enclosed inside exclusion or removal subplots was assessed on June 28<sup>th</sup>.

## 2.3 Data analysis

The effect of soil tillage on the abundance of the three arthropod families considered (*i.e.* carabids, staphylinids and spiders) was assessed. For each tent and each taxon, the cumulative number of individuals trapped from March 30<sup>th</sup> to June 27<sup>th</sup> was used as the response variable.

In addition, the effects of soil tillage treatment on (1) the proportion of emerging carabids according to their overwintering stage and (2) their mean body length were assessed. For each carabid species, overwintering stage (only as adults *vs.* partly or only as larvae) was assigned following Ribera *et al.* (1999) and the public database carabids.org (Homburg *et al.* 2014). Carabid mean body size was determined following Roger *et al.* (2016) (Table S 9 in Supplementary materials). For each tent, mean carabid body length was calculated using community weighted means (CWM). Finally, the effects of soil tillage treatment on the number of emerging carabid species and on the Shannon index of emerging carabid communities collected in each tent were assessed.

Concerning *D. radicum* populations, the effect of soil tillage on the cumulated number of eggs laid per plant throughout the experiment (*i.e.* from April 21<sup>st</sup> to June 20<sup>th</sup>) and the effect of tillage treatment, predator treatment and their interaction on the number of pupae collected per plant were assessed. For this last analysis, the condition of the plant at soil sampling date (dead or alive) was used as an additional fixed explanatory factor (with no interaction with other variables) because the reduction in the time available for larvae to develop on dead plants may have led to biases in pupae counts.

The effects of tillage treatment, predator treatment and their interaction on root injuries (*i.e.* the qualitative ordinal notation of the root) and damage (*i.e.* the proportion of plants killed by *D. radicum* on June 28<sup>th</sup>) were assessed. For root injuries, plant mortality was again used as

an additional fixed factor. In plots, the qualitative ordinal scale used to assess root injuries was transformed into a continuous variable representing the fraction of the tap root surface attacked by cabbage fly maggots (using the median of each class) to facilitate the interpretations.

Finally, the effects of tillage treatment, predator treatment and their interaction on the total biomass of surviving plants (*i.e.* aboveground + belowground biomass) were assessed.

All statistical analyses were performed using R software (R core team 2017). We used generalized linear mixed models with a distribution appropriate to the type of the response variable (functions ‘lmer’, ‘glmer’ or ‘glmer.nb’ of the package ‘lme4’; Bates *et al.* 2015). Considered distributions were: negative binomial (response variables: cumulative density of carabids, staphylinids and spiders; number of *D. radicum* eggs per plant; number of *D. radicum* pupae per plant), Poisson (response variable: number of carabid species), binomial (response variables: proportion of carabids overwintering partly as larvae; proportion of dead plants) and Gaussian (response variables: Shannon index for carabids; carabid body length; square-root transformed plant biomass). In every model, the experimental block was added as a random factor. Finally, the qualitative ordinal variable of root injuries was analyzed with a cumulative link mixed model (function ‘clmm’, package ‘ordinal’; Christensen 2015). The significance of the fixed effects was tested using type II Wald chi-square tests, except for root injuries where a likelihood-ratio chi-square test was used (function ‘Anova’, package ‘car’; Fox & Weisberg 2011 and package ‘RVAideMemoire’; Hervé 2017). When the effect of tillage treatment was significant, pairwise comparisons of the estimated marginal means of each treatment were performed using the Tukey method (function ‘emmeans’ from the ‘emmeans’ package; Lenth 2017).

### 3 Results

#### 3.1 Ground dwelling arthropods

Between March 30<sup>th</sup> and June 27<sup>th</sup>, we trapped 380 spiders, 5171 staphylinids and 1069 carabids in the emergence tents (Table S 10 in Supplementary materials). Overall,  $68.5\% \pm 1.4\%$ ,  $81.6\% \pm 2.0\%$  and  $96.5\% \pm 0.2\%$  of the carabids, spiders and staphylinids were trapped in the top collector of the tents, respectively. The cumulative number of carabid beetles and the cumulative number of spiders trapped per tent did not differ between tillage treatments ( $\chi^2 = 5.68$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.058$  and  $\chi^2 = 5.67$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.059$ , respectively; Figure 55). The number of carabids trapped per tent increased dramatically from the beginning of June to the end of the experiment, due to the massive emergence of *Trechus* gr. *quadristriatus* (Schrank), which represented  $47.1\% (\pm 0.6\%)$  of the carabid community over the entire sampling period. Tillage treatment had a significant effect on the number of staphylinids ( $\chi^2 = 19.87$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ), which was significantly lower in the “no-tillage” treatment than in the other two (“plowed and harrowed” vs. “no-tillage”:  $z.ratio = 3.70$ ,  $P < 0.001$ ; . “only harrowed” vs “no-tillage”:  $z.ratio = 3.74$ ,  $P < 0.001$ ; “plowed and harrowed” vs. “only harrowed”:  $z.ratio = -0.32$ ,  $P = 0.946$ ; Figure 55).

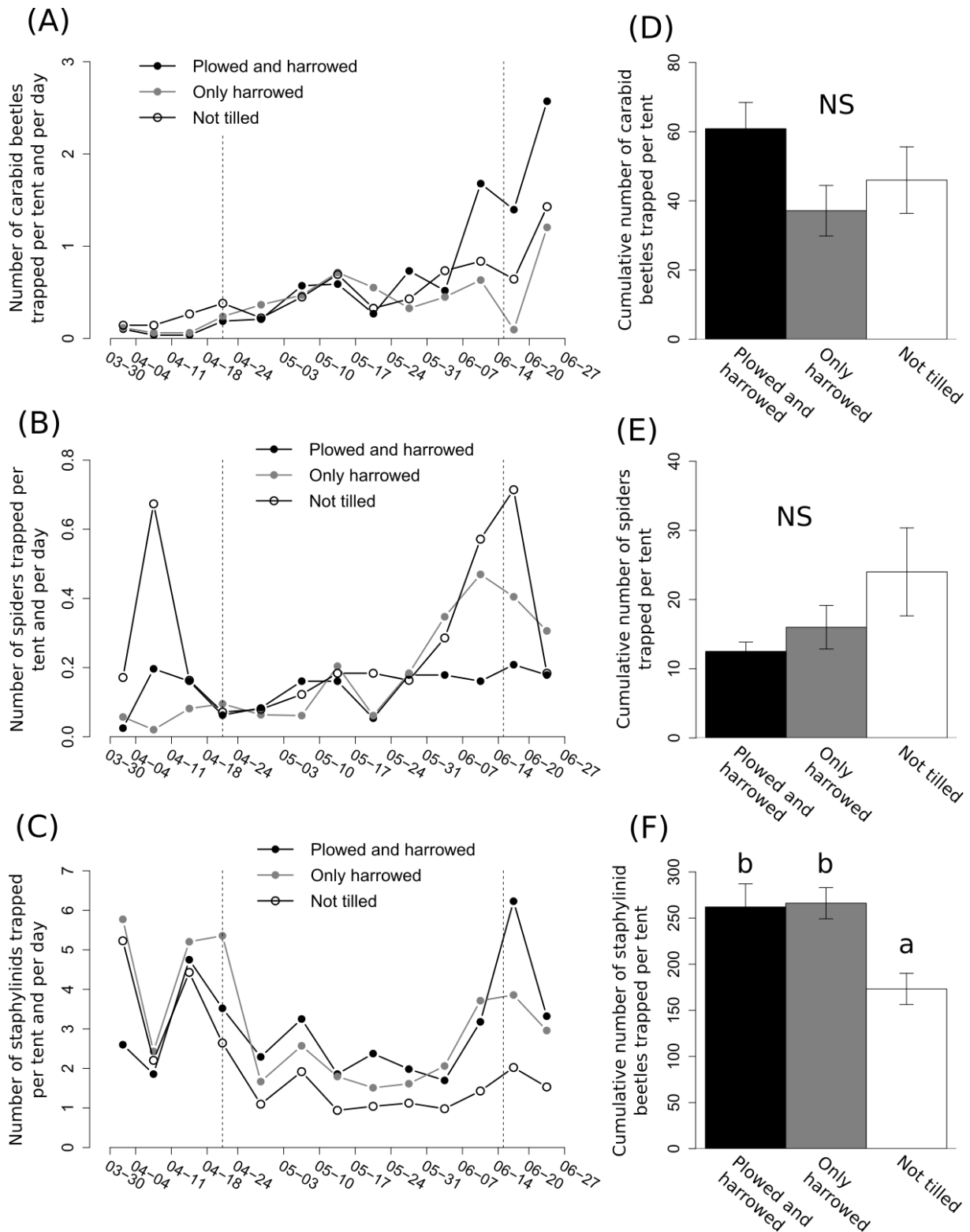


Figure 55 : Mean density of carabid beetles (1), spiders (2) and staphylinid beetles (3) trapped per tent and per day in each tillage treatment over the whole season and cumulative number ( $\pm$  SE) of carabid beetles (4), spiders (5) and staphylinid beetles trapped per tent from March 30<sup>th</sup> to June 27<sup>th</sup>. Black, grey or empty circles and bars indicate plots that were plowed and harrowed, only harrowed or not tilled, respectively. In graphs 4, 5 and 6, treatment levels that do not share the same letter differed significantly at a 5% threshold. “NS” stands for “not significantly different”. In graphs 1, 2 and 3, the vertical dashed lines indicate the period of *D. radicum* egg laying.

The CWM carabid body length did not depend on soil tillage treatment ( $\chi^2 = 2.33$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.311$ ; Figure 56). However, tillage treatment did significantly affect the proportion of carabids overwintering at least partly as larvae ( $\chi^2 = 44.33$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ): this proportion was significantly lower in the tents set up in the “only harrowed” treatment than in the two others (“plowed and harrowed” vs. “only harrowed”:  $z.ratio = -7.19$ ,  $P < 0.001$ ; “only harrowed” vs. “no-tillage”:  $z.ratio = 4.78$ ,  $P < 0.001$ ; “plowed and harrowed” vs. “no-tillage”:  $z.ratio = -1.61$ ,  $P = 0.239$ ; Figure 56). *Trechus* gr. *quadristriatus* ( $85.9\% \pm 1.4\%$ ) was highly dominant in this group of carabid species that overwintered at least partly as larvae .

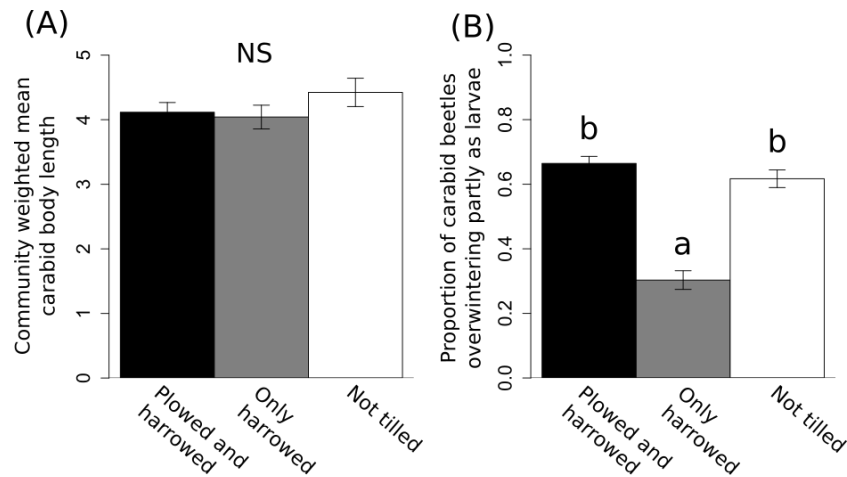


Figure 56: Community weighted mean body length ( $\pm$  SE; 1) and proportion of carabid beetles overwintering at least partly as larvae (prop  $\pm$  SE; 2) calculated on the cumulative number of carabid beetles trapped per tent from March 30<sup>th</sup> to June 27<sup>th</sup>. Black, grey or white bars indicate plots that were plowed and harrowed, only harrowed or not tilled, respectively. Treatment levels that do not share the same letter differed significantly at a 5% threshold . “NS” stands for “not significantly different”.

Finally, the number of carabid species trapped per emergence tent did not differ between tillage treatments ( $\chi^2 = 0.82$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.664$ ; Figure 57). However, the Shannon index varied significantly ( $\chi^2 = 12.89$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.001$ ), with a higher index in the only harrowed treatment than in the plowed and harrowed treatment (“plowed and harrowed” vs. “only harrowed”:  $t.ratio = -3.58$ ,  $P = 0.007$ ; “plowed and harrowed” vs. “no-tillage”:  $t.ratio = -1.67$ ,  $P = 0.245$ ; “only harrowed” vs. “no-tillage”:  $t.ratio = 1.83$ ,  $P = 0.191$ ; Figure 57).

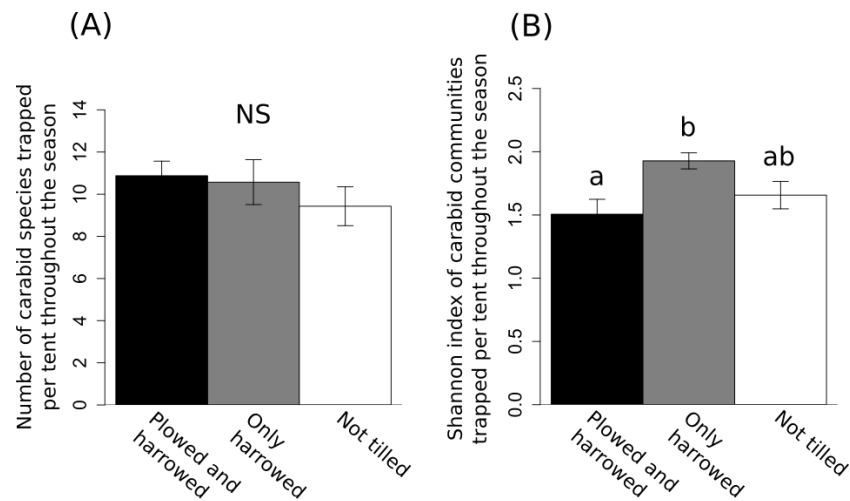


Figure 57: Mean number of carabid species ( $\pm$  SE; 1) and mean Shannon index ( $\pm$  SE; 2) calculated on the cumulative number of carabid beetles trapped per tent from March 30<sup>th</sup> to June 27<sup>th</sup>. Black, grey or white bars indicate plots that were plowed and harrowed, only harrowed or not tilled, respectively. Treatment levels that do not share the same letter differed significantly at a 5% threshold. “NS” stands for “not significantly different”.

### 3.2 *Delia radicum* eggs and pupae

The number of eggs laid per plant did not differ significantly between tillage treatments ( $\chi^2 = 4.52$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.104$ ) although there was a tendency toward a lower amount in the “no-tillage” treatment (Figure 58).

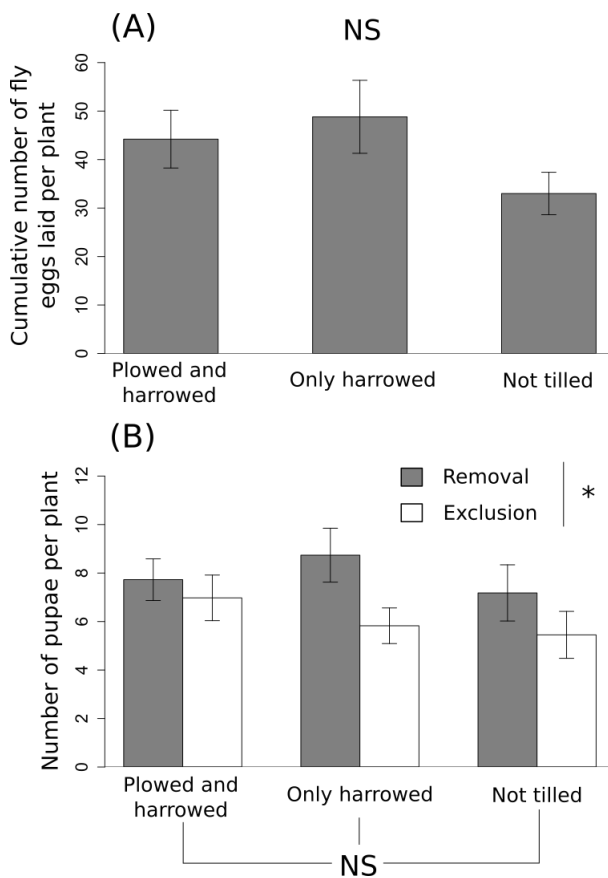


Figure 58: Mean cumulative number ( $\pm$  SE) of fly eggs laid per plant (1) and mean number ( $\pm$  SE) of pupae collected per plant at harvest (2) in all tillage treatments. Grey bars indicate the removal treatment and white bars the exclusion treatment. The asterisk and “NS” indicate the significance of differences between treatments ( $* < 0.050 < NS$ ).



Almost all collected pupae ( $98.4\% \pm 0.3\%$  of the 1740 collected pupae) belonged to *D. radicum* species, hence confirming that this fly was the predominant species attacking broccoli roots in the plots. We collected significantly more pupae in the “removal” than in the “exclusion” treatment ( $\chi^2 = 6.25$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.012$ , Figure 58). However, no significant effects of soil tillage treatment or of its interaction with the removal treatment on the number of collected pupae were observed (tillage:  $\chi^2 = 2.16$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.339$ ; interaction:  $\chi^2 = 0.85$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.653$ ). The number of pupae was reduced on average by 22.7% in the presence of ground-dwelling predators. The number of collected pupae did not depend significantly on plant mortality ( $\chi^2 = 0.97$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.324$ ).

### 3.3 Injuries to plant roots and plant biomass

*D. radicum* larvae inflicted significantly more root injuries in the “removal” than the “exclusion” treatment ( $\chi^2 = 9.15$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.002$ , Figure 59) but there was again no significant difference among soil tillage treatments ( $\chi^2 = 1.47$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.479$ ) and no interaction between these two factors ( $\chi^2 = 3.49$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.175$ ). Root injuries were significantly higher on dead plants than on living plants ( $\chi^2 = 28.30$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). Globally, feeding *D. radicum* larvae had killed 5.1% ( $\pm 0.7\%$ ) of plants by the final sampling date. The proportion of plants killed by *D. radicum* depended on the tillage treatment ( $\chi^2 = 27.47$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ): it was significantly higher in the “plowed and harrowed” treatment than in the other two conditions (“plowed and harrowed” vs. “only harrowed”:  $z.ratio = -4.73$ ,  $P < 0.001$ ; “plowed and harrowed” vs. “no-tillage”:  $z.ratio = -3.28$ ,  $P = 0.003$ ; “only harrowed” vs. “no-tillage”:  $z.ratio = 1.55$ ,  $P = 0.268$ ; Figure 59). It was also significantly higher in the “removal” than in the “exclusion” treatment ( $\chi^2 = 3.97$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.046$ ) and there was no interaction between these two factors ( $\chi^2 = 2.07$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.355$ ).

Finally, the biomass produced per surviving plant also depended on the tillage treatment ( $\chi^2 = 12.38$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.002$ ; Figure 59) and was significantly higher in the “plowed and harrowed” treatment than in the “only harrowed” plots ( $t.ratio = 3.31$ ,  $P = 0.022$ ). Plant biomass in the “no-tillage” treatment was intermediate and was not significantly different to the other two (“plowed and harrowed” vs. “no-tillage”:  $t.ratio = 0.93$ ,  $P = 0.636$ ; “only harrowed” vs. “no-tillage”:  $t.ratio = -2.45$ ,  $P = 0.083$ ). Predator treatment did not have an effect ( $\chi^2 = 0.25$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.618$ ) and there was no interaction between these two factors ( $\chi^2 = 0.90$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.636$ ).

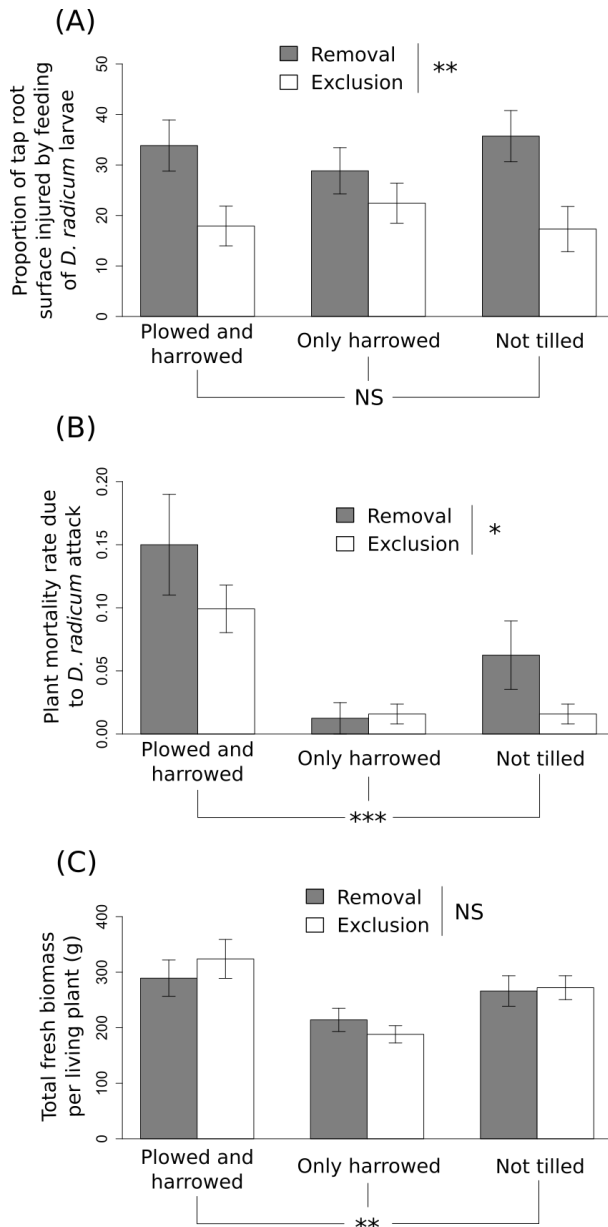


Figure 59: Mean proportion ( $\pm$  SE) of the tap root surface attacked by *D. radicum* larvae (1); proportion of plants ( $\pm$  SE) killed by feeding *D. radicum* larvae (2) and total biomass (above ground + roots, in grams) per plant that were alive at soil sampling date (3). Grey bars indicate the removal treatment and white bars the exclusion treatment. The asterisks and “NS” indicate the significance of differences: (0<\*\*\*<0.001<\*\*<0.010<\*<0.050<NS).

## 4 Discussion

In this study, we showed that the direct effect of soil tillage on the density of emerging arthropods was weak and did not fit the expected gradient of disturbance. Consistently, the level of pest removal due to the activities of ground dwelling predators did not differ significantly between tillage treatments and tillage treatment did not affect the severity of root injuries either. However, regardless of tillage practice, our results showed that ground dwelling predators were responsible for a significant control of *D. radicum* and in turn lower plant mortality rates, which is a significant regulation service.

### 4.1 Emergence of ground dwelling predators

In the present study, tillage treatment did not have an impact on either the abundance of carabids or spiders. Emerging staphylinid abundance was unexpectedly higher when the soil was tilled than when it was not. These results are not in agreement with the general consensus

that soil tillage decreases ground dwelling arthropod abundance (see the reviews of Wardle 1995; Kladvik 2001; Rusch *et al.* 2010). However, as we mentioned in the introduction, most studies did not distinguish between the direct and indirect effects of soil tillage. We thus suggest that the discrepancy between our results and previous reports is due to the removal of indirect effects in our experimental setup. Thorbek & Bilde (2004) also found, in a similar context, that the effects of soil tillage were mostly indirect. In their study, however, the assessment of direct effects was based on one week of trapping right after tillage, which meant that the direct effects of tillage on larval overwinterers, that only emerge at the end of the spring, was not quantified. Our results confirm that the direct effects of soil tillage over a longer period on ground dwelling arthropod emergence are weak. Concerning the surprising positive effect of tillage on emerging staphylinid density, we suggest that the crumbled structure of the soil surface possibly makes it easier for emerging staphylinids to reach the soil surface.

Although there was no effect of soil tillage on overall carabid density, we showed that the balance between the species that overwinter only as adults and those that overwinter partly as larvae depended on soil tillage. Our results suggest that overwintering larvae are more sensitive than adults to the rotary harrow, but not if the field is previously plowed. This indicates that the direct effects of soil tillage on carabid beetles depend on their overwintering stage, but may also depend on the type of soil disturbance (plowing had no effect on either adults or larvae) and even on the sequence of applied practices (the negative effect of harrowing was suppressed when applied after plowing). Purvis & Fadda (1996) also showed that carabid larvae were more sensitive than adults to soil tillage, but their conclusions were made for different reasons: they observed that plowing had a varying effect depending on the time of the operation. Our results suggest that the deepest tillage operation (*i.e.* often plowing) is not necessarily the most injuring and could even have a protective effect on overwintering larvae against more damaging practices. Indeed, some overwintering larvae live at a shallow depth, as shown for *Pseudoophonus rufipes* for instance (10-15cm in Hartke *et al.* 1998), and thus could have been buried by plowing (see Roger-Estrade *et al.* 2001 for a detailed study of soil partial inversion following plowing) and thereby protected from the subsequent harrow.

Finally, we showed that the number of carabid species did not differ between tillage treatments, but that the Shannon index was higher in the plots that were only harrowed compared to those that were plowed and harrowed. This indicates that carabid communities were more balanced under less severe tillage conditions, *i.e.* that *T. quadristriatus* was less dominant in the plots that were only harrowed.

#### 4.2 Natural regulation process and service

In this study, the use of partially buried barriers around experimental subplots allowed us to avoid the confounding effect of immigrating ground dwelling arthropods from field borders. We thus quantified the efficiency of the ground dwelling predators that overwintered inside the field. We found that the number of pupae per plant was reduced on average by about 20% in the presence of locally emerging ground dwelling predators, suggesting that the predators that overwintered inside the field played a significant role in the natural regulation of the cabbage root fly. Furthermore, this natural regulation resulted in reduced root injuries and plant mortality, meaning that ground dwelling predators provided a significant natural

regulation service (Boyd & Banzhaf 2007). These findings are important as few studies have investigated the effect of natural enemies on pest populations, pest injuries and final plant damage at the same time (Symondson *et al.* 2002; Macfadyen *et al.* 2015).

On the other hand, the number of pests suppressed or the level of root injuries did not differ between tillage treatments. The ground dwelling predators that overwintered inside the field therefore provided the same level of regulation in every tillage condition. This is consistent with the limited effect of soil tillage on the emergence of the ground dwelling arthropods present. Indeed, there were only three metrics that differed among tillage treatments: the overwintering traits of carabids, their Shannon diversity and the density of emerging staphylinids. The former two were related to the massive emergence of *T. quadristriatus*, a species that emerged too late to contribute to *D. radicum* egg predation. Concerning staphylinids, we suggest that either they were not *D. radicum* egg predators and therefore did not contribute much to *D. radicum* natural regulation or that the species trapped here are good flyers (*e.g.* Levesque & Levesque 1995) that possibly dispersed by air after emergence. This is supported by the fact that almost all were trapped in the top collectors. However, a surprisingly high proportion of carabids and spiders, that are mostly ground dwellers (Nyffeler & Benz 1987; Kendall 2003), was also found in the emergence tent top collectors. Thus this location probably does not reflect the natural dispersal behavior of the arthropods but could be biased by the tent setup itself, from which arthropods could not escape via the ground. In contrast, soil tillage had no effect on two characteristics of carabid communities which potentially determine their predation potential : i/ carabid body size, which is probably a key factor determining both the functional response (*i.e.* the amount of prey consumed per predator in controlled conditions) of predators (Finch 1996; Ball *et al.* 2015) and their level of specialization on several different types of prey (Brose *et al.* 2006; Honek *et al.* 2007) ; and ii/ carabid abundance, especially at the appropriate time for *D. radicum* regulation (*i.e.* at the beginning of egg laying; Mesmin *et al.* in press). Carabid beetle abundance was unaffected because early emerging species overwintered as adults and did not suffer from tillage.

Finally, plant mortality was higher in the plowed and harrowed treatment than in the other tillage treatments, whereas plant biomass was higher in this treatment than in the only harrowed treatment. Plant damage was therefore highest in the best plant growing conditions. This result is therefore surprising, as we generally expect plant tolerance to increase when growing conditions improve (Maschinski & Whitham 1989; Verdugo *et al.* 2016). We suggest that it resulted from an additional aphid infestation, which was more severe on plants in the plowed and harrowed fields than in the two other plots for most of the study (results not shown).

#### 4.3 Conclusion

In this study, soil tillage before crop establishment did not have a significant impact on the natural regulation of *D. radicum* in spring broccoli. This finding is consistent with the fact that the ground dwelling predators that are likely to provide the service in spring did not suffer from soil tillage. However, we showed that shallow tillage affected the species that overwinter partly as larvae, suggesting that the natural regulation services these species provide later in summer and autumn crops could be weakened. Furthermore, the harmlessness of plowing *vs.* the deleterious effect of harrowing on these taxa raises the question of the relative impact, on

ground dwelling predators, of one deep soil disturbance vs. the multiple shallow disruptions that can be necessary to control weeds in no-plow systems.

### **Acknowledgements**

We thank Marie Vincent and Paul Adam for their helpful contribution to the field work. We thank Franck Duval for sorting and identifying the arthropods. We thank the “*Unité Expérimentale de la Motte*” (INRA, Le Rheu) for the setup of the experimental field. We thank Dr. Leigh Gebbie who revised the English of this manuscript.

### **Financial support**

This work was supported by the *Chaire AEI* (grant number 2016 0190) and the *Région Bretagne* (grant number 0461/COH14000/00001042).

### **Conflicts of interest**

None

## 5 References

- Andersen, A., Hansen, Å.G., Rydland, N. & Øyre, G. (1983). Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallén (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments. *J. Appl. Entomol.*, 95, 499–506.
- Baguette, M. & Hance, T. (1997). Carabid Beetles and Agricultural Practices: Influence of Soil Ploughing. *Biol. Agric. Hortic.*, 15, 185–190.
- Ball, S.L., Woodcock, B.A., Potts, S.G. & Heard, M.S. (2015). Size matters: Body size determines functional responses of ground beetle interactions. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 621–628.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, 1–48.
- Blossey, B. & Hunt-Joshi, T.R. (2003). Belowground Herbivory by Insects: Influence on Plants and Aboveground Herbivores. *Annu. Rev. Entomol.*, 48, 521–547.
- Boyd, J. & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecol. Econ.*, Ecological Economics of Coastal Disasters, 63, 616–626.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., *et al.* (2006). Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, 87, 2411–2417.
- Cárcamo, H.A. (1995). Effect of tillage on ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a farm-scale study in central Alberta. *Can. Entomol.*, 127, 631–639.
- Cárcamo, H.A., Niemalä, J.K. & Spence, J.R. (1995). Farming and ground beetles: effects of agronomic practice on populations and community structure. *Can. Entomol.*, 127, 123–140.
- Christensen, R.H.B. (2015). ordinal - Regression models for ordinal data.
- Coaker, T.H. & Williams, D.A. (1963). The Importance of Some Carabidae and Staphylinidae as Predators of the Cabbage Root Fly, *Erioischia Brassicae* (Bouché). *Entomol. Exp. Appl.*, 6, 156–164.
- Collier, R.H. & Finch, S. (1985). Thermal requirements for cabbage root fly, *Delia radicum*, development. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts' group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 21–25.
- Coombes, D.S. & Sotherton, N.W. (1986). The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Ann. Appl. Biol.*, 108, 461–474.
- Dosdall, L.M., Herbut, M.J. & Cowle, N.T. (1994). Susceptibilities of Species and Cultivars and Canola and Mustard to Infestation by Root Maggots (*Delia* spp.) (Diptera, Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 126, 251–260.
- El Titi, A. (2003a). Effects of soil tillage on invertebrates in soil ecosystems. In: *Soil Tillage in Agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 261–296.
- El Titi, A. (2003b). Implications of soil tillage for weed communities. In: *Soil Tillage in Agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 147–185.
- Estorgues, V. (2005). *Maladies et ravageurs des légumes de plein champ en Bretagne*. Chambres d'agriculture de Bretagne.
- Finch, S. (1996). Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 81, 199–206.
- Finch, S., Elliott, M.S. & Torrance, M.T. (1999). Is the parasitoid staphylinid beetle *Aleochara bilineata* an effective predator of the egg stage of its natural host, the cabbage root fly? *IOBCWPRS Bull.*, 22, 109–112.

- Finch, S. & Skinner, G. (1988). Mortality of the immature stages of the cabbage root fly. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts' group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 45–48.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Freuler, J. & Fischer, S. (1983). Le piège à oeufs, nouveau moyen de prévision d'attaque pour la mouche du chou, *Delia radicum* (*brassicae*) L. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.*, 15, 107–110.
- Gange, A.C. & Brown, V.K. (1989). Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia*, 81, 38–42.
- Hanson, H.I., Palmu, E., Birkhofer, K., Smith, H.G. & Hedlund, K. (2016). Agricultural Land Use Determines the Trait Composition of Ground Beetle Communities. *PLOS ONE*, 11, e0146329.
- Hartfield, C. & Finch, S. (2003). Releasing the rove beetle *Aleochara bilineata* in the field as a biological agent for controlling the immature stages of the cabbage root fly, *Delia radicum*. In: *IOBC/WPRS Bulletin - working group "integrated protection in field vegetable crops."* Stefan Vidal, Gödöllő (Hungary) and Krakow (Poland), pp. 127–133.
- Hartke, A., Drummond, F.A. & Liebman, M. (1998). Seed Feeding, Seed Caching, and Burrowing Behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer Larvae (Coleoptera: Carabidae) in the Maine Potato Agroecosystem. *Biol. Control*, 13, 91–100.
- Hatten, T.D., Bosque-Pérez, N.A., Labonte, J.R., Guy, S.O. & Eigenbrode, S.D. (2007). Effects of Tillage on the Activity Density and Biological Diversity of Carabid Beetles in Spring and Winter Crops. *Environ. Entomol.*, 36, 356–368.
- Henneron, L., Bernard, L., Hedde, M., Pelosi, C., Villenave, C., Chenu, C., *et al.* (2015). Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agron. Sustain. Dev.*, 35, 169–181.
- Hervé, M. (2017). RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions.
- Holland, J.M. (2004). The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 103, 1–25.
- Holland, J.M. & Luff, M.L. (2000). The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.*, 5, 109–129.
- Holland, J.M. & Reynolds, C.J.M. (2003). The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia*, 47, 181–191.
- Homburg, K., Homburg, N., Schäfer, F., Schuldt, A. & Assmann, T. (2014). Carabids.org – a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conserv. Divers.*, 7, 195–205.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.*, 8, 343–353.
- Hughes, R.D. (1959). The natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 343–357.
- Hughes, R.D. (1960). A method of estimating the numbers of cabbage root fly pupae in the soil. *Plant Pathol.*, 9, 15–17.
- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.
- Huwe, B. (2003). The role of soil tillage for soil structure. In: *Soil Tillage in Agroecosystems*. Adel El Titi, pp. 27–50.
- Kendall, D.A. (2003). Soil tillage and epigeal predatory arthropods. In: *Soil tillage in agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 297–342.

- Kladivko, E.J. (2001). Tillage systems and soil ecology. *Soil Tillage Res.*, XVth ISTRO Conference on Tillage at the Threshold of the 21st Century: Looking Ahead, 61, 61–76.
- Kosewska, A., Skalski, T. & Nietupski, M. (2014). Effect of conventional and non-inversion tillage systems on the abundance and some life history traits of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in winter triticale fields. *Eur. J. Entomol.*, 111, 669–676.
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 74, 187–228.
- Krooss, S. & Schaefer, M. (1998). The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 69, 121–133.
- Lenth, R.V. (2017). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G. & Moreno, C.R. (2009). Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 573–592.
- Levesque, C. & Levesque, G.-Y. (1995). Abundance, diversity and dispersal power of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in a raspberry plantation and adjacent sites in Eastern Canada. *J. Kans. Entomol. Soc.*, 68, 355–370.
- Lorenz, E. (1995). Mechanische Unkrautbekämpfungsverfahren in Zuckerrübenkulturen und ihre Nebenwirkungen auf Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) und andere epigäische Arthropoden. PhD thesis. Göttingen.
- Lövei, G.L. & Ferrante, M. (2017). A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions. *Insect Sci.*, 24, 528–542.
- Macfadyen, S., Davies, A.P. & Zalucki, M.P. (2015). Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale. *Insect Sci.*, 22, 20–34.
- Maschinski, J. & Whitham, T.G. (1989). The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing. *Am. Nat.*, 134, 1–19.
- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M. & Le Ralec, A. (in press). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. In: *IOBC/WPRS Bulletin*. Presented at the Integrated Protection in Field Vegetables, Richard Meadow, Switzerland.
- Nyffeler, M. & Benz, G. (1987). Spiders in natural pest control: A review. *J. Appl. Entomol.*, 103, 321–339.
- Pedigo, L.P., Hutchins, S.H. & Higley, L.G. (1986). Economic Injury Levels in Theory and Practice. *Annu. Rev. Entomol.*, 31, 341–368.
- Pekrun, C., El Titi, A. & Claupein, W. (2003a). Implications of Soil Tillage for Crop and Weed Seeds. In: *Soil Tillage in Agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 115–146.
- Pekrun, C., Kaul, H.-P. & Claupein, W. (2003b). Soil tillage for sustainable nutrient management. In: *Soil Tillage in Agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 83–113.
- Petersen, H. (2002). Effects of non-inverting deep tillage vs. conventional ploughing on collembolan populations in an organic wheat field. *Eur. J. Soil Biol.*, 38, 177–180.
- Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, Ó.B. & Bohan, D.A. (2017). Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 240, 45–53.
- Purvis, G. & Fadl, A. (1996). Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: A technique for studying the “productivity” of carabid habitats. *Ann. Zool. Fenn.*, 33, 215–223.
- Quinn, N.F., Brainard, D.C. & Szendrei, Z. (2016). The Effect of Conservation Tillage and Cover Crop Residue on Beneficial Arthropods and Weed Seed Predation in Acorn Squash. *Environ. Entomol.*, 45, 1543–1551.



- R core team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 36, 21–37.
- Roger, J.-L., Jambon, O. & Bouger, G. (2016). Clé de détermination des Carabidae - Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.
- Roger-Estrade, J., Colbach, N., Leterme, P., Richard, G. & Caneill, J. (2001). Modelling vertical and lateral weed seed movements during mouldboard ploughing with a skimmer. *Soil Tillage Res.*, 63, 35–49.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 250–259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. In: *Advances in Agronomy, Vol 109* (ed. Sparks, D.L.). Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 219–259.
- Savage, J., Fortier, A.-M., Fournier, F. & Bellavance, V. (2016). Identification of *Delia* pest species (Diptera: Anthomyiidae) in cultivated crucifers and other vegetable crops in Canada. *Can. J. Arthropod Identif.*
- Shuster, W.D. & Edwards, C.A. (2003). Interactions between tillage and earthworms in agroecosystems. In: *Soil Tillage in Agroecosystems, Advances in Agroecology*. Adel El Titi, pp. 229–260.
- Speight, M.R. & Lawton, J.H. (1976). The influence of weed-cover on the mortality imposed on artificial prey by predatory ground beetles in cereal fields. *Oecologia*, 23, 211–223.
- Starica, J.A., Burford, P.M., Allmaras, R.R. & Nelson, W.W. (1990). Tracing the vertical Distribution of Simulated Shattered Seeds as Related to Tillage. *Agron. J.*, 82, 1131–1134.
- Stinner, B.R. & House, G.J. (1990). Arthropods and Other Invertebrates in Conservation-Tillage Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 35, 299–318.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002). Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Tamburini, G., De Simone, S., Sigura, M., Boscutti, F. & Marini, L. (2016). Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control. *J. Appl. Ecol.*, 53, 233–241.
- Thorbek, P. & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *J. Appl. Ecol.*, 41, 526–538.
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L. & Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic Appl. Ecol.*, 14, 235–245.
- Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C. & Petit, S. (2014). The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 188, 40–47.
- Verdugo, J.A., Francis, F. & Ramirez, C.C. (2016). A review on the complexity of insect-plant interactions under varying levels of resources and host resistance: the case of *Myzus persicae-Prunus persica*. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 20, 533–541.
- Wardle, D.A. (1995). Impacts of Disturbance on Detritus Food Webs in Agro-Ecosystems of Contrasting Tillage and Weed Management Practices. In: *Advances in Ecological Research* (eds. Begon, M. & Fitter, A.H.). Academic Press, pp. 105–185.

- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S. & Palm, C.A. (2015). Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.*, 30, 531–539.
- Zadoks, J.C. (1985). On the Conceptual Basis of Crop Loss Assessment: The Threshold Theory. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 23, 455–473.
- Zou, Y., de Kraker, J., Bianchi, F.J.J.A., van Telgen, M.D., Xiao, H. & Van der Werf, W. (2017). Video monitoring of brown planthopper predation in rice shows flaws of sentinel methods. *Sci. Rep.*, 7, 42210.

## 6 Supplementary materials

Table S 9: Table of species traits used in the article. Mean body length was taken from Roger *et al.* (2016) by averaging minimum and maximum body lengths. The overwintering stage was taken from Ribera *et al.* (1999) and from the public database carabids.org (Homburg *et al.* 2014).

| Species                           | Body length (mm) | Overwintering stage |
|-----------------------------------|------------------|---------------------|
| <i>Acupalpus dubius</i>           | 2,75             | A                   |
| <i>Acupalpus elegans</i>          | 4                | A                   |
| <i>Acupalpus meridianus</i>       | 3,5              | A                   |
| <i>Amara aenea</i>                | 7                | A                   |
| <i>Agonum muelleri</i>            | 7,5              | A                   |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>        | 8                | A                   |
| <i>Asaphidion gr. flavipes</i>    | 4                | A                   |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>  | 3,25             | A                   |
| <i>Demetrias atricapillus</i>     | 5                | A                   |
| <i>Harpalus affinis</i>           | 10,5             | AL                  |
| <i>Harpalus distinguendus</i>     | 10               | A                   |
| <i>Metallina lampros</i>          | 3,75             | A                   |
| <i>Metallina properans</i>        | 4                | A                   |
| <i>Microlestes maurus</i>         | 2,5              | A                   |
| <i>Microlestes minutulus</i>      | 2,8              | A                   |
| <i>Nebria brevicollis</i>         | 11,5             | AL                  |
| <i>Nebria salina</i>              | 11               | AL                  |
| <i>Ocydromus femoratus</i>        | 5                | -                   |
| <i>Paratachys bistriatus</i>      | 2,15             | -                   |
| <i>Philochthus biguttatus</i>     | 3,75             | A                   |
| <i>Phyla obtusa</i>               | 2,75             | A                   |
| <i>Poecilus cupreus</i>           | 11               | A                   |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>      | 13,5             | AL                  |
| <i>Pterostichus melanarius</i>    | 15,5             | AL                  |
| <i>Stenolophus teutomus</i>       | 5,5              | A                   |
| <i>Syntomus obscuropunctatus</i>  | 3,25             | A                   |
| <i>Syntomus foveatus</i>          | 3,25             | A                   |
| <i>Trechus gr. quadristriatus</i> | 3,5              | AL                  |

Table S 10: List of the carabid species trapped in emergence tents from the 30<sup>th</sup> of March to the 27<sup>th</sup> of June in their order of dominance and proportion of individuals trapped in the top collector. When this ratio was lower than 0.25, the symbol  $\searrow$  was attributed to the species; when it was higher than 0.75, the symbol  $\nearrow$  was attributed to the species and when it was between 0.25 and 0.75, “-” was used to indicate that there was not marked preference.

| Carabid species                          | Total number of individuals trapped | Proportion of individuals trapped in the top tent collector |            |
|--|-------------------------------------|---|------------|
| <i>Trechus</i> gr. <i>quadristriatus</i> | 504                                 | 0,80  | $\nearrow$ |
| <i>Phyla obtusa</i>                      | 133                                 | 0,10  | $\searrow$ |
| <i>Acupalpus meridianus</i>              | 127                                 | 0,96  | $\nearrow$ |
| <i>Philochthus biguttatus</i>            | 57                                  | 0,82  | $\nearrow$ |
| <i>Pterostichus melanarius</i>           | 49                                  | 0,14  | $\searrow$ |
| <i>Bembidion quadrimaculatum</i>         | 32                                  | 0,78  | $\nearrow$ |
| <i>Acupalpus dubius</i>                  | 22                                  | 0,91  | $\nearrow$ |
| <i>Harpalus affinis</i>                  | 19                                  | 0,16  | $\searrow$ |
| <i>Paratachys bistratus</i>              | 19                                  | 0,95  | $\nearrow$ |
| <i>Metallina lampros</i>                 | 18                                  | 0,56  | -          |
| <i>Acupalpus elegans</i>                 | 12                                  | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Syntomus obscuroguttatus</i>          | 11                                  | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Metallina properans</i>               | 8                                   | 0,25  | -          |
| <i>Microlestes minutulus</i>             | 8                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Nebria brevicollis</i>                | 6                                   | 0,17  | $\searrow$ |
| <i>Poecilus cupreus</i>                  | 6                                   | 0,17  | $\searrow$ |
| <i>Anchomenus dorsalis</i>               | 5                                   | 0,80  | $\nearrow$ |
| <i>Microlestes maurus</i>                | 5                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Notiophilus biguttatus</i>            | 4                                   | 0,50  | -          |
| <i>Nebria salina</i>                     | 3                                   | 0,67  | -          |
| <i>Stenolophus teutomus</i>              | 3                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Amara aenea</i>                       | 2                                   | 0,50  | -          |
| <i>Demetrias atricapillus</i>            | 2                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Notiophilus quadripunctatus</i>       | 2                                   | 0,50  | -          |
| <i>Ocydromus femoratus</i>               | 2                                   | 0,50  | -          |
| <i>Agonum muelleri</i>                   | 1                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Asaphidion</i> gr. <i>flavipes</i>    | 1                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Calathus fuscipes</i>                 | 1                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Harpalus distinguendus</i>            | 1                                   | 1,00  | $\nearrow$ |
| <i>Parophonus maculicornis</i>           | 1                                   | 0,00  | $\searrow$ |
| <i>Pseudoophonus rufipes</i>             | 1                                   | 0,00  | $\searrow$ |
| <i>Syntomus foveatus</i>                 | 1                                   | 1,00  | $\nearrow$ |

## Complément à l'article 5 : L'intensité du travail du sol impacte-t-elle la régulation des populations de pucerons ?

### 1 Matériels et méthodes

Le dispositif expérimental est le même que celui présenté dans l'article 5. Chaque semaine, du 13 mai (début d'infestation des brocolis) au 24 juin, les pucerons vivants et les momies ont été dénombrés. Le nombre de plants sur lesquels ce comptage a eu lieu a varié selon la session de comptage, en fonction de la durée nécessaire au dénombrement (fonction de la taille des colonies) et du nombre de personnes effectuant le comptage (Tableau 9). Les mêmes brocolis ont été sélectionnés d'une session à l'autre pour les comptages, sauf en cas de dépérissement du brocoli ou en cas de fort retard de croissance. Comme pour l'essai mené en 2015, les colonies de *Brevicoryne brassicae* ont atteint au cours de la saison des tailles ne permettant plus de compter chaque puceron individuellement dans un temps raisonnable et la méthode des gabarits présentée en méthodes expérimentales générales a été utilisée.

Tableau 9 : Nombre de brocolis sur lesquels ont été comptés les pucerons pour chaque session et pour chaque modalité expérimentale.

| Session | Défaunage     |                  |                       | Exclusion     |                  |                       |             |
|---------|---------------|------------------|-----------------------|---------------|------------------|-----------------------|-------------|
|         | Labouré hersé | Uniquement hersé | Pas de travail du sol | Labouré hersé | Uniquement hersé | Pas de travail du sol |             |
| 05-13   | 4             | 4                | 4                     | 20            | 20               | 16                    | 1 compteur  |
| 05-20   | 4             | 4                | 4                     | 20            | 18               | 17                    |             |
| 05-27   | 4             | 4                | 4                     | 20            | 20               | 20                    |             |
| 06-03   | 16            | 19               | 16                    | 27            | 31               | 27                    | 2 compteurs |
| 06-10   | 17            | 18               | 19                    | 18            | 18               | 19                    |             |
| 06-16   | 17            | 20               | 21                    | 18            | 21               | 19                    |             |
| 06-24   | 20            | 20               | 20                    | 20            | 20               | 20                    |             |

#### 1.1 Analyse des données

Le logiciel R (R core team 2017) a été utilisé pour toutes les analyses décrites ci-dessous.

##### 1.1.1 Transformation préalable des données de comptage

A partir du 3 juin, deux personnes ont effectué les comptages. Nous savons des expériences précédentes que le nombre de pucerons dénombré peut fortement varier selon la personne effectuant le comptage. Pour pouvoir utiliser les données des deux compteurs dans une même analyse, 12 brocolis ont été comptés par ces deux expérimentateurs (2 par préparation de sol et par modalité de défaunage), afin d'obtenir un jeu de données de calibration. Nous avons établi une formule permettant de « corriger » les données du second compteur par rapport à celles du compteur de référence (effectuant les comptages depuis le début) à partir de ce jeu de calibration. Les données du compteur de référence ont été modélisées par une loi négative binomiale (lien log appliqué à la donnée « x+1 » ; package 'lme4', Bates *et al.* 2015). La régression a été effectuée sur les données du second compteur ayant subies la même transformation (*i.e.*  $\log(x+1)$ ). Nous avons enfin considéré la session de comptage en variable

explicative, pouvant donc modifier l'ordonnée à l'origine et la pente de la relation entre les deux comptages. Pour évaluer la qualité de la régression établie, nous avons calculé le coefficient de régression suggéré par Nakagawa & Schielzeth (2013) pour les modèles linéaires généralisés :  $R^2 = 1 - \frac{\text{Déviance du modèle utilisé}}{\text{Déviance du modèle nul}}$  les déviiances étant fournies dans le « summary » du modèle utilisé. La même méthode a été utilisée pour corriger les comptages de momies.

Pour les pucerons vivants comme pour les momies, les données du second compteur sont significativement corrélées avec celles du compteur de référence ( $\chi^2 = 102.53$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$  et  $\chi^2 = 142.68$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$  respectivement ; Figure 60). L'interaction avec la session est significative pour les pucerons vivants ( $\chi^2 = 14.13$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.003$ ) mais pas pour les momies ( $\chi^2 = 2.27$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.517$ ). Dans les deux cas, le coefficient de corrélation est particulièrement élevé : 82% pour les pucerons vivants et 81% pour les momies. Les données du second compteur (hors jeu de calibration) ont donc été corrigées à partir des régressions ainsi établies. Parmi les données de calibration, seuls les comptages du compteur de référence ont été conservés pour les analyses présentées ensuite.

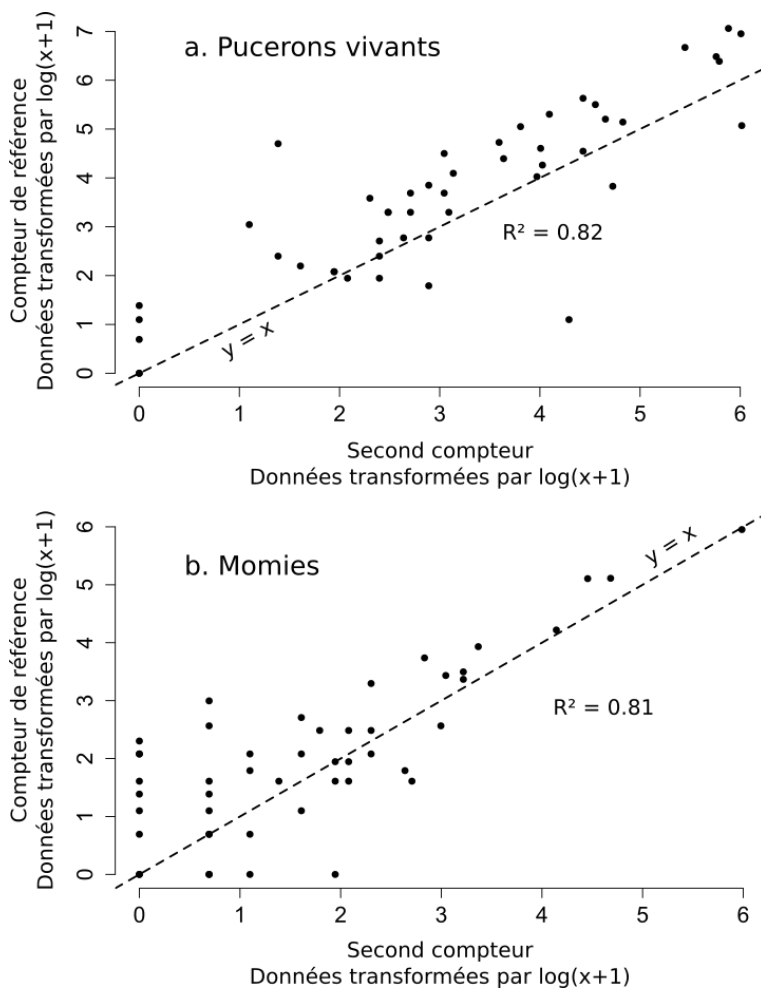


Figure 60 : Corrélation entre les comptages effectués par le compteur de référence et le second compteur sur le nombre de pucerons vivants (a) et sur le nombre de momies (b, i.e. pucerons parasités). Les données de chaque compteur ont été modifiées par la fonction  $\log(x+1)$ .

### 1.1.2 Analyse des données

Nous avons testé l'effet du temps, de la préparation de sol, de la modalité de défaunage, et de leurs interactions sur le nombre de pucerons vivants par plant et sur le taux de parasitisme des pucerons. Pour cette dernière donnée, nous n'avons pas considéré les trois premières sessions de comptage, pour lesquelles presque aucune momie n'avait été trouvée. Dans ces deux modèles, nous avons inclus un effet aléatoire sur l'identifiant du brocoli afin de considérer la répétition de mesures sur les mêmes plants (Faraway 2006). Enfin nous avons analysé les densités d'arthropodes collectés dans les tentes à émergence durant la période d'intérêt pour la régulation des pucerons (correspondant à la période de comptage des pucerons). Nous avons testé l'effet de la préparation de sol sur les densités cumulées, par tente à émergence, de carabes, de staphylins et d'araignées. Pour tous ces modèles, nous avons intégré un effet aléatoire sur le bloc pour considérer une possible corrélation spatiale entre les données. Pour chaque modèle, les résidus ont été inspectés et les données aberrantes ont été retirées pour respecter les hypothèses de normalité et d'homoscédasticité.

Les données ont été modélisées avec des modèles linéaires généralisés mixtes avec une distribution des résidus normale (variable réponse : densité cumulée de staphylins), poissonnienne (variable réponse : nombre de pucerons vivants) négative binomiale (variables réponses : densité cumulée de carabes ; densité cumulée d'araignées) ou binomiale (variable réponse : taux de parasitisme des pucerons) avec si nécessaire inclusion d'un effet aléatoire sur l'individu statistique pour considérer la surdispersion (Hervé 2016). La significativité des effets fixes a été testée par des tests du  $\chi^2$  de Wald (fonction 'Anova', package 'car', Fox & Weisberg 2011). Des comparaisons deux-à-deux des moyennes marginales prédites (fonction 'emmeans', package 'emmeans', Lenth 2017) ont été réalisées pour comparer les trois modalités de travail du sol.

## 2 Résultats

### 2.1 Dynamique des populations de pucerons

Dans cet essai, 92 % des 79464 pucerons dénombrés appartenaient à l'espèce *Brevicoryne brassicae* et les 8 % restants appartenaient à l'espèce *Myzus persicae*. Le nombre de pucerons vivants dépend significativement de la préparation de sol et l'interaction avec la date de comptage est significative (Tableau 10). Cela correspond à un nombre plus important de pucerons en modalité « labouré et hersé » que dans les deux autres lors des comptages des 3, 10 et 16 juin (Figure 61) mais à un nombre équivalent de pucerons dans les différentes modalités de préparations de sol en début (du 13 au 27 mai) et en fin (24 juin) de suivi. Le nombre de pucerons vivants n'est pas significativement impacté par la modalité de défaunage ni par aucune interaction avec les autres variables (Tableau 10 ; Figure 61). Les données météorologiques de la station voisine (1.6 km) indiquent de fortes pluies les 13 et 14 juin, avec en cumulé 34mm de précipitations sur ces deux jours. Lors de la session de comptage suivante (16 juin), une proportion importante de pucerons (environ 50 % à l'intérieur des colonies denses de *B. brassicae*, pas de quantification précise) était infectée par des champignons entomopathogènes.

Tableau 10 : Détails des tests du  $\chi^2$  de Wald (type II) réalisés sur les effets du temps, de la préparation de sol, de la modalité de défaunage et de leurs interactions sur le nombre de pucerons vivants. Les p-valeurs en gras sont significatives ( $\alpha = 5\%$ ).

|  | $\chi^2$ | df | P              |
|--|----------|----|----------------|
| Date   | 767,99   | 6  | < <b>0,001</b> |
| Préparation de sol                                   | 26,74    | 2  | < <b>0,001</b> |
| Défaunage  | 0,09     | 1  | 0,765          |
| Interaction<br>Date : Préparation de sol             | 32,01    | 12 | <b>0,001</b>   |
| Interaction<br>Date : Défaunage                      | 6,89     | 6  | 0,331          |
| Interaction<br>Préparation de sol : Défaunage        | 3,27     | 2  | 0,195          |
| Interaction<br>Date : Préparation de sol : Défaunage | 14,13    | 12 | 0,292          |

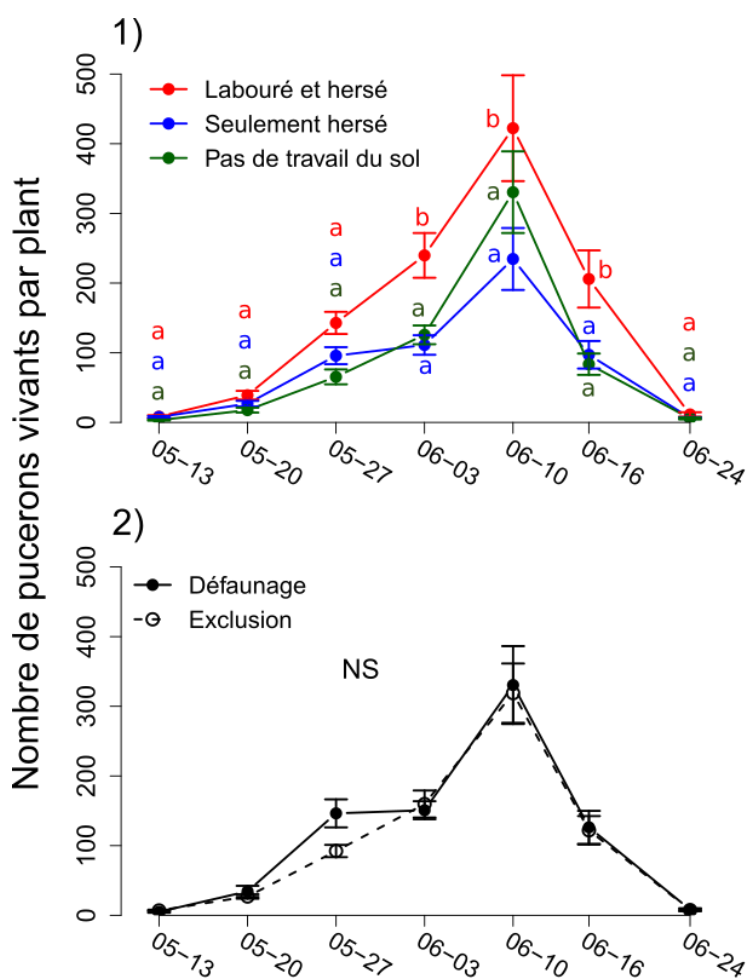


Figure 61 : Dynamique des populations de pucerons (moyenne  $\pm$  ES) dans les trois modalités de préparation de sol (labouré et hersé en rouge, uniquement hersé en bleu, pas de travail du sol en vert) quelle que soit la modalité de défaunage (**panneau 1**) et dans les deux modalités de défaunage (ronds et traits pleins : modalité « Défaunage » combinant barrières semi-enterrées et pièges Barber ; cercles vides et traits pointillés : modalité « Exclusion » avec simplement des barrières semi-enterrées autour des microparcelles) quelle que soit la préparation de sol (**panneau 2**). Pour chaque date, les points ne partageant pas la même lettre diffèrent significativement ( $P < 0,05$ , obtenu par 'emmeans'). « NS » pour « non significativement différent ».



## 2.2 Parasitisme des pucerons

Sur l'ensemble de la saison, le taux de parasitisme des pucerons ne dépend ni de la modalité de défaunage ni de la modalité de travail du sol (Tableau 11). L'interaction entre la préparation de sol et la date de comptage est toutefois significative (Tableau 11), avec un taux de parasitisme des pucerons supérieur en modalité « pas de travail du sol » par rapport à la modalité « uniquement hersé ».

Tableau 11 : Détails des tests du  $\chi^2$  de Wald (type II) réalisés sur les effets du temps, de la préparation de sol, de la modalité de défaunage et de leurs interactions sur le taux de parasitisme des pucerons. Les p-valeurs en gras sont significatives ( $\alpha = 5\%$ ).

|  | $\chi^2$ | df | P              |
|--|----------|----|----------------|
| Date   | 568,19   | 3  | < <b>0,001</b> |
| Préparation de sol                                   | 3,35     | 2  | 0,187          |
| Défaunage  | 0,31     | 1  | 0,579          |
| Interaction<br>Date : Préparation de sol             | 14,10    | 6  | <b>0,028</b>   |
| Interaction<br>Date : Défaunage                      | 7,20     | 3  | 0,066          |
| Interaction<br>Préparation de sol : Défaunage        | 3,83     | 2  | 0,147          |
| Interaction<br>Date : Préparation de sol : Défaunage | 13,47    | 6  | <b>0,036</b>   |

## 2.3 Émergence des prédateurs épigés

Durant la période de comptage des pucerons, les densités de carabes et de staphylins émergents sont significativement corrélées à la préparation de sol (Figure 63) : il y a plus de carabes émergents dans les microparcelles labourées et hersées que dans les microparcelles uniquement hersées ( $\chi^2 = 9.20$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.010$ ) et il y a moins de staphylins émergents dans les microparcelles non travaillées que dans les deux autres modalités ( $\chi^2 = 26.07$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Le nombre d'araignées collectées en tentes à émergence ne dépend pas de la préparation de sol ( $\chi^2 = 5.65$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.059$ ).

Parmi les carabes, les espèces les plus abondantes au début de la phase de croissance des populations de pucerons (du 10/05 au 07/06) sont *Trechus gr. quadristriatus* (22.3%  $\pm$  4.7%), *Acupalpus meridianus* (21.2%  $\pm$  4.7%) et *Phyla obtusa* (15.7%  $\pm$  4.9%). *Trechus gr. quadristriatus* devient ensuite largement dominant, représentant 72.7% ( $\pm$  2.2%) des communautés de carabes émergents (Figure 64).

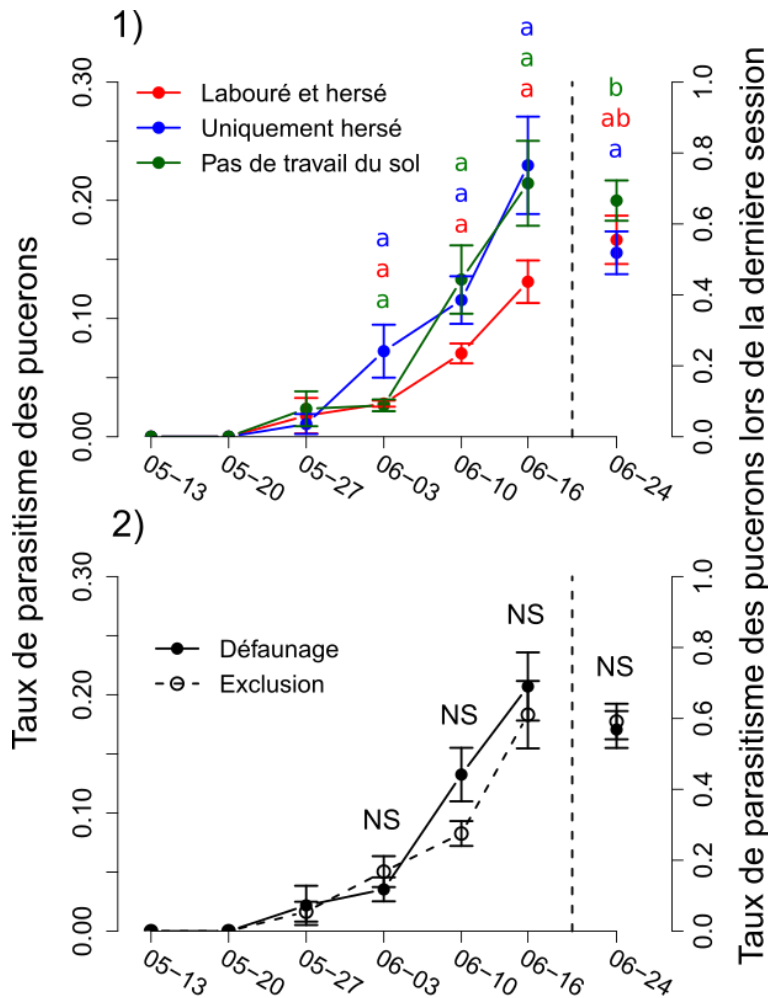


Figure 62 : Dynamique des populations de pucerons (moyenne  $\pm$  ES) dans les trois modalités de préparation de sol (labouré et hersé en rouge, uniquement hersé en bleu, pas de travail du sol en vert) quelle que soit la modalité de défaunage (**panneau 1**) et dans les deux modalités de défaunage (ronds et traits pleins : modalité « Défaunage » combinant barrières semi-enterrées et pièges Barber ; cercles vides et traits pointillés : modalité « Exclusion » avec simplement des barrières semi-enterrées autour des microparcelles) quelle que soit la préparation de sol (**panneau 2**). Pour chaque date, les points ne partageant pas la même lettre diffèrent significativement ( $P < 0.05$ , obtenu par 'emmeans'). « NS » pour « non significativement différent ».

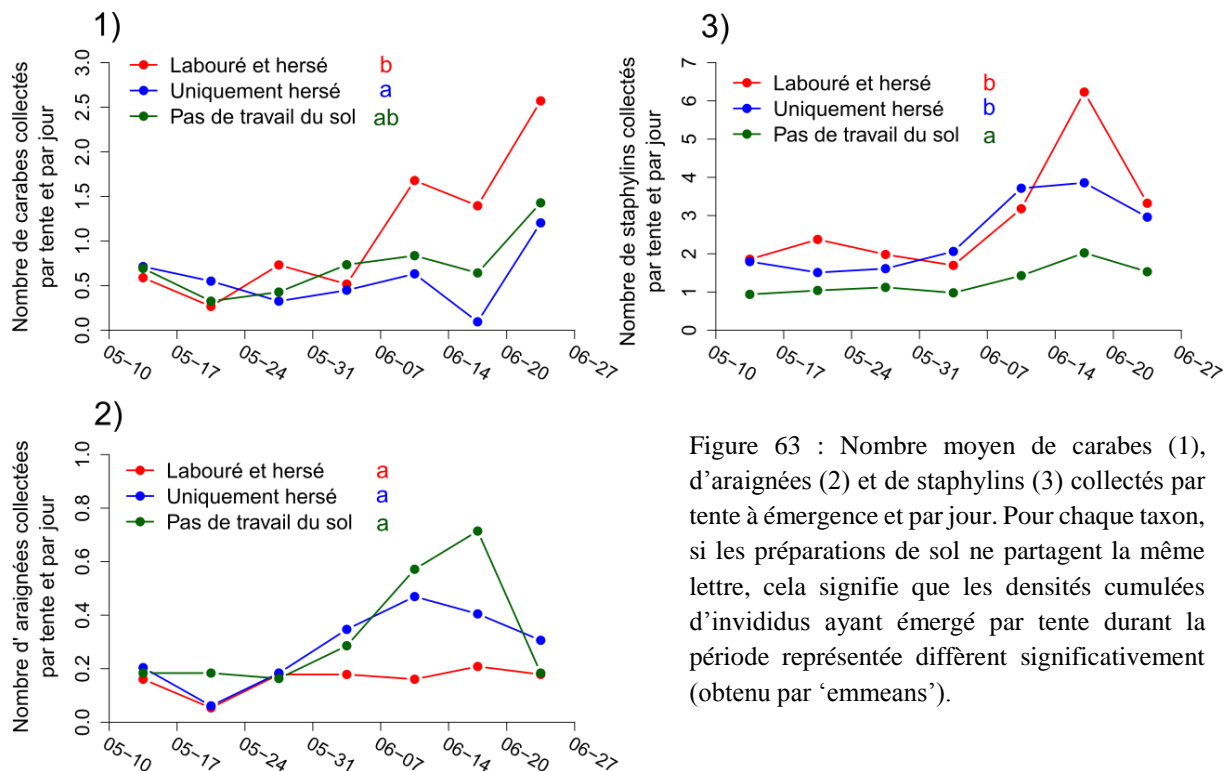


Figure 63 : Nombre moyen de carabes (1), d'araignées (2) et de staphylin collectés par tente à émergence et par jour. Pour chaque taxon, si les préparations de sol ne partagent la même lettre, cela signifie que les densités cumulées d'individus ayant émergé par tente durant la période représentée diffèrent significativement (obtenu par 'emmeans').

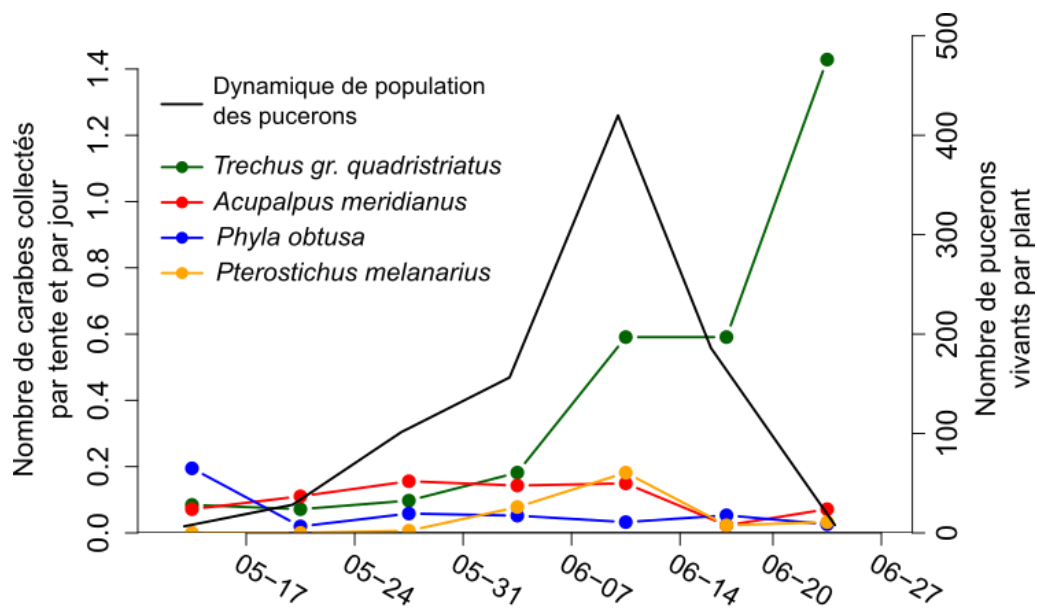


Figure 64 : Nombre moyen de carabes collectés par tente à émergence et par jour (toutes préparations de sol confondues) durant la période de comptage des pucerons (dynamique de populations en trait noir, moyenne de toutes les modalités) pour les espèces dont l'abondance cumulée représente au moins 5% du nombre total de carabes collectés sur la période représentée.

### 3 Discussion

Dans cette expérience, le nombre de pucerons vivants est globalement plus important en zone labourée et hersée, notamment autour du pic de population. Ce résultat ne semble pas expliqué par le parasitisme, qui ne diffère pas entre modalités de préparation de sol, ni par l'émergence des prédateurs épigés qui est équivalente dans les trois modalités jusqu'au 07/06. L'abondance supérieure de pucerons vivants en modalité « labouré et hersé » **pourrait provenir de meilleures conditions de croissance des plantes**, impactant positivement la fécondité des pucerons. En effet, nous avons vu dans l'article 5 que les brocolis cultivés en microparcelles labourées et hersées avaient produit des biomasses supérieures à ceux cultivés en microparcelles uniquement hersées (avec un niveau de croissance intermédiaire en modalité non travaillée). Cet ordre correspond bien à l'ordre des abondances en pucerons, notamment au pic de populations, le 10/06. Globalement, l'abondance de phytophages peu mobiles (comme les pucerons) sur une plante dépend du nombre d'individus infestant initialement les plantes ainsi que de la croissance des populations établies (Ekbom *et al.* 1992). Ici, les densités initiales de pucerons résultant de la colonisation des plantes par les individus ailés ne différaient pas entre modalités de préparation de sol, et ce jusqu'au 27 mai. Les écarts observés ensuite proviennent donc de **taux de croissance des populations différents**. On trouve dans la littérature deux grandes hypothèses concernant l'effet de la vigueur des plantes sur l'abondance des insectes phytophages. L'**hypothèse de vigueur des plantes** (Plant Vigor Hypothesis) suggère que les phytophages se concentrent sur les plantes les plus développées, possiblement parce que la ressource est de meilleure qualité (Price 1991; Cornelissen *et al.* 2008). A l'opposé, selon l'**hypothèse de stress des plantes** (Plant Stress Hypothesis) les phytophages sont plus abondants sur les plantes les plus faibles, du fait notamment d'une disponibilité accrue en nutriments (azote notamment, voir Gange & Brown 1989) et d'une concentration plus faible en composés de défense (White 1984; Cornelissen *et al.* 2008). Plusieurs méta-analyses montrent

que l'hypothèse de vigueur des plantes est plus généralement vérifiée que l'hypothèse de stress des plantes, en particulier pour ce qui concerne les phytophages se nourrissant de sève comme les pucerons (Huberty & Denno 2004; Cornelissen *et al.* 2008), ce que corroborent nos résultats.

Dans cette étude, **le retrait des prédateurs épigés n'a pas d'effet sur le nombre de pucerons vivants par plant**, contrairement aux résultats obtenus sur le même site les deux années précédentes. **Une explication pourrait venir de la composition spécifique des communautés de carabes.** En effet, nous avons dans les essais menés en 2014 et 2015 une dominance de *Harpalus* sp., *Nebria salina* et *Poecilus cupreus* dans le premier cas et de *Pterostichus melanarius* dans le second, durant la période croissance des populations de pucerons. *P. cupreus* et *P. melanarius* sont par exemple connus pour être des prédateurs de pucerons, particulièrement le premier qui en consomme même lorsque ceux-ci sont en faible abondance (Chiverton 1987b). Dans la présente étude, ces espèces habituellement dominantes ont été très peu trouvées dans les tentes à émergence. Elles auraient donc essentiellement hiverné hors de la parcelle et les barrières les auraient effectivement empêchées d'accéder aux plants expérimentaux, ces deux taxons étant de mauvais voiliers (Hendrickx *et al.* 2009). En revanche, *T. quadristriatus* était particulièrement abondant (notamment à partir du pic de ponte), or Traugott *et al.* (2012) montrent que cette espèce contribue relativement peu à la prédation des pucerons des céréales. Cette composition pourrait donc expliquer en partie l'absence d'effet des prédateurs épigés. En revanche nous ne confirmons pas ici le rôle de *T. quadristriatus* en tant que prédateur de parasitoïdes de pucerons (Traugott *et al.* 2012), puisque les taux de parasitisme des pucerons ne sont pas corrélés à la modalité de défaunage.

Enfin, dans cette expérience la chute finale des effectifs de pucerons est essentiellement due au **développement de champignons entomopathogènes** (Entomophthorales), c'est-à-dire à la régulation naturelle assurée par des micro-organismes, dépendant essentiellement des conditions climatiques (hygrométrie élevée).

En conclusion nos résultats suggèrent que les taxons importants pour la régulation des pucerons sur choux n'étaient pas présents dans cette étude et, réciproquement, que les taxons présents, notamment *T. quadristriatus*, ne sont pas particulièrement importants pour assurer ce processus de régulation. Ils montrent également que le développement de champignons entomopathogènes consécutif à de fortes précipitations peut permettre un contrôle intégral des populations de ce ravageur.



# Discussion générale

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer, sur un modèle biologique approprié, l'efficacité du contrôle biologique réalisé par les ennemis naturels de ravageurs phytophages. Pour ce faire, nous avons tenté de décomposer les processus impliqués dans ce contrôle biologique, tels qu'ils sont représentés sur la Figure 65, par la mise en place de cinq expérimentations en plein champ ayant chacune donné lieu à la rédaction d'un article. Cette discussion générale a pour objectif de synthétiser les principaux résultats obtenus dans cette analyse, étape par étape, puis de proposer une synthèse globale et d'en dégager des perspectives plus générales pour la quantification du service de régulation et la conception de pratiques de lutte biologique par conservation contre les insectes ravageurs des cultures.

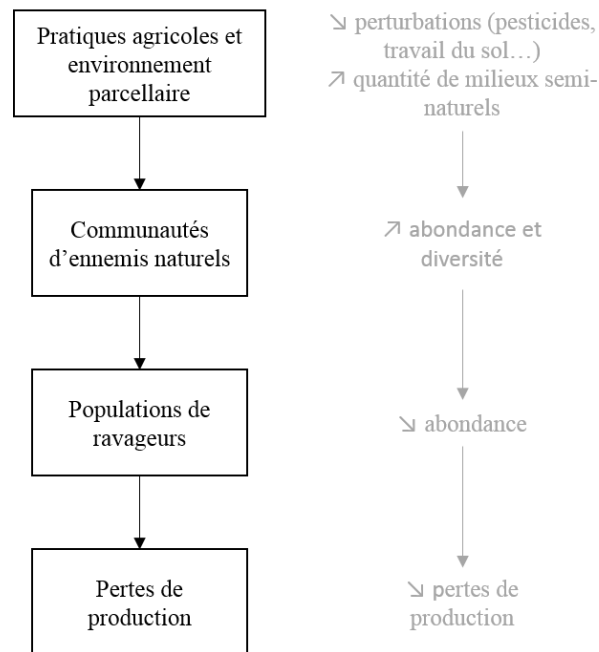


Figure 65 : Schéma d'organisation général de cette thèse

## 1 La nuisibilité des insectes ravageurs : une information souvent mal connue mais indispensable à l'évaluation du service de régulation

Nous avons mis en évidence en introduction le fait que la quantification du service de régulation reposait en partie sur une quantification de la nuisibilité des bioagresseurs, notamment parce que **la régulation naturelle de ravageurs présents en faible densité par rapport à leur seuil de nuisibilité n'a pas de conséquences agronomiques significatives**. Plusieurs expériences présentées dans cette thèse ont été menées dans des conditions où les populations de la mouche du chou n'atteignaient pas un niveau suffisant pour générer des dommages. Dans les essais menés en 2014 et 2015 à l'INRA du Rheu nous avons observé très peu de mortalité de plants liée aux attaques de mouche du chou (sans quantification précise toutefois en 2014, 0% de mortalité en 2015) et il n'existe par ailleurs aucune corrélation entre le nombre de pupes trouvées au pied d'un plant et la masse du brocoli produit par ce plant (résultats non présentés). Le service de régulation n'est donc pas mesurable puisqu'il n'y a pas de dommages attribuables à la mouche du chou. Cette constatation conduit à s'interroger sur la nuisibilité réelle de ce ravageur et sur sa variabilité. Plus largement, pour de nombreux

ravageurs, la connaissance de la nuisibilité effective est parcellaire et possiblement souvent surestimée (e.g. Rosenheim *et al.* 1997).

Rappelons que la relation entre dégâts et dommages peut être essentiellement de deux types (Figure 5), le plus commun étant la **réponse tolérante** (Poston *et al.* 1983), *i.e.* aucun dommage pour des faibles niveaux de dégâts ; une évolution sigmoïde des niveaux de dommages et un pallier final avec dommages maximaux. Cette réponse est souvent attendue lorsque les dégâts sont indirects comme sur brocoli. Dans le cas de dégâts directs, comme c'est le cas sur navets, la réponse la plus probable est une **réponse sensible** (Poston *et al.* 1983; Rogers & Brier 2010a), *i.e.* une augmentation linéaire des dommages avec une augmentation des dégâts, dès les plus faibles niveaux de dégâts. Et en effet, la proportion de navets véreux est de 70% pour des niveaux bas d'infestation de la mouche du chou (à partir d'une moyenne de 2 larves par plant environ) et augmente linéairement jusqu'à atteindre 100% pour une moyenne d'environ 10 larves développées par plant. **Cela correspond bien à une réponse sensible** attendue dans la mesure où les dégâts de *D. radicum* sur navets sont directs. Ce résultat nous indique que l'objectif à atteindre en termes de nombre d'œufs de mouche pondus par plant, et ensuite de nombre de larves développées par plant, est très bas. Il est notamment largement inférieur aux niveaux actuels d'infestation dans la zone de production de navets des polders du Mont-Saint-Michel par exemple (voir encadré « nuisibilité »). Les niveaux d'infestation obtenus dans ce contexte doivent toutefois être considérés avec prudence, car dans cette zone, nous avons toujours travaillé sur de petites surfaces sans filet. Il est possible que les femelles de mouche du chou se soient concentrées sur ces surfaces, qui constituaient les seules zones de brassicacées accessibles dans l'environnement. Les niveaux d'infestation obtenus sont donc probablement surestimés par rapport au niveau atteint si toute la production se faisait hors filet dans ce bassin de production. Toutefois dans ces conditions de nuisibilité, **on peut s'interroger quant à la possibilité d'atteindre les exigences de production** (faible proportion de navets attaqués) **grâce au seul contrôle biologique**, en tout cas durant les périodes de forte pression (*i.e.* printemps et été). Il pourrait être envisagé en dernier recours de restreindre la période de culture à des périodes de l'année où les vols de mouche sont plus faibles (*i.e.* automne et hiver).

Sur brocolis, malgré une expérimentation dédiée, nous n'avons pas réussi à définir un seuil de nuisibilité de la mouche du chou, qui exprimerait le nombre minimum d'œufs pondus par plante susceptible d'engendrer de la mortalité. Cependant, les premiers cas de mortalité des plants ne semblent apparaître qu'autour de 10 larves développées par plant (voir encadré « nuisibilité »), bien que ce seuil dépende très fortement du moment de l'attaque (El Titi 1979; Bligaard 1999). On voit par exemple dans l'essai mené à la station Terre d'essais à Pleumeur-Gautier en 2016 une rupture très nette dans l'évolution de la sensibilité des plantes avec le temps : la proportion de brocolis morts par attaque de larves de mouche augmente fortement entre sept et neuf semaines après plantation (*i.e.* lorsque les plants sont au stade BBCH 22-23 ; Feller *et al.* 1995 ; c'est-à-dire 2 à 3 pousses latérales) puis n'augmente plus jusqu'à la récolte alors qu'il y a toujours des larves en développement.

Par ailleurs, les résultats de l'expérimentation sur la nuisibilité sous cages insect-proof montrent un **effet du ravageur hors mortalité des plants**, sur la masse des pommes, dès les premiers œufs apportés. L'évolution des traits de développement et de croissance montre cependant des



capacités de compensation des plantes, suggérant que la masse des brocolis aurait pu ne pas être affectée, après un temps de développement suffisant. Le choix méthodologique d'une récolte à date unique a donc probablement eu une incidence sur le résultat obtenu concernant la masse des pommes, et il est possible que seule la date d'arrivée à maturité ait en réalité été affectée par les attaques de mouche (*i.e.* retard de production). Dans tous les cas, cette conséquence reste problématique puisque les producteurs ne peuvent presque jamais s'adapter à la maturité individuelle de chaque plant et qu'il est généralement intéressant d'homogénéiser les stades de développement au sein d'une parcelle pour limiter les frais de récolte (Lindemann-Zutz *et al.* 2016). Par exemple, chez presque tous les producteurs de brocoli suivis durant cette thèse, les parcelles sont récoltées intégralement en 2 ou 3 passages, avec un étalement total d'environ une semaine. La situation n'est *a priori* pas très différente pour les producteurs alimentant le marché du frais si on en croît l'objectif de réduction de l'étalement des récoltes sur chou-fleur à 10 jours du côté des semenciers par exemple (Le Roux *et al.* 2015). Seuls les maraîchers de proximité pourraient trouver un avantage à une récolte étalée dans le temps pour des raisons de mode de commercialisation. Toutefois cet effet de la densité de mouche du chou sur le développement et la production des plants survivants n'a pu être confirmé dans aucun essai de plein champ (voir notamment résultats de l'essai mené à Pleumeur-Gautier). Cette divergence pourrait être expliquée par les conditions de croissance relativement optimales dans les cages insect-proof et par l'absence de coinfestation avec d'autres organismes nuisibles, y compris les adventices, dans cet essai (Wise & Abrahamson 2005). En conclusion nos résultats suggèrent un **effet potentiel de la mouche du chou dès les plus faibles densités** sur brocolis, effet difficilement observable dans les conditions de production au champ. **Au champ, la seule cause de nuisibilité observée dans cette thèse est la mortalité des plants.** La réponse la plus couramment observée semble donc correspondre à une **réponse tolérante**, avec un seuil, qui reste mal déterminé et qui dépend du moment de l'attaque, à partir duquel les ravageurs occasionnent de la mortalité de plants. Dans l'ensemble, nous confirmons donc que l'essentiel, concernant la mouche du chou, est de limiter la mortalité des plants. Cela permet de suggérer une **stratégie d'évitement**, *i.e.* une plantation aussi précoce que possible pour que l'attaque de mouche intervienne alors que les plants sont suffisamment développés pour la tolérer.

Enfin, au-delà de la recherche de pratiques alternatives à la lutte chimique (Spinosad) et physique (filets) contre la mouche du chou, ce ravageur a été un modèle d'étude particulièrement intéressant pour la quantification du service de régulation naturelle : le nombre de ravageurs développés par plant est quantifiable (pupes), les dégâts sont quantifiables au moyen de classes ordonnées et surtout les principaux dommages sont quantifiables (*i.e.* proportion de navets véreux et taux de mortalité des brocolis). Du fait de sa faible mobilité au stade nuisible (larve), on peut aussi facilement tester les corrélations entre nombre de ravageurs développés et production de ces plants.

Nous savons que les pucerons sont relativement peu nuisibles sur brassicacées légumières, et que la principale cause de nuisibilité consiste en la simple présence de pucerons ou de momies dans les légumes à la récolte (Estorgues & Cochard 2004). Lors de l'essai où l'infestation par les pucerons était la plus forte, mené au Rheu en 2015, nous n'avons récolté que cinq brocolis très infestés par les pucerons (*i.e.* plus de 10 pucerons ou momies dans la

pomme) et considérés comme difficilement commercialisables, soit 1.6% des 297 brocolis récoltés dans cet essai, alors même que la population moyenne par plant a atteint en moyenne 731 pucerons par plant dans les zones défaunées 10-15 jours avant récolte, confirmant ainsi cette faible nuisibilité. Cependant, nous avons là aussi un **modèle d'étude intéressant pour la quantification du processus de régulation naturelle**, en particulier pour la **complémentarité de ses traits de vie avec ceux de la mouche du chou**, vis-à-vis de la niche spatiale (sur les feuilles pour les pucerons ; à la surface ou sous la surface du sol pour la mouche du chou) et du cycle biologique (générations continues pour les pucerons ; générations discrètes pour la mouche du chou).

## **2 La quantification du service de régulation : qu'est-ce qui détermine l'efficacité des communautés d'ennemis naturels ?**

### *2.1 Quantifier le processus et le service de régulation*

Dans toutes les expériences menées durant cette thèse (excepté pour l'essai « nuisibilité » sous cages insect-proof) nous avons cherché à quantifier le processus et le service de régulation des ravageurs. Cette quantification nécessite d'évaluer le nombre de ravageurs et la production qui aurait été obtenue en l'absence d'ennemis naturels. Dans des conditions de production où les ennemis naturels sont naturellement peu présents, *e.g.* production sous serre, la quantification de leur efficacité peut se faire par l'introduction d'ennemis naturels dans certaines serres et pas dans d'autres (*e.g.* Shipp & Wang 2003; Jess & Schweizer 2009; Weintraub *et al.* 2011). En revanche **lorsqu'on souhaite quantifier l'efficacité de prédateurs et parasitoïdes naturellement présents en plein champ, il est nécessaire de passer par des méthodes d'exclusion**. Une possibilité alternative consisterait à modéliser les dommages théoriquement attendus en l'absence d'ennemis naturels à partir de connaissances fines des dynamiques de populations de ravageurs et de leur nuisibilité (*e.g.* Plantegenest 1995) mais à notre connaissance aucun exemple de quantification par ce biais n'existe pour l'instant dans la littérature. Parmi les études menées en plein champ évaluant l'effet des populations naturelles de prédateurs sur les dommages (Tableau 1, Tableau 2 en introduction et Tableau S 1 en annexe 1), une majorité a utilisé des méthodes d'exclusion. Pour une autre partie de ces études, l'évaluation de l'effet des prédateurs sur les dommages repose sur une **mise en corrélation du rendement avec une mesure représentant l'action des ennemis naturels**, ou fortement corrélée avec le processus de régulation. C'est le cas par exemple des articles de Birkhofer *et al.* (2016) et de Tschumi *et al.* (2016). Dans le premier, les auteurs montrent que le rendement (après retrait de la part expliquée par le système de culture) augmente avec le nombre de pucerons trouvés dans des toiles d'araignées (uniquement dans le cas des parcelles en bio, pour une raison inconnue ; Figure 66). Dans le second, les auteurs montrent que la présence de bandes fleuries permet de réduire le nombre de ravageurs en bordure de parcelle puis que la présence de bandes fleuries permet également d'augmenter le rendement du blé à densité de plantes égale (Figure 66).

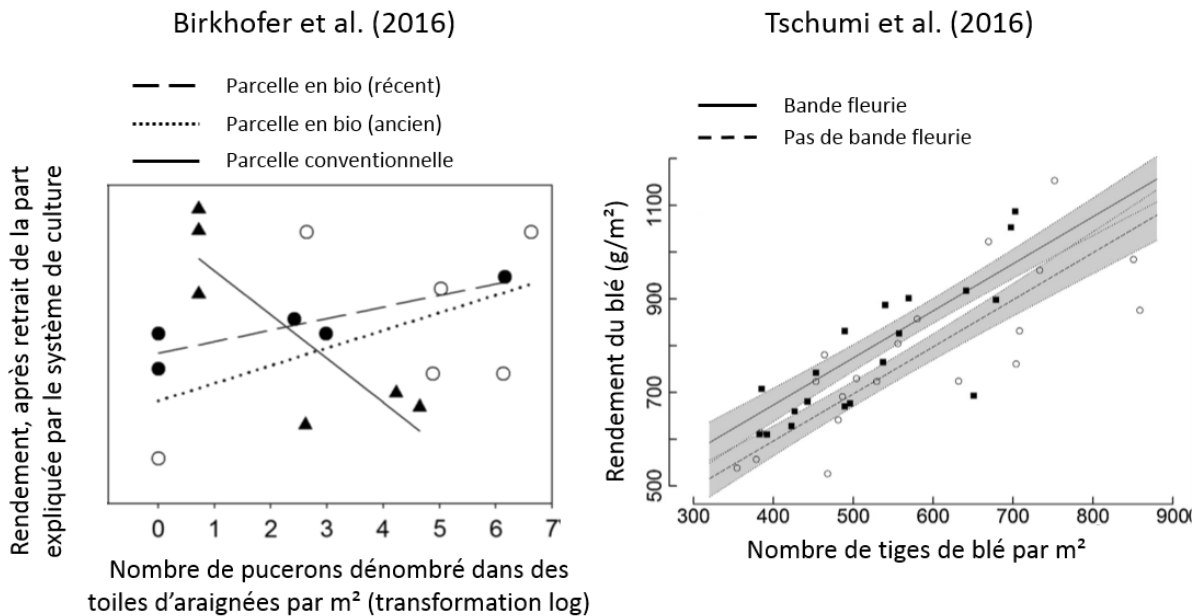


Figure 66 : Illustration de l'évaluation du service de régulation des ravageurs utilisant des méthodes corrélatives à partir d'exemples pris dans les articles de Birkhofer *et al.* (2016) et de Tschumi *et al.* (2016).

Il est important de noter que **ces études comparent le service rendu par des communautés d'ennemis naturels** dans différentes situations, mais qu'**elles ne quantifient pas le service de régulation**, puisqu'on ne connaît pas le niveau de production qui aurait été atteint sans ennemis naturels. Dans une perspective d'évaluation des services écosystémiques en termes monétaires, ce qui est la base de la définition de cette notion (Costanza *et al.* 1997; Millenium Ecosystem Assessment 2005; Losey & Vaughan 2006; Boyd & Banzhaf 2007), la quantification du service telle que nous l'avons réalisée est essentielle (voir le chiffrage économique réalisé sur l'essai mené à Pleumeur-Gautier).

On peut toutefois s'interroger quant au **pouvoir de généralisation de nos résultats à une diversité de situations de production**<sup>9</sup>. Une des principales limites de notre travail vient de ce que nous avons travaillé sur un nombre restreint de parcelles expérimentales. Ce choix méthodologique tranche avec l'abondance actuelle d'études menées sur un grand nombre de parcelles analysant les effets du paysage sur divers processus et parfois services écosystémiques (Bianchi *et al.* 2006; Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Dans chaque expérience, nous n'avons en effet travaillé que dans un seul contexte paysager et dans des conditions uniformes de croissance des plantes (sauf pour l'essai « travail du sol »). Ce choix limite la portée de nos résultats, qui restent en toute rigueur uniquement extrapolables à des contextes paysagers, à des conditions de croissance et à des niveaux d'infestation similaires. Cet inconvénient reste toutefois à nuancer car les **contextes choisis**, aussi bien au Rheu qu'à Pleumeur-Gautier, sont globalement **représentatifs de nombreuses conditions de production**, respectivement dans des zones de polyculture-élevage, dominées par des parcelles de céréales et des prairies, et dans des zones

<sup>9</sup> Au sens d'Aubertot & Robin (2013), la notion de « situation de production » fait référence aux composantes physiques, chimiques et biologiques des parcelles cultivées (ou plus largement des agroécosystèmes), hormis les cultures elles-mêmes, et au contexte socio-économique qui influe sur le choix des agriculteurs. Nous ne considérons pas ici les aspects socio-économiques de cette définition.

de production légumière du nord de la Bretagne. Ce choix nous a en revanche permis : 1) quantifier l'**hétérogénéité intra-parcellaire** d'infestation par les ravageurs, information souvent négligée dans les expériences étudiant une diversité de parcelles, ou contournée par l'apport d'un nombre fixe de ravageurs (*e.g.* Costamagna *et al.* 2015; Rusch *et al.* 2015) et 2) d'évaluer de la manière la plus complète possible toutes les étapes pertinentes à propos du service de régulation. Cette exigence nous a mené à chaque fois à évaluer les conséquences du contrôle biologique sur les populations de ravageurs, sur leurs dégâts (pour ce qui concerne *D. radicum*) et sur leurs dommages. Il nous semble donc que le **choix méthodologique** consistant à étudier une parcelle à chaque expérience **permettait bien de répondre à notre objectif de quantification du service de régulation**. Les répétitions dans le temps ont été assurées, à l'échelle de la thèse, par les quatre expériences menées en trois années d'expérimentation (Tableau 12). La répétition de résultats significatifs démontrant l'efficacité des prédateurs épigés nous permet d'être confiants sur nos conclusions (*i.e.* les prédateurs épigés contrôlent significativement les populations de deux ravageurs aux traits contrastés). Dans des conditions de production comparables à celles étudiées ici, il semble donc que la réduction du nombre de larves de mouche du chou assurée par les prédateurs épigés soit de l'**ordre de grandeur de 30-40 %**, et que la réduction du nombre de pucerons soit de l'**ordre de grandeur de 40 %** (Tableau 12). Cet effet significatif des prédateurs épigés constitue également une **démonstration de l'effet du nombre de prédateurs sur le service obtenu**, dans des conditions particulières où les écart d'abondance (entre témoin et défauné) sont très importants (abondance en carabes divisée par 4 ; abondance en araignées divisée par 2 grâce à l'utilisation des barrières). Ces écarts d'abondance obtenus artificiellement correspondent toutefois à des situations naturelles où les écarts d'abondance entre parcelles sont de cet ordre de grandeur, voire plus importants (*e.g.* Östman 2004 ; résultats obtenus chez les producteurs, non présentés).

Si l'on souhaite à l'avenir quantifier la moyenne et la variabilité, dans une diversité de situations de production, du processus et du service de régulation assuré par les prédateurs épigés sur un ravageur comme la mouche du chou, il sera nécessaire de répéter des expériences d'exclusion telles que décrites dans ce manuscrit sur une plus grande diversité de parcelles. Un des principaux freins pourrait toutefois être pratique car les dispositifs d'exclusion, même individuels, empêchent le passage des engins agricoles (surtout pour les binages – buttages réalisés sur brocoli et chou-fleur) et parce que le principe même de ce type d'expérience suppose une absence de lutte contre le ravageur (*e.g.* pas d'insecticide) engendrant obligatoirement des dédommagements importants.

Tableau 12 : Synthèse des processus de régulation naturelle assurés par les prédateurs épigés sur la mouche du chou et sur les pucerons obtenus sur les quatre expérimentations menées au cours de trois années différentes, sur deux sites différents. Pour les comparaisons permettant un test statistique, la significativité est indiquée comme suit : NS>0.05>\*>0.01>\*\*>0.001>\*\*\*. Les lettres en exposant dans les titres de colonne renvoient au détail du calcul sous le tableau.

| Expérience<br>(article)  | Site<br>Année         | <i>Delia radicum</i> (sur plants vivants à la récolte)               |  |   | Pucerons vivants au pic de populations                                |  |
|--|-----------------------|--|--|---|---|--|
|  |                       | Différence de taux de mortalité entre témoin et défauné <sup>a</sup> | Différence de nombre de pupes entre défauné et témoin <sup>b</sup> | Pourcentage de réduction du nombre de pupes en témoin par rapport au défauné <sup>c</sup> | Différence de nombre de pucerons entre défauné et témoin <sup>d</sup> | Pourcentage de réduction du nombre de pucerons en témoin par rapport au défauné <sup>e</sup> |
| Régulation naturelle de 2 ravageurs (article 2)                | Le Rheu 2014          | 11,5 % ± 4,1 % **  | 6,3 ± 2,3 **   | 41,0 %  | 55,3 ± 22,4 *   | 41,0 %   |
| Service de régulation en conditions très infestées (article 3) | Pleumeur-Gautier 2016 | 3,5 % ± 1,5 % *  | 10,0 ± 4,2 *   | 32,3 %  | -   | -  |
| Précocité des ennemis naturels (article 4)                     | Le Rheu 2015          | 2,4 % ± 1,1 % *  | -  | -   | 251,2 ± 39,8 ***  | 38,4 %   |
| Travail du sol (article 5)                                     | Le Rheu 2016          | 1,3 % ± 0,6 % *  | 1,9 ± 0,8 *  | 24,4 %  | -9,89 ± 31,0 NS   | -9,7 %   |

a : **Taux de mortalité en témoin - Taux de mortalité en défauné.** Les taux de mortalité de la mouche du chou (1 - Npupes / Noeufs; voir M&M général) ont été calculés grâce à : 1) la transformation du nombre d'œufs à partir de la formule de Bligaard *et al.* (1999) et 2) une restriction sur la période de ponte considérée pour n'intégrer que les

œufs susceptibles de donner des pupes à la récolte, restriction basée sur les données météorologiques de la station étudiée et sur Collier & Finch (1985). Voir le M&M général pour des détails sur le calcul du taux de mortalité de *D. radicum*.

**b : Nombre de pupes en défauné - Nombre de pupes en témoin.** Les moyennes et erreurs standard indiquées sont les données marginales prédites par le modèle statistique utilisé (voir articles concernés), correspondant à la comparaison deux-à-deux des modalités « témoin » et « défauné » après prise en compte des autres effets intégrés dans le modèle. Ces données sont obtenues grâce à la fonction ‘emmeans’ du package ‘emmeans’ (Lenth 2017). Pour l’expérience du Rheu 2015, le biais de ponte lié au dispositifs individuels rend non pertinente la comparaison du nombre de pupes.

**c :**  $1 - \frac{\text{Nombre de pupes en témoin}}{\text{Nombre de pupes en défauné}}$ . Ce rapport est obtenu à partir des données brutes. Contrairement au b, il n’est pas possible d’obtenir des erreurs standard pour ces valeurs.

Concernant l’article « travail du sol », on calcule dans un premier temps trois rapports (un par modalité de travail du sol) entre le nombre moyen de ravageurs en « témoin » et en « défauné ». On calcule ensuite la moyenne de ces trois rapports. Pour l’expérience du Rheu 2015, le biais de ponte lié au dispositifs individuels rend non pertinente la comparaison du nombre de pupes.

**d : Nombre de pucerons en défauné - Nombre de pucerons en témoin.** Les moyennes et erreurs standard indiquées sont les données marginales prédites par le modèle statistique utilisé (voir articles concernés), correspondant à la comparaison deux-à-deux des modalités « témoin » et « défauné » après prise en compte des autres effets intégrés dans le modèle. Ces données sont obtenues grâce à la fonction ‘emmeans’ du package ‘emmeans’ (Lenth 2017).

**e :**  $1 - \frac{\text{Nombre de pucerons en témoin}}{\text{Nombre de pucerons en défauné}}$ . Ce rapport est obtenu à partir des données brutes. Contrairement au d, il n’est pas possible d’obtenir des erreurs standard pour ces valeurs. Concernant l’article « travail du sol », on calcule dans un premier temps trois rapports (un par modalité de travail du sol) entre le nombre moyen de ravageurs en « témoin » et en « défauné ». On calcule ensuite la moyenne de ces trois rapports.

## 2.2 Les ennemis naturels impliqués dans la régulation de la mouche du chou et des pucerons : espèces et traits

Nous avons émis des hypothèses à propos des principaux ennemis naturels de la mouche du chou et des pucerons. Concernant la mouche du chou, la bibliographie suggérait l'existence d'espèces particulièrement importantes dans la prédation des œufs, en particulier *M. lampros* et *Aleochara* spp. (Hughes 1959; Coaker & Williams 1963; Andersen *et al.* 1983). Concernant les pucerons, la bibliographie suggérait plutôt un impact fort des ennemis naturels aériens spécialistes et un effet limité des prédateurs épigés, susceptibles même de réduire le processus de régulation assuré par les spécialistes par prédation intragilde (Pollard 1969; Snyder & Ives 2001; Traugott *et al.* 2012).

Nos résultats montrent qu'effectivement les prédateurs épigés contrôlent les populations de mouche du chou. La comparaison de l'essai mené en 2014 au Rheu et de l'essai « nuisibilité » mené en cages insect-proof permet de comparer l'efficacité de deux communautés de carabes présents en abondances comparables (~ 1.2 carabes par piège et par semaine dans les zones défaunées de l'essai de 2014 vs. ~ 1.7 carabes par piège et par semaine dans l'essai « nuisibilité ») et disposant d'une ressource en abondance également comparable (en moyenne 60 œufs par plant dans l'essai de 2014 vs. 60 œufs par plant dans l'essai « nuisibilité »), mais dont les compositions spécifiques différaient radicalement. Dans l'essai de 2014, *Harpalus* spp., *Nebria salina* et *P. cupreus* dominaient les communautés de carabes tandis que dans l'essai « nuisibilité », *M. lampros* et *Phyla obtusa* étaient largement dominants. La différence est très importante en termes de taille des prédateurs, puisque les deux premières espèces mesurent respectivement 3.75 et 2.75 mm tandis que les trois dernières mesurent respectivement 10.25, 11 et 11 mm, en moyenne (Roger *et al.* 2016). Les taux de mortalité de la mouche du chou peuvent être estimés à environ 75 % en zone défaunée dans l'essai de 2014 (après transformation des données de ponte en utilisant la formule présentée en introduction), contre 100% dans l'essai « nuisibilité ». Cette comparaison suggère que l'impact, sur les populations de mouche du chou, d'une communauté dominée par *M. lampros* et *P. obtusa* est supérieure à l'impact d'une communauté dominée par *Harpalus* spp., *P. cupreus* et *N. salina*. On sait que généralement, le nombre de proies consommées par prédateur augmente avec le ratio taille du prédateur / taille de la proie (Finch 1996; Ball *et al.* 2015), mais on sait également que la taille du prédateur détermine la gamme de taille des proies qu'il est susceptible de consommer (Brose *et al.* 2006; Honek *et al.* 2007). En particulier, sur notre modèle biologique, Finch (1996) montre que même en conditions de non choix, les carabes mesurant plus d'1cm de long ne consomment des œufs de mouche (~ 1 mm de long ; Savage *et al.* 2016) que de manière très irrégulière, voire pas du tout pour *P. melanarius* par exemple. Il est donc possible que la **taille des individus composant les communautés de carabes** détermine en partie l'impact de ces prédateurs sur les populations de mouche du chou. En revanche, les résultats obtenus en 2014 et en 2015 au Rheu, montrant un effet significatif du défaunage sur les populations de mouche du chou, suggèrent que même s'ils ont un impact moins importants que les petits carabes, les gros carabes comme *P. cupreus* et *Harpalus* spp. contribuent bel et bien au contrôle de ce ravageur.

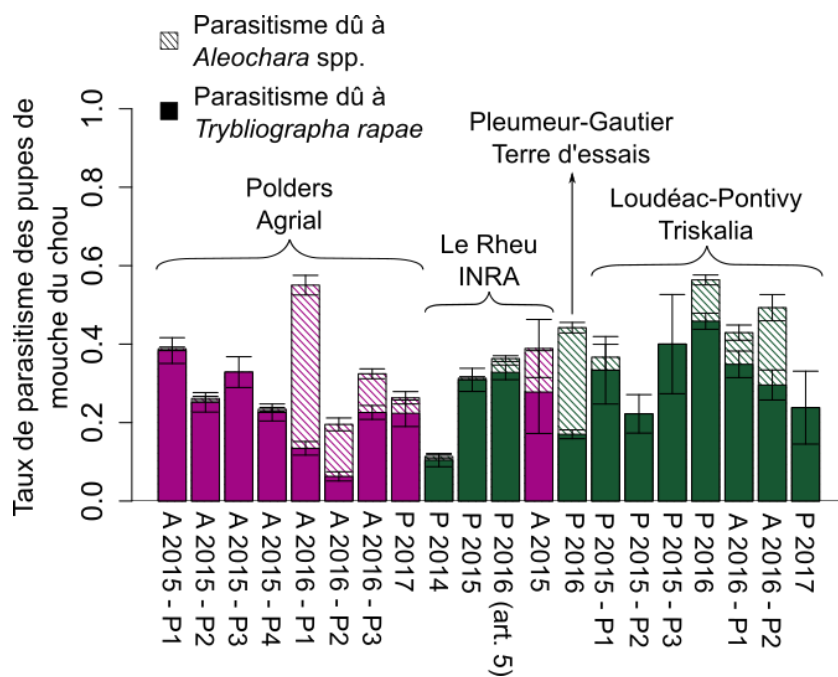
Un autre trait des prédateurs semble crucial dans le contrôle des populations de mouche du chou : la **précocité d'activité** par rapport à la ponte du ravageur. Dans l'essai mené en 2015 avec des dispositifs individuels d'exclusion, nous montrons que la précocité des prédateurs épigés est importante parce qu'ils ne consomment pas la mouche du chou lorsqu'elle est au stade de larve ou de puppe. Ainsi, la durée de ponte de la mouche du chou étant courte, les prédateurs doivent être actifs dès le début de la ponte, pour être présents lorsque la ressource est disponible à la surface du sol. Dans l'essai mené à Pleumeur-Gautier, la précocité des prédateurs, et donc de consommation des œufs, se traduit par une baisse de la mortalité des plants. Ce trait de précocité conditionne donc non seulement l'ampleur de la réduction de taille des populations de ravageurs, mais surtout l'importance de la réduction des dommages à court terme. Plus largement, il est important de distinguer les ennemis naturels agissant avant, pendant ou après la formation des dégâts. Dans nos différentes expérimentations, le **taux de mortalité de la mouche du chou générée par ses parasitoïdes** qui agissent après formation des dégâts, est en moyenne de **34.4 %** (voir Encadré 3, p. 218). En comparaison, la **hausse de mortalité du ravageur attribuable aux prédateurs épigés** est faible, allant d'environ **1.3 % à 11.5 %** (Tableau 12). Les parasitoïdes de la mouche du chou contribuent donc beaucoup à limiter les populations de la génération suivante, avec un impact possible à une échelle spatiale large, les adultes pouvant se disperser à 2-3 km après émergence (Finch & Skinner 1975). En revanche, c'est l'impact relativement faible des prédateurs sur les populations de *D. radicum* qui est à lui seul responsable de la baisse observée de la mortalité des plantes.

Il est important de noter que les ennemis naturels agissant après formation des dégâts assurent très probablement un service de régulation, via la réduction des dommages dus aux populations de ravageurs infestant les cultures suivantes, service que nous n'avons pas quantifié. En réalité, à notre connaissance, **aucune étude n'a quantifié précisément ce service**, parce qu'une telle mesure est particulièrement difficile à réaliser en pratique. D'abord parce que les ravageurs et leurs ennemis naturels passent généralement par un stade adulte très mobile entre plusieurs cycles de culture. Ensuite car en conditions de production, la rotation des cultures fait qu'une même famille botanique est rarement cultivée plusieurs fois d'affilée sur une même parcelle. Il est donc difficile d'étudier l'effet de la régulation naturelle sur des parcelles fixes et sur plusieurs cycles de culture, sauf dans le cas de cultures pérennes (*e.g.* vergers, vignes) et de ravageurs peu mobiles comme le carpocapse du pommier (*Cydia pomonella*) dont les adultes semblent majoritairement rester dans le verger dans lequel ils ont émergé (Maalouly Matar 2013).



Encadré 3 : Régulation des populations de la mouche du chou par les parasitoïdes

La part de la régulation naturelle des populations de mouche du chou assurés par les insectes parasitoïdes a été mesurée dans tous les essais réalisés durant cette thèse. Les pupes de mouche ont été collectées au pied des plants et l'insecte en développement à l'intérieur a été déterminé (voir M&M général). La figure ci-dessous présente les résultats de l'ensemble de ces identifications, une barre représentant une parcelle. Pour les essais menés chez les producteurs de brocolis, tous les échantillons ont été considérés, qu'ils aient été collectés dans des zones non traitées ou traitées.



*Trybliographa rapae*



*Aleochara bilineata*

Au total, **8916 pupes ont été déterminées**, parmi lesquelles 3500 étaient parasitées, majoritairement par *Trybliographa rapae* (n=2200) et dans une moindre mesure par *Aleochara* spp. (n=1088). Le reste du parasitisme est expliqué par des parasitoïdes immatures non déterminés après dissection et à quelques rares cas de parasitisme par des *Diapriinae* (parasitoïdes grégaires, ~ 6 par pupa de mouche) ou par des *Ichneumonidae* (probablement du genre *Phygadeuon*). La moyenne des taux de parasitisme obtenus dans les différentes expériences de cette thèse est de **34.4 % ± 2.6 %**.

Différentes méthodes peuvent être envisagées pour quantifier l'effet à moyen / long terme de la régulation naturelle. On peut par exemple réaliser une **analyse de corrélations spatiales**, à l'échelle d'un paysage agricole. Dalthorp & Dreves (2008) ont ainsi montré une corrélation spatiale entre les dégâts de mouche du chou sur une parcelle de navet ou rutabaga et le niveau de dégâts des parcelles voisines lors du cycle de culture précédent. De même, Rusch *et al.* (2011, 2017) démontrent que la proportion, autour d'une parcelle en colza l'année N, de parcelles en colza et travaillées de manière conventionnelle après récolte l'année N-1, est corrélée négativement au taux de parasitisme des méligèthes. Ils suggèrent un effet délétère du travail du sol sur les parasitoïdes de méligèthes, présents sur la parcelle au moment du travail du sol (année N-1). La moindre abondance de parasitoïdes émergeant conduirait à un contrôle plus faible des populations de méligèthes à la génération suivante (année N). La relation de proximité spatiale est ici associée aux capacités de dispersion des ennemis naturels et non des ravageurs. Mais dans certains cas, les capacités de dispersion des ravageurs et des ennemis naturels, souvent bien supérieures à la centaine de mètres (parcelles voisines), peuvent conduire à une absence de corrélation spatiale. Ainsi, Josso *et al.* (2013) ne montrent aucun effet du précédent cultural sur le nombre d'œufs pondus par la mouche du chou sur brocolis et attribuent cela aux capacités de dispersion importantes du ravageur après émergence. En revanche, si ces corrélations spatiales peuvent mettre en évidence un effet à moyen terme de la régulation, elles peuvent difficilement aboutir à une réelle quantification.

**La modélisation, par simulation des dynamiques de populations de ravageurs et d'ennemis naturels**, pourrait être un outil intéressant dans cette optique, par la **comparaison des quantités théoriques de ravageurs infestant une parcelle** (selon les capacités de dispersion, les densités d'émergents...) **aux densités réelles**, comme par exemple dans Bourhis *et al.* (2015). Cela permettrait notamment d'évaluer prospectivement les conséquences de pratiques intensifiant le contrôle des ravageurs après la formation des dégâts. Cela serait particulièrement intéressant pour des ravageurs où il n'existe pas ou peu d'ennemis naturels agissant avant la formation des dégâts sur un cycle de culture donné (*e.g.* méligèthes du colza, altises) ou chez des espèces comme la mouche du chou où les populations de ravageurs sont essentiellement limitées, sur le long terme, par des ennemis naturels agissant après formation des dégâts.

Nous avons vu que *M. lampros* était probablement un prédateur important des œufs de mouche du chou. Cependant, cet espèce n'occupe une place importante dans les communautés de carabes que dans l'essai mené à Pleumeur-Gautier. Elle est relativement peu abondante dans les essais menés à l'INRA du Rheu, sauf pour l'essai mené sous cages, discuté en fin de paragraphe (Tableau 13).

Tableau 13 : Proportion représentée par *Metallina lampros* à l'intérieur de la communauté de carabes dans les 5 expériences de cette thèse menées en parcelle expérimentale.

| Expérience (article)   | Site Année            | Défaunage (barrières et pièges) | Proportion représentée par <i>Metallina lampros</i> dans la communauté de carabes |
|--|-----------------------|---------------------------------|---|
| Nuisibilité, cages insect-proof (article 1)                    | Le Rheu 2016          | Défauné                         | 56,5 % ± 20,2 %   |
|  |                       | Défauné                         | 2,1 % ± 1,5 %   |
| Régulation naturelle de 2 ravageurs (article 2)                | Le Rheu 2014          | Non défauné                     | 2,1 % ± 1,5 %   |
|  |                       | Défauné                         | 51,9 % ± 7,2 %  |
| Service de régulation en conditions très infestées (article 3) | Pleumeur-Gautier 2016 | Défauné                         | 51,9 % ± 7,2 %  |
| Précocité des ennemis naturels (article 4)                     | Le Rheu 2015          | Non défauné                     | 3,9 % ± 1,3 %   |
| Travail du sol (article 5)                                     | Le Rheu 2016          | Tentes à émergence              | 1,7 % ± 0,5 %   |

Conformément à nos attentes, c'est dans l'essai de Pleumeur-Gautier que la pression de mouche a été maximale (~ 250 œufs par plant contre ~ 60 à l'INRA du Rheu pour les essais de 2014 et 2015). Le contexte paysager est également très différent entre ces deux zones, avec une forte proportion de brassicacées dans le paysage à Pleumeur-Gautier (essentiellement brassicacées légumières) et assez peu de brassicacées autour des parcelles étudiées au Rheu (présence de colza toutefois). **Bien qu'il soit basé sur un faible nombre d'observation, ce résultat suggère une spécialisation de *M. lampros* à la ressource constituée par les œufs de mouche du chou.** Cette hypothèse est également étayée par les résultats du projet « Brassinse » (PBI - Paysage en cultures de brassicacées 2013), au cours duquel les populations de mouche du chou et de carabes avaient été suivies dans des parcelles du nord Finistère (de 28 à 35 parcelles), du nord des Côtes d'Armor (de 27 à 33), du bassin Nantais (de 10 à 13) et de l'Est d'Angers (de 20 à 26) durant trois années (2010, 2011 et 2012). Les résultats montrent que la dominance de *M. lampros* est nettement plus importante dans les deux premières zones (nord du Finistère et nord des Côtes d'Armor) que dans les deux autres (PBI - Paysage en cultures de brassicacées 2013), un résultat qui pourrait être lié au nombre d'œufs de mouche pondus par plant, également nettement plus important dans les deux premières zones (PBI - Paysage en cultures de brassicacées 2013). Par ailleurs on sait que les spécialistes impactent généralement davantage que les généralistes les populations de la proie dont ils sont spécialistes (Devictor *et al.* 2010; Navasse 2016). Cette hypothèse de spécialisation serait donc en accord avec l'impact fort de communautés de prédateurs dominées par *M. lampros* (et *P. obtusa*) sur les populations de mouche du chou (voir § précédent). Enfin, l'abondance importante de *M. lampros* dans l'essai « nuisibilité » mené au Rheu pourrait s'expliquer par le précédent cultural. En effet, on sait que cette espèce peut être favorisée par la proportion de prairies dans le paysage (Josso *et al.* 2013), pour une raison qui reste encore indéterminée. Or l'essai « nuisibilité » a été effectué sur une

parcelle en prairie depuis l'été précédent, ce qui pourrait expliquer en partie la forte abondance de *M. lampros*.

Pour conclure sur les prédateurs principaux de la mouche du chou, **nos résultats suggèrent donc une spécialisation de *M. lampros***, espèce ayant un impact fort sur les populations de ce ravageur comparativement à d'autres carabes, notamment à de gros individus. Mais nos résultats suggèrent également une **prédation opportuniste, assurée par des prédateurs plutôt généralistes** (e.g. *P. cupreus*, espèce souvent dominante dans les milieux cultivés ; Marrec *et al.* 2015, 2017), à un moment où l'activité entomologique est encore faible (pic de ponte début mai) et où les proies alternatives sont probablement assez rares.

Concernant les pucerons, nous montrons que les prédateurs épigés réduisent significativement leurs populations dans deux cas sur trois. Dans ces deux expériences, la confrontation de la dynamique des populations de pucerons et des carabes suggère que : i/ dans l'essai de 2014, *P. cupreus*, *Harpalus* spp. et *N. salina* ont probablement été des prédateurs importants et ii/ dans l'essai 2015, *Pterostichus melanarius* semble avoir été le principal contributeur à cette régulation. Enfin dans l'essai « travail du sol », nous n'avons observé aucun effet du retrait des prédateurs épigés sur le nombre de pucerons par plant. Ce résultat pourrait être dû à l'utilisation de barrières semi-enterrées autour de toutes les microparcelles étudiées, même autour des microparcelles témoin, dans un objectif de limiter la colonisation par les prédateurs épigés venant de l'extérieur de la parcelle. Or nous avons observé, en tentes à émergence, des densités très faibles des quatre taxons cités ci-dessus. Il est donc possible, à l'inverse, que les espèces collectées abondamment en tentes à émergence dans cet essai (e.g. *T. quadristriatus*, *P. obtusa* et *Acupalpus meridianus*) contribuent peu à la régulation des pucerons.

Les différentes hypothèses énoncées ci-dessus quant aux espèces d'ennemis naturels impliquées dans la régulation de la mouche du chou et des pucerons et quant aux traits impliqués dans leur efficacité restent toutefois à confirmer. Deux méthodes pourraient permettre de tester ces hypothèses :

1. la reconnaissance des proies consommées par les prédateurs par les outils de biologie moléculaire (Hosseini 2007; Furlong 2015; Staudacher *et al.* 2016) ;
2. l'observation directe du phénomène de prédation par vidéos au champ (Meyhöfer 2001; Merfield *et al.* 2004; Zou *et al.* 2017).

### 2.3 L'effet de la diversité des ennemis naturels

Un des principaux mécanismes par lesquels la biodiversité (spécifique et fonctionnelle) peut avoir un effet positif sur les processus écosystémiques est la **complémentarité voire la facilitation entre organismes** (Loreau *et al.* 2001; Ives *et al.* 2004). Dans le cadre de la régulation des ravageurs, ce mécanisme signifie que différentes espèces / types fonctionnels d'ennemis naturels agissent de manière complémentaire dans le temps ou dans l'espace de sorte que leurs effets sont additifs (simple complémentarité) ou parfois plus qu'additifs (facilitation). A l'inverse, **la biodiversité peut avoir un effet négatif sur le processus de régulation naturelle des ravageurs par interférence intragilde** (Meyhöfer 2001; Snyder & Ives 2001).

Dans le cas de la mouche du chou, nos résultats montrent une **complémentarité des ennemis naturels** liée à une **action des prédateurs et des parasitoïdes à des périodes différentes**. Ils confortent en effet l'hypothèse selon laquelle les prédateurs épigés assurent un processus de régulation négligeable sur les larves et les pupes. Ainsi, les prédateurs d'œufs de mouche et les parasitoïdes de larves et de pupes agissent de manière complémentaire et nous montrons également qu'il y a peu d'interférence intragilde entre ces deux groupes (voir discussion de l'article 3). A l'intérieur du groupe des prédateurs, la présence de grosses espèces comme *P. melanarius* est connue pour générer de la prédation intragilde, et potentiellement affaiblir le niveau de régulation (Snyder & Ives 2001; Prasad & Snyder 2004). Rien ne suggère cela dans nos résultats dans la mesure où les plus grosses espèces, *P. melanarius* et *Pseudoophonus rufipes* émergent alors que le premier pic de ponte de *D. radicum* est passé.

Sur pucerons, l'**hypothèse de facilitation** évoquée pour les pucerons des céréales, *i.e.* les prédateurs épigés consomment essentiellement les pucerons tombés des plantes suite à un dérangement par les prédateurs spécialistes et les parasitoïdes par exemple (Winder 1990; Hoki *et al.* 2014; Agabiti *et al.* 2016), **est peu probable**. Aucun de nos résultats ne laisse supposer un effet des interférences intraguildes entre prédateurs épigés et parasitoïdes sur la régulation des pucerons comme observé par Traugott *et al.* (2012) sur pucerons des céréales ou Snyder & Ives (2001) sur puceron du pois par exemple.

Enfin il est intéressant de considérer simultanément les deux types de ravageurs pour évaluer l'intérêt de la diversité des ennemis naturels. Il est d'abord évident que la diversité des espèces de parasitoïdes est intéressante pour contrôler simultanément ces deux ravageurs car ces espèces ne peuvent parasiter qu'un des deux hôtes et n'interfèrent *a priori* pas. Parmi les prédateurs épigés, nous avons vu que ce sont probablement des espèces différentes qui contribuent à la régulation des deux ravageurs, avec possiblement quelques espèces généralistes contribuant à la fois au contrôle de la mouche du chou par prédation opportuniste et au contrôle des populations de pucerons (*e.g.* *P. cupreus*, *Harpalus* sp., *N. salina*). Dans l'ensemble, **nos résultats suggèrent donc une complémentarité et peu d'interférences entre les différents ennemis naturels impliqués dans la régulation des deux ravageurs étudiés**.

### 3 Quelles perspectives d'intensification du service de régulation naturelle ?

La protection à court terme des brassicacées légumières contre les dégâts indirects de la mouche du chou repose avant tout sur un contrôle des populations infestant précocement les plantes. Le risque maximal est constitué par la 1<sup>ère</sup> génération de *D. radicum*, au tout début du printemps. Nous avons fait l'hypothèse que les ennemis naturels les plus à même d'assurer cet effet précoce étaient ceux présents très tôt dans la parcelle et y ayant donc passé l'hiver. Cette hibernation au sein des parcelles cultivées les rendant potentiellement très vulnérables aux pratiques culturales effectuées en sortie d'hiver, nous avons caractérisé les espèces effectivement présentes et leur impact sur les populations de mouche de 1<sup>ère</sup> génération. Puis nous avons mesuré l'impact du travail du sol, préparatoire à l'implantation de la culture, sur les niveaux de régulation obtenus.

### 3.1 Limiter le travail du sol avant implantation d'une culture de printemps : un levier pour améliorer le service de régulation obtenu sur cette culture ?

L'hypothèse généralement admise est qu'une diminution du nombre de travaux du sol sera bénéfique à la faune du sol et aux prédateurs épigés, hypothèse qui s'appuie sur une abondante littérature (House & All 1981; House & Stinner 1983; House & Parmelee 1985; Fadl & Purvis 1998; Purvis & Fadl 2002; Holland & Reynolds 2003; Rusch *et al.* 2010), dont des essais sur les effets à long terme du travail du sol (*e.g.* Henneron *et al.* 2015). En se basant sur les résultats précédents concernant l'hivernation des prédateurs de *D. radicum*, nous avons supposé qu'en limitant le travail du sol en début de printemps, nous devions favoriser ces organismes et obtenir un meilleur niveau de régulation des ravageurs sur la culture de printemps implantée.

**Nos résultats ne confirment pas cette hypothèse générale** : la mortalité induite par le travail du sol dans notre expérience n'est pas significative pour l'essentiel des prédateurs épigés, sauf pour les carabes à reproduction d'automne. Ces résultats rejoignent partiellement ceux de Thorbek & Bilde (2004) qui ne montraient aucun effet direct (*i.e.* mortalité des organismes) des préparations de sol (*i.e.* combinaison labour – herse simple ou combinaison sous-soleuse – rotavator) sur les carabes, araignées et staphylins et permettent d'aller plus loin grâce à l'échantillonnage en tentes à émergence sur une durée nettement plus longue : trois mois dans notre étude *vs.* six jours dans Thorbek & Bilde (2004). Nos résultats et ceux de Thorbek & Bilde (2004) suggèrent donc que **les effets directs du travail du sol printanier sont relativement mineurs** sur la majorité des arthropodes épigés. L'impact négatif du travail du sol sur l'abondance des prédateurs épigés serait plutôt la conséquence d'**effets indirects**. Thorbek & Bilde (2004) sont à l'heure actuelle les seuls à les avoir quantifiés, et ils montrent que les abondances d'araignées, de carabes et de staphylins sont respectivement 5, 6.5 et 0.7 fois supérieures (effet significatif pour les araignées et les carabes) dans les zones témoin non travaillées que dans les zones travaillées lorsque les pièges à émergence sont installés 26 jours après le travail du sol (*i.e.* après colonisation des arthropodes). Ces effets indirects pourraient être expliqués par le **couvert végétal qui diffère généralement selon le type de travail du sol** : enfouissement des résidus de culture, moindre levée des adventices... On sait en effet que la couverture végétale du sol favorise de nombreuses araignées par exemple, en comparaison avec un sol nu (Riechert & Bishop 1990). Par ce biais, les questionnements sur les effets du travail du sol sur la régulation des ravageurs pourraient rejoindre les problématiques déjà formulées concernant les effets de la diversité végétale intra-parcellaire sur les ravageurs et sur leur régulation (Root 1973; Rusch *et al.* 2010). Par ailleurs la structure même du sol, elle aussi dépendante du type de travail du sol, pourrait également générer une colonisation hétérogène des parcelles : dans l'essai d'Alderweireldt (1994), la densité des araignées Linyphiidae avait été augmentée de manière spectaculaire (multipliée par 13 au maximum) grâce au creusement de petits trous dans le sol des parcelles.

### 3.2 Un effet pas si négatif du labour

Beaucoup d'études concernant le travail du sol ont été faites sur les effets du labour, qui est probablement la pratique de travail du sol la plus commune dans les pays où l'agriculture est mécanisée (Stinner & House 1990). En pratique, quand on parle d'allègement du travail du

sol, on entend généralement suppression du labour. Nous avons montré que cette pratique n'était pas nécessairement plus impactante qu'un travail superficiel sur les arthropodes épigés. Dans l'étude présentée dans l'article 5, aucun taxon n'est négativement impacté par la combinaison labour – herse rotative. L'émergence des staphylins est même favorisée par le labour et / ou la herse rotative et l'émergence des carabes d'automne est également, en tendance, plus importante après labour et hersage qu'en situation témoin non travaillée. Ainsi, notre étude souligne le fait que des outils occasionnant des perturbations de nature différente (retournement, profondeur, pulvérisation...) ne peuvent pas être assimilés en termes d'impact sur la faune du sol et qu'un travail du sol superficiel mais intensif peut avoir plus de conséquences sur les arthropodes épigés qu'un labour. C'est donc la correspondance entre **la vulnérabilité des arthropodes et la vitesse des engins** (souvent importante dans le cas des outils animés) d'une part et entre **la profondeur d'enfouissement des arthropodes et la profondeur de travail des outils** d'autre part, qui semble déterminer les effets du travail du sol. En conséquence, différents groupes d'arthropodes peuvent avoir des réponses très contrastées à une certaine combinaison d'outils, comme le montrent par exemple Baguette & Hance (1997) en distinguant quatre groupes d'organismes sur lesquels l'impact du labour et d'un travail superficiel sont différents. Finalement, on peut s'interroger sur la nuisibilité du labour comparé à des binages répétés sur la faune du sol. Peu d'études existent sur l'effet du binage, mais on peut citer de nouveau Thorbek & Bilde (2004) qui ont testé l'effet d'une bineuse à dents et d'une houe de type Kress (utilisée dans leur cas pour ameublir le sol et non pour biner) sur les carabes, les staphylins et les araignées. Dans leur étude, la bineuse à dents n'a d'effet sur aucun des trois taxons étudiés tandis que la houe Kress génère une mortalité significative sur les araignées et les carabes, et uniquement en tendance sur les staphylins.

### *3. 3 Limiter le travail du sol avant implantation d'une culture de printemps pourrait améliorer le service de régulation obtenu sur les cultures suivantes*

Plutôt que d'impacter directement le processus de régulation sur la culture de printemps implantée après le travail du sol, **nos résultats suggèrent un effet sur le cycle de culture suivant**. En effet, le principal effet direct que nous mettons en évidence concerne les carabes d'automne, hivernant essentiellement au stade larvaire. Ces carabes, actifs au stade adulte en été et à l'automne pourraient rendre un service important de régulation des ravageurs à ces périodes. Chez les producteurs de brocolis suivis durant cette thèse, une rotation classique est : brocoli de printemps (avril – juillet) suivi d'un chou-fleur d'automne (juillet – octobre). On peut donc émettre l'hypothèse que ces carabes d'automne, notamment *T. quadristriatus* par exemple, assurent un processus de régulation dépendant du travail du sol effectué sur brocolis de printemps. Or pour l'instant, à notre connaissance, aucune étude n'a évalué l'effet à long terme des pratiques agricoles sur le processus et sur le service de régulation. Nous présentons en Figure 68 une synthèse des principaux résultats obtenus durant cette thèse et des perspectives de recherche concernant l'intensification du service de régulation naturelle basé sur les modifications de pratiques de travail du sol.

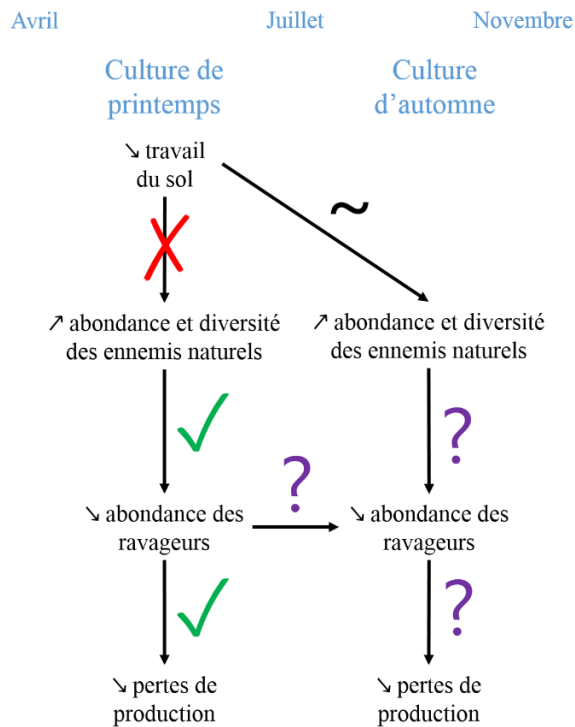


Figure 68: Synthèse des principaux résultats obtenus dans cette thèse et des principales perspectives ouvertes concernant les possibilités d'intensification du service de régulation naturelle via une modification des pratiques de travail du sol dans le cadre d'un enchaînement culture de printemps – culture d'automne. Les liens de cause à effet globalement validés sont indiqués par une coche verte ; le lien non validé est indiqué par une croix rouge et les liens à tester sont indiqués par un point d'interrogation violet. « ~ » signifie qu'on démontre un effet du travail du sol sur les prédateurs émergeant tard au printemps (et donc actifs ensuite à l'été et à l'automne), mais que cet effet n'est pas simplement fonction croissante du nombre de travaux effectués (la herse rotative utilisée seule est plus impactante que quand elle est précédée d'un labour).

Ces perspectives peuvent également être élargies au cycle des cultures d'hiver (Figure 69). Dans ce dernier contexte, le travail du sol en fin d'été / début d'automne est susceptible d'impacter les carabes à reproduction printanière, alors au stade larve / nymphe. On peut donc supposer que le service de régulation assuré par ces carabes au printemps suivant dépende du type de travail du sol à l'implantation de la culture.

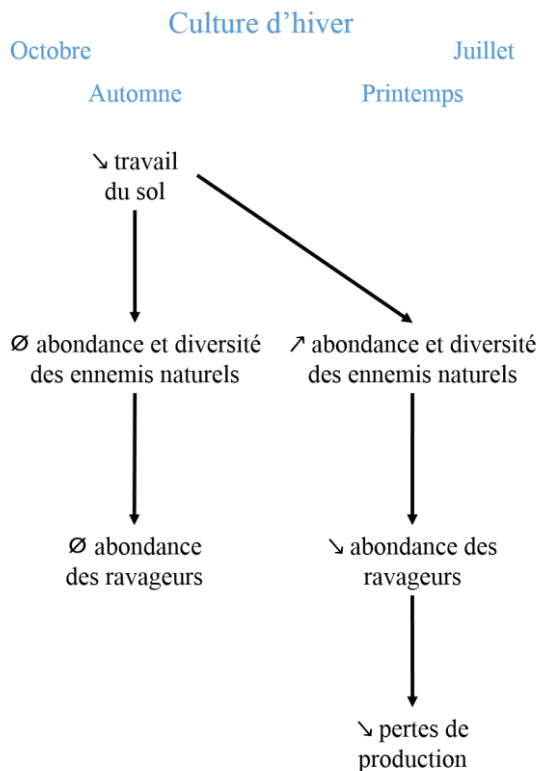


Figure 69: Schémas représentant quelques hypothèses à tester concernant les possibilités d'intensification du service de régulation naturelle via une modification des pratiques de travail du sol sur une culture d'hiver. « Ø » signifie qu'on s'attend, à partir des résultats obtenus sur culture de printemps, à n'avoir aucun effet du travail du sol sur les prédateurs adultes et actifs au moment du travail du sol, et donc à aucun effet sur le contrôle des ravageurs attaquant la culture à l'automne.



## 4 Perspectives

Cette thèse a permis de montrer qu'il était **possible de quantifier le service de régulation naturelle** fourni par les ennemis naturels d'insectes ravageurs des cultures et **les limitations de pertes de récolte que peuvent en attendre les agriculteurs**. Une telle évaluation est indispensable pour l'adoption future de méthodes de lutte biologique par conservation. En effet, les changements de pratiques sont généralement facilités par la disponibilité de références sur les effets attendus de ces changements. Or ces références manquent sur de nombreux systèmes culture – ravageurs – ennemis naturels. Nous avons pu mettre en évidence l'existence d'un service de régulation suffisant pour atteindre des niveaux de dommages faibles, y compris dans des situations de forte infestation. Ce niveau de service interroge sur le bien-fondé de l'utilisation systématique d'un insecticide préventif. Cependant, la question de la variabilité inter-annuelle du service et donc la variabilité des dommages causés se pose, particulièrement dans les zones à niveau d'infestation régulièrement élevé. Au vu des coûts actuels relativement faibles des insecticides, ceux-ci sont à la fois un moyen de **minimiser les pertes de récolte**, mais surtout de **sécuriser la production**, c'est-à-dire de limiter le risque associé à la variation inter-annuelle des densités de ravageurs. Ainsi, même si l'utilisation d'insecticide n'est pas optimale économiquement certaines années, il est probable que de nombreux agriculteurs préfèrent traiter pour assurer le niveau habituel de production. On peut émettre l'hypothèse que **des pratiques basées sur la régulation naturelle (lutte biologique par conservation) ne pourront être adoptées massivement que si la démonstration est faite de leur capacité à assurer des dommages relativement faibles, quelque soit le niveau de pression des ravageurs**. Cette démonstration sera d'autant plus convaincante que l'on sera capable de réaliser ces quantifications directement chez des agriculteurs, en conditions de production. Ce type d'expérimentation est toujours délicat à réaliser car elles induisent un risque pour le producteur, mais des structures comme la Chaire AEI créent les conditions nécessaires à l'expérimentation chez des agriculteurs volontaires. Dans le cadre de cette thèse, le travail chez les producteurs a consisté à faire un diagnostic du potentiel de contrôle biologique dans différentes systèmes de production de brassicacées légumières, mettant en évidence des situations très contrastées. Dans le temps disponible, cette première étape n'a pas pu se prolonger par une quantification du service de régulation, ni par la modification de pratiques visant à intensifier ce service (à l'exception de premiers essais d'utilisation de plantes-pièges, annexe 3 p. 260 et 266). Cependant, les résultats du diagnostic et les méthodologies mises au point au cours de cette thèse (notamment, dispositifs d'exclusion sur des surfaces réduites, sur des périodes de temps ciblées), ainsi que l'intérêt manifesté par les producteurs suivis doivent inciter à donner une suite à ce travail.

Un aspect original de cette thèse est d'avoir quantifié toutes les composantes de la régulation naturelle, allant du nombre de ravageurs aux dommages, en passant par les dégâts. Cette exigence nous a conduit à nous interroger sur les **liens existant entre nuisibilité d'un ravageur et quantification du service de régulation**. En effet, lorsqu'on mesure un effet des ennemis naturels sur des densités de ravageurs sans que cela se traduise en une amélioration du rendement, on peut conclure à une inefficacité du service, alors même que cela ne révèle qu'une faible nuisibilité du ravageur. La quantification du service de régulation naturelle doit donc se

faire dans des situations où le ravageur étudié est en densité suffisante pour être effectivement nuisible, c'est-à-dire pour générer des dommages. Pour beaucoup de ravageurs, la relation entre densité et dommages, qui définit la nuisibilité, est beaucoup plus difficile à établir que dans le cas de la mouche du chou, par exemple parce qu'ils affectent assez faiblement la croissance des plantes. Cela nécessite de prendre en compte les différents facteurs d'élaboration du rendement, de sorte à retirer d'abord toutes les variations de production indépendantes du ravageur. C'est par exemple ce que proposent Birkhofer *et al.* (2016) (Figure 66) en analysant les résidus d'un modèle préalablement établi entre le rendement et le système de production.

Par ailleurs, une connaissance plus fine des fonctions de dommages sur de nombreux couples ravageur – plante-hôte permettrait d'identifier les densités de ravageurs (et éventuellement les zones de production) dans lesquelles un effort relativement faible en termes d'intensification de la régulation pourrait permettre une réduction des pertes particulièrement forte (Figure 70).

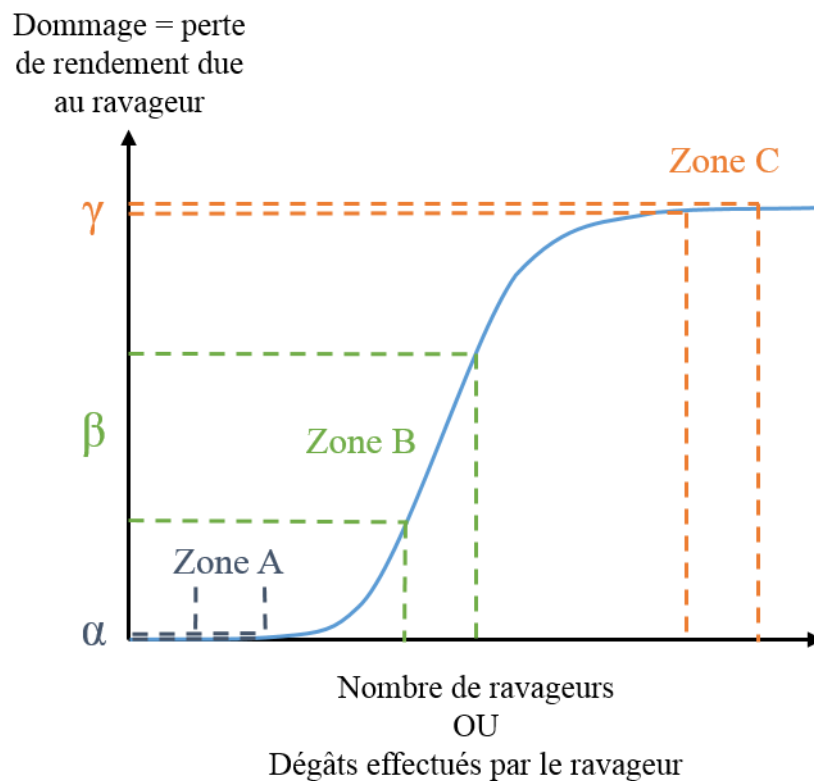


Figure 70 : Mise en évidence de l'intérêt de la connaissance fine des fonctions de dommages pour cibler les zones de production où l'intensification de la lutte biologique peut être la plus efficace. La courbe sigmoïde en bleu clair indique une réponse tolérante des plantes au ravageur. Pour chaque zone de production, les deux traits pointillés verticaux représentent deux densités de population de ravageur, celle de droite correspondant à la situation naturelle et celle de gauche à la situation avec intensification de la régulation naturelle. Pour la zone de production B tombant dans la partie d'augmentation exponentielle des dommages, un effort relativement faible pour augmenter la régulation naturelle peut conduire à un changement très important des dommages ( $\beta$ ) tandis que dans les deux autres zones, les dommages sont soit inexistantes (zone A,  $\alpha \sim 0$ ), soit les densités de ravageurs sont très importantes et nécessitent un gros effort pour limiter les dommages (zone C,  $\gamma \sim 0$ ).

Mais encore faut-il disposer de leviers permettant d'intensifier la régulation naturelle. La démarche utilisée dans ce travail pour identifier des leviers a consisté en 1) l'identification des groupes taxonomiques et fonctionnels les plus importants dans la régulation des ravageurs

et 2) le test de la « sensibilité » de ces groupes aux pratiques agricoles, en partant d'hypothèses basées sur leurs traits de vie. **On peut considérer que cette démarche est générique, et pourrait s'appliquer à l'essentiel des systèmes plante-hôte – ravageur – ennemis naturels.** L'utilisation des traits fonctionnels (taille des individus, lieu d'hivernation, capacité de dispersion, spécialisation, taille des pièces buccales...) est particulièrement intéressante en ce qu'elle permet de sortir plus facilement du modèle biologique étudié pour envisager une généralisation à d'autres systèmes ravageur – ennemis naturels. Il est par exemple probable que la précocité des ennemis naturels précoces soit déterminante dans un très grand nombre de situations, surtout pour **limiter, à court terme, les impacts d'une quantité n de ravageurs infestant une culture.** L'intensification de la régulation naturelle pourrait également faire intervenir des prédateurs ou parasitoïdes actifs après la formation des dégâts. Sur de nombreux systèmes plante-hôte – ravageur – ennemis naturels, il n'y a d'ailleurs pas, ou très peu, d'ennemis naturels impactant les populations du ravageur avant formation des dégâts (mélégèthes du colza, altises, carpocapse...). Toutefois la quantification de l'effet de ces ennemis naturels est rendue difficile par les capacités de dispersion des ravageurs de la génération suivante. Le fait que cette dispersion sépare l'effet des ennemis naturels sur le ravageur des conséquences sur les cultures suivantes suggère des **stratégies de gestion à plus large échelle spatiale**, impliquant un travail sur la répartition des milieux semi-naturels, des cultures et des pratiques agricoles à l'échelle du paysage (groupe d'exploitations, bassin de production voire au-delà).

Toutefois les pratiques agricoles ne sont pas uniquement réfléchies dans une perspective de régulation des insectes ravageurs. C'est le cas en particulier du travail du sol, utilisé avant tout pour limiter le développement des adventices et pour favoriser la germination des cultures. Nos résultats concernant cette pratique suggèrent un effet plus délétère des pratiques superficielles que du labour sur les populations de prédateurs épigés généralistes. Or, le désherbage mécanique faisant appel à une grande diversité d'outils est aujourd'hui considéré comme une des meilleures alternatives à l'utilisation des herbicides. Il apparaît nécessaire d'approfondir l'effet de différents types de perturbation du sol sur les ennemis naturels présents dans ce milieu, pour pouvoir identifier les compromis possibles entre intensification du service qu'ils rendent et gestion des adventices. Plus généralement, une gestion des ravageurs reposant sur le contrôle biologique impliquera vraisemblablement ce type de compromis avec d'autres fonctionnalités ou services, mais notre travail nous semble démontrer les réelles potentialités de ce contrôle biologique, effectivement mobilisable dans de nombreuses situations de production.

Références  
bibliographiques (hors  
articles)

- Agabiti, B., Wassenaar, R.J. & Winder, L. (2016). Dropping behaviour of pea aphid nymphs increases their development time and reduces their reproductive capacity as adults. *PeerJ*, 4, e2236.
- Albert, L., Franck, P., Gilles, Y. & Plantegenest, M. (2017). Impact of Agroecological Infrastructures on the Dynamics of *Dysaphis plantaginea* (Hemiptera: Aphididae) and Its Natural Enemies in Apple Orchards in Northwestern France. *Environ. Entomol.*, 46, 528–537.
- Alderweireldt, M. (1994). Habitat manipulations increasing spider densities in agroecosystems: possibilities for biological control? *J. Appl. Entomol.*, 118, 10–16.
- Altieri, M.A. & Letourneau, D.K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.*, 1, 405–430.
- Alvarez, J.M., Srinivasan, R. & Cervantes, F.A. (2013). Occurrence of the Carabid Beetle, *Pterostichus melanarius* (Illiger), in Potato Ecosystems of Idaho and its Predatory Potential on the Colorado Potato Beetle and Aphids. *Am. J. Potato Res.*, 90, 83–92.
- Ambrosino, M.D., Jepson, P.C. & Luna, J.M. (2007). Hoverfly oviposition response to aphids in broccoli fields. *Entomol. Exp. Appl.*, 122, 99–107.
- Ameixa, O. & Kindlmann, P. (2008). Agricultural policy-induced landscape changes: effects on carabid abundance and their biocontrol potential. *Eur. J. Entomol.*, 105, 467–476.
- Anato, F.M., Wargui, R.B., Sinzogan, A.A.C., Offenber, J., Adandonon, A., Vayssières, J.-F., et al. (2015). Reducing losses inflicted by insect pests on cashew, using weaver ants as a biological control agent. *Agric. For. Entomol.*, 17, 285–291.
- Andersen, A., Hansen, Å.G., Rydland, N. & Øyre, G. (1983). Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallén (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments. *J. Appl. Entomol.*, 95, 499–506.
- Andow, D. (1991). Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annu. Rev. Entomol.*, 36, 561–586.
- Aubertot, J.-N. & Robin, M.-H. (2013). Injury Profile SIMulator, a Qualitative Aggregative Modelling Framework to Predict Crop Injury Profile as a Function of Cropping Practices, and the Abiotic and Biotic Environment. I. Conceptual Bases. *PLOS ONE*, 8, e73202.
- Aubertot, J.-N. & Savary, S. (2005). Chapitre 4 : Stratégies de protection des cultures. In: *Expertise scientifique collective “Pesticides, agriculture et environnement.”* J. N. Aubertot & S. Savary, p. 104.
- Baguette, M. & Hance, T. (1997). Carabid Beetles and Agricultural Practices: Influence of Soil Ploughing. *Biol. Agric. Hortic.*, 15, 185–190.
- Ball, S.L., Woodcock, B.A., Potts, S.G. & Heard, M.S. (2015). Size matters: Body size determines functional responses of ground beetle interactions. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 621–628.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., et al. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.*, 9, 1146–1156.
- Bardner, R. & Fletcher, K.E. (1974). Insect infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. *Bull. Entomol. Res.*, 64, 141–160.
- Barlow, C.A. (1962). The Influence of Temperature on the Growth of Experimental Populations of *Myzus Persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum Euphorbiae* (Thomas) (Aphididae). *Can. J. Zool.*, 40, 145–156.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, 1–48.

- Bernal, J.S., Bellows, T.S. & González, D. (1994). Functional response of *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hym., Aphidiidae) to *Diuraphis noxia* (Mordwilko) (Hom., Aphididae) hosts. *J. Appl. Entomol.*, 118, 300–309.
- Bertrand, C., Baudry, J. & Burel, F. (2016). Seasonal variation in the effect of landscape structure on ground-dwelling arthropods and biological control potential. *Basic Appl. Ecol.*, 17, 678–687.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 273, 1715–1727.
- Biever, K.D. & Chauvin, R.L. (1992). Suppression of the Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) with Augmentative Releases of Predaceous Stinkbugs (Hemiptera: Pentatomidae). *J. Econ. Entomol.*, 85, 720–726.
- Birkhofer, K., Arvidsson, F., Ehlers, D., Mader, V.L., Bengtsson, J. & Smith, H.G. (2016). Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity. *Landsc. Ecol.*, 31, 567–579.
- Birkhofer, K., Bylund, H., Dalin, P., Ferlian, O., Gagic, V., Hambäck, P.A., *et al.* (2017). Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecol. Evol.*, 7, 1942–1953.
- Bligaard, J. (1999). Damage Thresholds for Cabbage Root Fly [*Delia radicum* (L.)] in Cauliflower Assessed from Pot Experiments. *Acta Agric. Scand. Sect. B — Soil Plant Sci.*, 49, 57–64.
- 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. *Entomol. Exp. Appl.*, 90, 141–148.
- Bommarco, R., Kleijn, D. & Potts, S.G. (2013). Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.*, 28, 230–238.
- Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H. & Björkman, C. (2011). Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *J. Econ. Entomol.*, 104, 782–791.
- Bourhis, Y., Poggi, S., Mammeri, Y., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. & Parisey, N. (2015). Perception-based foraging for competing resources: Assessing pest population dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution. *Ecol. Model.*, 312, 211–221.
- Boyd, J. & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecol. Econ.*, Ecological Economics of Coastal Disasters, 63, 616–626.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., *et al.* (2006). Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, 87, 2411–2417.
- Brust, G.E. & House, G.J. (1988). Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *Am. J. Altern. Agric.*, 3, 19–25.
- Butt, A. & Xaaceph, M. (2015). Functional Response of *Oxyopes javanus* (Araneidae: Oxyopidae) to *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) in Laboratory and Mesocosm. *Pak. J. Zool.*, 47, 89–95.
- Cabral, S., Soares, A.O. & Garcia, P. (2009). Predation by *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) on *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae): Effect of prey density. *Biol. Control*, 50, 25–29.
- Cahenzli, F., Pfiffner, L. & Daniel, C. (2017). Reduced crop damage by self-regulation of aphids in an ecologically enriched, insecticide-free apple orchard. *Agron. Sustain. Dev.*, 37, 65.

- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K. & Ives, A.R. (2003). Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.*, 6, 857–865.
- Carrillo, R., Alarcon, R. & Neira, M. (2007). The effects of carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) on the arthropod fauna of wheat fields in Chile. *Rev. Biol. Trop.*, 55, 101–111.
- Caussanel, J.P. (1989). Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. *Agronomie*, EDP Sciences, 9, 219–240.
- 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. *Ecol. Lett.*, 14, 922–932.
- Chasen, E.M., Undersander, D.J. & Cullen, E.M. (2015). Revisiting the Economic Injury Level and Economic Threshold Model for Potato Leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) in Alfalfa. *J. Econ. Entomol.*, 108, 1748–1756.
- Chiverton, P.A. (1984). Pitfall-trap catches of the carabid beetle *Pterostichus melanarius*, in relation to gut contents and prey densities, in insecticide treated and untreated spring barley. *Entomol. Exp. Appl.*, 36, 23–30.
- Chiverton, P.A. (1987a). Effects of exclusion barriers and inclusion trenches on polyphagous and aphid specific predators in spring barley. *J. Appl. Entomol.*, 103, 193–203.
- Chiverton, P.A. (1987b). Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley. *Ann. Appl. Biol.*, 111, 257–269.
- Coaker, T.H. & Williams, D.A. (1963). The Importance of Some Carabidae and Staphylinidae as Predators of the Cabbage Root Fly, *Erioischia Brassicae* (Bouché). *Entomol. Exp. Appl.*, 6, 156–164.
- Collier, R.H. & Finch, S. (1983). Completion of Diapause in Field Populations of the Cabbage Root Fly (*Delia radicum*). *Entomol. Exp. Appl.*, 34, 186–192.
- Collier, R.H. & Finch, S. (1985). Thermal requirements for cabbage root fly, *Delia radicum*, development. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts' group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 21–25.
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 93, 337–350.
- Cornelissen, T., Wilson Fernandes, G. & Vasconcellos-Neto, J. (2008). Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos*, 117, 1121–1130.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A. & Brewer, M.J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biol. Control*, 45, 368–379.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A. & Difonzo, C.D. (2007). Suppression of Soybean Aphid by Generalist Predators Results in a Trophic Cascade in Soybeans. *Ecol. Appl.*, 17, 441–451.
- Costamagna, A.C., Venables, W.N. & Schellhorn, N.A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecol. Appl.*, 25, 1114–1130.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., et al. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Costello, M.J. & Altieri, M.A. (1995). Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 52, 187–196.
- Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R. & Snyder, W.E. (2010). Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466, 109–112.

- Daily, G.C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., *et al.* (2009). Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Front. Ecol. Environ.*, 7, 21–28.
- Dainese, M., Schneider, G., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2017). Complementarity among natural enemies enhances pest suppression. *Sci. Rep.*, 7, 8172.
- Dalthorp, D. & Dreves, A.J. (2008). Spatio-Temporal Ecology and Management of Cabbage Maggot. *Environ. Entomol.*, 37, 409–418.
- Deguine, J.-P., Gloanec, C., Laurent, P., Ratnadass, A. & Aubertot, J.-N. (2016). *Protection agroécologique des cultures*. Quae.
- Denmead, L.H., Darras, K., Clough, Y., Diaz, P., Grass, I., Hoffmann, M.P., *et al.* (2017). The role of ants, birds and bats for ecosystem functions and yield in oil palm plantations. *Ecology*, 98, 1945–1956.
- Denoth, M., Frid, L. & Myers, J.H. (2002). Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biol. Control*, 24, 20–30.
- Derocles, S.A.P. (2012). Analyse des communautés de pucerons et de parasitoïdes associés par barcoding moléculaire : Les pucerons ont-ils vraiment des ennemis naturels communs ? PhD thesis. Agrocampus Ouest, Agrocampus Ouest - Rennes.
- Derocles, S.A.P., Le Ralec, A., Besson, M.M., Maret, M., Walton, A., Evans, D.M., *et al.* (2014a). Molecular analysis reveals high compartmentalization in aphid–primary parasitoid networks and low parasitoid sharing between crop and noncrop habitats. *Mol. Ecol.*, 23, 3900–3911.
- Derocles, S.A.P., Plantegenest, M., E, A.-I., Turpeau, E., Chaubet, B., Dedryver, C.-A., *et al.* (2014b). Larval Hitch-Hiking and Adult Flight Are Two Ways of Aphidiinae Parasitoids Long-Range Dispersal. *Environ. Entomol.*, 43, 1327–1332.
- Derocles, S.A.P., Le Ralec, A., Plantegenest, M., Chaubet, B., Cruaud, C., Cruaud, A., *et al.* (2011). Identification of molecular markers for DNA barcoding in the Aphidiinae (Hym. Braconidae). *Mol. Ecol. Resour.*, 1–12.
- Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J.-M. (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 81–106.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., *et al.* (2010). Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.*, 47, 15–25.
- Dixon, P.L. & McKinlay, R.G. (1992). Pitfall trap catches of and aphid predation by *Pterostichus melanarius* and *Pterostichus madidus* in insecticide treated and untreated potatoes. *Entomol. Exp. Appl.*, 64, 63–72.
- Douglas, M.R., Rohr, J.R. & Tooker, J.F. (2015). Neonicotinoid insecticide travels through a soil food chain, disrupting biological control of non-target pests and decreasing soya bean yield. *J. Appl. Ecol.*, 52, 250–260.
- Doutt, R.L. (1964). Historical development of biological control. In: *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Paul DeBach.
- Dunning, R.A., Baker, A.N. & Windley, R.F. (1975). Carabids in sugar beet crops and their possible role as aphid predators. *Ann. Appl. Biol.*, 80, 125–128.
- Edwards, C.A., Sunderland, K.D. & George, K.S. (1979). Studies on polyphagous predators of cereal aphids. *J. Appl. Ecol.*, 16, 811–823.
- Edwards, C.A. & Thompson, A.R. (1975). Some effects of insecticides on predatory beetles. *Ann. Appl. Biol.*, 80, 132–135.
- Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387–400.
- Ekbom, B.S., Wiktelius, S. & Chiverton, P.A. (1992). Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals?: A simulation study. *Entomol. Exp. Appl.*, 65, 215–223.



- El Titi, A. (1977). Determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. I. The relationship between population density of the fly, chemical control and yield. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 84, 65–77.
- El Titi, A. (1979). Further experiments on the determination of the economic threshold of the cabbage root fly (*Erioischia brassicae* Bouché) in early cauliflower. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, 86, 65–74.
- Estorgues, V. (2005). *Maladies et ravageurs des légumes de plein champ en Bretagne*. Chambres d'agriculture de Bretagne.
- Estorgues, V. & Cochard, L. (2004). *Maladies et ravageurs des choux : synthèse de 4 années de suivis et d'observations dans le Finistère (2001-2004)*. Chambre d'agriculture Finistère ; Comité de développement des agriculteurs - zone légumière.
- Etrillard, C. (2016). Paiements pour services environnementaux : nouveaux instruments de politique publique environnementale. *Dév. Durable Territ. Économie Géographie Polit. Droit Sociol.*
- Fadl, A. & Purvis, G. (1998). Field observations on the lifecycles and seasonal activity patterns of temperate carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting arable land. *Pedobiologia*, 42, 171–183.
- Fadl, A., Purvis, G. & Towey, K. (1996). The effect of time of soil cultivation on the incidence of *Pterostichus melanarius* (Illig.) (Coleoptera: Carabidae) in arable land in Ireland. *Ann. Zool. Fenn.*, 33, 207–214.
- Faraway, J.J. (2006). *Extending the linear model with R : generalized linear, mixed effects and non parametric regression models*. Chapman & Hall/CRC Taylor & Francis group.
- Fathipour, Y., Hosseini, A., Talebi, A.A. & Moharramipour, S. (2006). Functional response and mutual interference of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera : Aphidiidae) on *Brevicoryne brassicae* (Homoptera : Aphididae). *Entomol. Fenn.*, 17, 90–97.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. (1996). Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *Am. Nat.*, 147, 282–286.
- Feller, C., Bleiholder, H., Buhr, L., Hack, H., Hess, M., Klose, R., *et al.* (1995). Phänologische Entwicklungsstadien von Gemüsepflanzen. I. Zwiebel-, Wurzel-, Knollen- und Blattgemüse. *Nachrichtenblatt Dtsch. Pflanzenschutzdienste*, 47, 217–232.
- Fenemore, P.G. (1984). *Plant Pests and Their Control*.
- Figueiredo, M. de L.C., Martins-Dias, A.M.P. & Cruz, I. (2006). Relationship between fall armyworm and their natural biological control agents in the maize crop. *Pesqui. Agropecuária Bras.*, 41, 1693–1698.
- Finch, S. (1971). The Fecundity of the Cabbage Root Fly *Erioschia brassicae* Under Field Conditions. *Entomol. Exp. Appl.*, 14, 147–160.
- Finch, S. (1996). Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 81, 199–206.
- Finch, S. & Collier, R.H. (1985). Laboratory studies on aestivation in the cabbage root fly (*Delia radicum*). *Entomol. Exp. Appl.*, 38, 137–143.
- Finch, S. & Elliott, M.S. (1994). Predation of cabbage root fly eggs and larvae by carabid ground beetles - fact or fantasy? *IOBC-WPRS Bull.*, 17, 109–114.
- Finch, S., Elliott, M.S. & Torrance, M.T. (1999). Is the parasitoid staphylinid beetle *Aleochara bilineata* an effective predator of the egg stage of its natural host, the cabbage root fly? *IOBCWPRS Bull.*, 22, 109–112.
- Finch, S. & Skinner, G. (1975). Dispersal of the cabbage root fly. *Ann. Appl. Biol.*, 81, 1–19.
- Finch, S. & Skinner, G. (1988). Mortality of the immature stages of the cabbage root fly. In: *Proceedings of the CEC / IOBC experts'group meeting*. Presented at the Progress on pest management in field vegetables, Cavalloro R. & Pellerents C., Rennes, pp. 45–48.

- Finch, S., Skinner, G. & Freeman, G.H. (1978). Distribution and analysis of cabbage root fly pupal populations. *Ann. Appl. Biol.*, 88, 351–356.
- Fournet, S. (2000). Ecologie comportementale des adultes et des larves de deux coleopteres staphylinidae, parasitoides de la mouche du chou. PhD thesis. Université de Rennes 1.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression*. 2nd edn. Sage, Thousand Oaks (CA).
- Furlong, M.J. (2015). Knowing your enemies: Integrating molecular and ecological methods to assess the impact of arthropod predators on crop pests. *Insect Sci.*, 22, 6–19.
- Gange, A.C. & Brown, V.K. (1989). Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia*, 81, 38–42.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., *et al.* (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 97–105.
- Geiger, F., Wäckers, F.L. & Bianchi, F.J.J.A. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54, 529–535.
- Gontijo, L.M., Beers, E.H. & Snyder, W.E. (2015). Complementary suppression of aphids by predators and parasitoids. *Biol. Control*, 90, 83–91.
- Gos, P. (2013). Modélisation des bouquets de services écosystémiques et intensification écologique des pratiques d'élevage dans le pays des Quatre Montagnes, Vercors. thèse de doctorat. Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Gould, W.P. & Jeanne, R.L. (1984). Polistes Wasps (Hymenoptera: Vespidae) as Control Agents for Lepidopterous Cabbage Pests. *Environ. Entomol.*, 13, 150–156.
- Gowling, G.R. & Van Emden, H.F. (1994). Falling aphids enhance impact of biological control by parasitoids on partially aphid-resistant plant varieties. *Ann. Appl. Biol.*, 125, 233–242.
- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsah, A. & Clough, Y. (2016). How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J. Appl. Ecol.*, 53, 953–963.
- Grime, J. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, 86, 902–910.
- Groupe Banque Mondiale. (2018). Taux de change officiel (unités de devises locales par \$ US, moyenne pour la période). Available at: <https://donnees.banquemondiale.org/indicateur/PA.NUS.FCRF?locations=FR>. Last accessed 27 April 2018.
- Grundy, P.R. & Maelzer, D.A. (2002). Augmentation of the assassin bug *Pristhesancus plagipennis* (Walker) (Hemiptera: Reduviidae) as a biological control agent for *Helicoverpa* spp. in cotton. *Aust. J. Entomol.*, 41, 192–196.
- Hancock, M.H. & Legg, C.J. (2012). Pitfall trapping bias and arthropod body mass. *Insect Conserv. Divers.*, 5, 312–318.
- Hartfield, C. & Finch, S. (2003). Releasing the rove beetle *Aleochara bilineata* in the field as a biological agent for controlling the immature stages of the cabbage root fly, *Delia radicum*. In: *IOBC/WPRS Bulletin - working group "integrated protection in field vegetable crops."* Stefan Vidal, Gödöllő (Hungary) and Krakow (Poland), pp. 127–133.
- Harvey, C.T. & Eubanks, M.D. (2004). Effect of habitat complexity on biological control by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in collards. *Biol. Control*, 29, 348–358.
- Heisswolf, A., Klemola, N., Ammunét, T. & Klemola, T. (2009). Responses of generalist invertebrate predators to pupal densities of autumnal and winter moths under field conditions. *Ecol. Entomol.*, 34, 709–717.

- Helenius, J. (1990). Effect of epigeal predators on infestation by the aphid *Rhopalosiphum padi* and on grain yield of oats in monocrops and mixed intercrops. *Entomol. Exp. Appl.*, 54, 225–236.
- Hemachandra, K.S., Kuhlmann, U., Mason, P.G. & Holliday, N.J. (2007). Spatial patterns of *Trybliographa rapae* parasitism of *Delia radicum* larvae in oilseed rape and cauliflower. *J. Appl. Entomol.*, 131, 338–346.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekotter, T., *et al.* (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 18, 607–616.
- Henneron, L., Bernard, L., Hedde, M., Pelosi, C., Villenave, C., Chenu, C., *et al.* (2015). Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agron. Sustain. Dev.*, 35, 169–181.
- Hervé, M. (2016). Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie.
- Hoki, E., Losey, J. & Ugine, T.A. (2014). Comparing the consumptive and non-consumptive effects of a native and introduced lady beetle on pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*). *Biol. Control*, 70, 78–84.
- Holland, J.M. & Reynolds, C.J.M. (2003). The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia*, 47, 181–191.
- Holland, J.M., Thomas, S.R. & Hewitt, A. (1996). Some effects of polyphagous predators on an outbreak of cereal aphid (*Sitobion avenae* F.) and orange wheat blossom midge (*Sitodoplosis mosellana* Géhin). *Agric. Ecosyst. Environ.*, 59, 181–190.
- Holling, C.S. (1959a). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *Can. Entomol.*, 91, 385–398.
- Holling, C.S. (1959b). The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *Can. Entomol.*, 91, 293–320.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.*, 8, 343–353.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., *et al.* (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.*, 75, 3–35.
- Hopper, K.R., Aidara, S., Agret, S., Cabal, J., Coutinot, D., Dabire, R., *et al.* (1995). Natural Enemy Impact on the Abundance of *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) in Wheat in Southern France. *Environ. Entomol.*, 24, 402–408.
- Hosseini, R. (2007). A DNA-based approach to study predator-prey trophic interactions within *Brassica* crops : a search for predators of diamondback moth (*Plutella xylostella*). PhD thesis. Adelaide University.
- House, G.J. & All, J.N. (1981). Carabid Beetles in Soybean Agroecosystems. *Environ. Entomol.*, 10, 194–196.
- House, G.J. & Parmelee, R.W. (1985). Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil Tillage Res.*, 5, 351–360.
- House, G.J. & Stinner, B.R. (1983). Arthropods in no-tillage soybean agroecosystems: Community composition and ecosystem interactions. *Environ. Manage.*, 7, 23–28.
- Huberty, A.F. & Denno, R.F. (2004). Plant Water Stress and Its Consequences for Herbivorous Insects: A New Synthesis. *Ecology*, 85, 1383–1398.
- Hughes, R.D. (1959). The natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 343–357.
- Hughes, R.D. & Salter, D.D. (1959). Natural mortality of *Erioischia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the immature stages of the first generation. *J. Anim. Ecol.*, 28, 231–241.

- INSEE. (2018). Convertisseur franc-euro. Available at: <https://www.insee.fr/fr/information/2417794>. Last accessed 27 April 2018.
- IOBC/WPRS. (1973). Statutes.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J. & Snyder, W.E. (2004). A synthesis of subdisciplines: predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 8, 102–116.
- Jaenike, J. (1990). Host Specialization in Phytophagous Insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21, 243–273.
- Jess, S. & Schweizer, H. (2009). Biological control of *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae) in commercial mushroom (*Agaricus bisporus*) cultivation: a comparison between *Hypoaspis miles* and *Steinernema feltiae*. *Pest Manag. Sci.*, 65, 1195–1200.
- Jørgensen, H.B. & Toft, S. (1997). Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecol. Entomol.*, 22, 7–15.
- Josso, C., Le Ralec, A., Raymond, L., Saulais, J., Baudry, J., Poinot, D., *et al.* (2013). Effects of field and landscape variables on crop colonization and biological control of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Landsc. Ecol.*, 28, 1697–1715.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Kamenova, S. (2013). Réseaux d’interaction, biodiversité et services écosystémiques en milieu agricole : que nous apprennent les coléoptères carabiques? PhD thesis. Université de Poitiers, Centre d’études biologiques de Chizé.
- Kamenova, S., Tougeron, K., Cateine, M., Marie, A. & Plantegenest, M. (2015). Behaviour-driven micro-scale niche differentiation in carabid beetles. *Entomol. Exp. Appl.*, 155, 39–46.
- Kandziora, M., Burkhard, B. & Müller, F. (2013). Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators—A theoretical matrix exercise. *Ecol. Indic.*, 10 years Ecological Indicators, 28, 54–78.
- Keddy, P. (1992). A Pragmatic Approach to Functional Ecology. *Funct. Ecol.*, 6, 621–626.
- Kendall, D.A. (2003). Soil tillage and epigeal predatory arthropods. In: *Soil tillage in agroecosystems*, Advances in Agroecology. Adel El Titi, pp. 297–342.
- Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Díaz, M., Esteban, J.D., Fernández, F., *et al.* (2006). Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecol. Lett.*, 9, 243–254.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R. & Gilissen, N. (2001). Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*, 413, 723–725.
- Lamb, K.P. (1961). Some Effects of Fluctuating Temperatures on Metabolism, Development, and Rate of Population Growth in the Cabbage Aphid, *Brevicoryne Brassicae*. *Ecology*, 42, 740–745.
- Lamy, F. (2016). Comprendre et manipuler la communication entre les plantes et les insectes pour protéger les cultures : vers l’élaboration d’une stratégie “Push-pull” pour lutter contre la mouche du chou (*Delia radicum*). Université de Rennes 1, Rennes.
- Lamy, F., Dugravot, S., Cortesero, A.M., Chaminade, V., Faloya, V. & Poinot, D. (2017). One more step toward a push-pull strategy combining both a trap crop and plant volatile organic compounds against the cabbage root fly *Delia radicum*. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 1–12.
- Landis, D.A. & Van der Werf, W. (1997). Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga*, 42, 499–516.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45, 175–201.
- Launais, M., Bzdrenga, L., Estorgues, V., Faloya, V., Jeannequin, B., Lheureux, S., *et al.* (2014). *Guide pratique pour la conception de systèmes de culture légumiers économes*

- en produits phytopharmaceutiques*. Ministère chargé de l'agriculture, Onema, GIS PICléq.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.*, 474–478.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., Bello, F., Berg, M.P., Roux, X., *et al.* (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *J. Veg. Sci.*, 24, 942–948.
- Le Roux, M., Penguilly, D. & Porteneuve, C. (2015). Congrès chou-fleur - Les apports de la création variétale. *Aujourd'hui Demain*, 3–4.
- Lee, J.C. & Edwards, D.L. (2012). Impact of predatory carabids on below- and above-ground pests and yield in strawberry. *BioControl*, 57, 515–522.
- Lenth, R.V. (2017). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., *et al.* (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.*, 21, 9–21.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G. & Moreno, C.R. (2009). Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 573–592.
- Liere, H., Kim, T.N., Werling, B.P., Meehan, T.D., Landis, D.A. & Gratton, C. (2015). Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield. *Ecol. Appl.*, 25, 652–661.
- Lindell, C., Eaton, R.A., Howard, P.H., Roels, S.M. & Shave, M.E. (2018). Enhancing agricultural landscapes to increase crop pest reduction by vertebrates. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 257, 1–11.
- Lindemann-Zutz, K., Fricke, A. & Stützel, H. (2016). Prediction of time to harvest and its variability of broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) part II. Growth model description, parameterisation and field evaluation. *Sci. Hortic.*, 200, 151–160.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., *et al.* (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56, 311–323.
- Luck, R.F., Shepard, B.M. & Kenmore, P.E. (1988). Experimental Methods for Evaluating Arthropod Natural Enemies. *Annu. Rev. Entomol.*, 33, 367–389.
- Maalouly Matar, M. (2013). Déterminants du parasitisme larvaire du carpocapse du pommier au Sud Est de la France. Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.
- Maas, B., Clough, Y. & Tscharrntke, T. (2013). Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecol. Lett.*, 16, 1480–1487.
- Macfadyen, S., Davies, A.P. & Zalucki, M.P. (2015). Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale. *Insect Sci.*, 22, 20–34.
- Maine, J.J. & Boyles, J.G. (2015). Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112, 12438–12443.
- Marrec, R., Badenhauer, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., *et al.* (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 199, 282–289.

- Marrec, R., Caro, G., Miguet, P., Badenhauer, I., Plantegenest, M., Vialatte, A., *et al.* (2017). Spatiotemporal dynamics of the agricultural landscape mosaic drives distribution and abundance of dominant carabid beetles. *Landsc. Ecol.*, 32, 2383–2398.
- Maschinski, J. & Whitham, T.G. (1989). The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing. *Am. Nat.*, 134, 1–19.
- McKemey, A.R., Symondson, W.O.C., Glen, D.M. & Brain, P. (2001). Effects of Slug Size on Predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). *Biocontrol Sci. Technol.*, 11, 81–91.
- Menalled, F.D., Lee, J.C. & Landis, D.A. (1999). Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl*, 43, 441–456.
- Merfield, C.N., Wratten, S.D. & Navntoft, S. (2004). Video analysis of predation by polyphagous invertebrate predators in the laboratory and field. *Biol. Control*, 29, 5–13.
- Meyhöfer, R. (2001). Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitised aphids: the use of multiple video cameras. *Entomol. Exp. Appl.*, 100, 77–87.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Mitchell, B. (1963). Ecology of two carabid beetles, *Bembidion lampros* (Herbst) and *Trechus quadristriatus* (Schrank) II. Studies on populations of adults in the field, with special reference to the technique of pitfall trapping. *J. Anim. Ecol.*, 32, 377–392.
- Moayeri, H.R.S., Madadi, H., Pouraskari, H. & Enkegaard, A. (2013). Temperature dependent functional response of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae). *Eur. J. Entomol.*, 110, 109–113.
- Müller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R. & Godfray, H.C.J. (1999). The structure of an aphid–parasitoid community. *J. Anim. Ecol.*, 68, 346–370.
- Muneret, L., Thiéry, D., Joubard, B. & Rusch, A. (2018). Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards. *J. Appl. Ecol.*, 55, 1516–1525.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.*, 4, 133–142.
- Navasse, Y. (2016). Spécialisation parasitaire chez les Aphidiinae : existe-t-il des parasitoïdes de pucerons généralistes? PhD thesis. Université de Rennes 1, Agrocampus Ouest.
- Oberholzer, F. & Frank, T. (2003). Predation by the Carabid Beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on Slugs and Slug Eggs. *Biocontrol Sci. Technol.*, 13, 99–110.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.*, 144, 31–43.
- Opit, G.P., Nechols, J.R. & Margolies, D.C. (2004). Biological control of twospotted spider mites, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), using *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) on ivy geranium: assessment of predator release ratios. *Biol. Control*, 29, 445–452.
- Östman, Ö. (2004). The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates. *Biol. Control*, 30, 281–287.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic Appl. Ecol.*, 2, 365–371.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecol. Econ.*, 45, 149–158.
- Paine, R.T. (1974). Intertidal community structure. *Oecologia*, 15, 93–120.
- Paliy, O. & Shankar, V. (2016). Application of multivariate statistical techniques in microbial ecology. *Mol. Ecol.*, 25, 1032–1057.
- Parolin, P., Bresch, C., Poncet, C., Suay-Cortez, R. & Oudenhove, L.V. (2015). Testing basil as banker plant in IPM greenhouse tomato crops. *Int. J. Pest Manag.*, 61, 235–242.

- PBI - Paysage en cultures de brassicacées. (2013). *Rapport final 2010-2013*. INRA, Agrocampus Ouest, Université Rennes 1, Conservatoire National Botanique de Brest, GIS PIClég, Rennes.
- Pedigo, L.P., Hutchins, S.H. & Higley, L.G. (1986). Economic Injury Levels in Theory and Practice. *Annu. Rev. Entomol.*, 31, 341–368.
- Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, Ó.B. & Bohan, D.A. (2017). Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 240, 45–53.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowicz, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., *et al.* (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic Appl. Ecol.*, 15, 194–206.
- Plantegenest, M. (1995). Modélisation de la dynamique de population du puceron des épis (*Sitobion avenae* F.) sur blé d’hiver au printemps et en été - Application au raisonnement de la lutte chimique. PhD thesis. Université François Rabelais, Tours.
- Polis, G.A., Myers, C.A. & Holt, R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20, 297–330.
- Pollard, E. (1969). The Effect of Removal of Arthropod Predators on an Infestation of *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera, Aphididae) on Brussels Sprouts. *Entomol. Exp. Appl.*, 12, 118–124.
- Pollier, A. (2016). Interactions entre végétation des habitats semi-naturels, pratiques agricoles et contrôle biologique des ravageurs des cultures - Optimisation de l’approche bande fleurie. PhD thesis. Agrocampus Ouest, Agrocampus Ouest Angers.
- Pollier, A., Dosdat, S., Tricault, Y., Bischoff, A., Plantegenest, M. & Jaloux, B. (2016). Using the stable isotope marker <sup>13</sup>C to study extrafloral nectar uptake by parasitoids under controlled conditions and in the field. *Entomol. Exp. Appl.*, 161, 131–140.
- Poston, F.L., Pedigo, L.P. & Welch, S.M. (1983). Economic Injury Levels: Reality and Practicality. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 29, 49–53.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2004). Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biol. Control*, 31, 428–437.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2006). Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J. Appl. Ecol.*, 43, 343–352.
- Price, P.W. (1991). The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos*, 62, 244–251.
- Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S. & Aviron, S. (2014). Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agric. Ecosyst. Environ.*, 194, 48–57.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- Purvis, G. & Fadl, A. (1996). Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: A technique for studying the “productivity” of carabid habitats. *Ann. Zool. Fenn.*, 33, 215–223.
- Purvis, G. & Fadl, A. (2002). The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera: Carabidae) in arable land. *Pedobiologia*, 46, 452–474.
- R core team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rabb, R.L. (1978). A sharp focus on insect populations and pest management from a wide-area view. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 24, 55–61.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 36, 21–37.

- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (2005). *Écologie - traduction de la 4<sup>e</sup> édition américaine par Michel et Virginie Baguette, Franck d'Amico et Grégory Mahy*. 4<sup>e</sup>me édition. De Boeck & Larcier s.a.
- Riechert, S.E. & Bishop, L. (1990). Prey Control by an Assemblage of Generalist Predators: Spiders in Garden Test Systems. *Ecology*, 71, 1441–1450.
- Roger, J.-L., Jambon, O. & Bouger, G. (2016). Clé de détermination des Carabidae - Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.
- Rogers, D.J. & Brier, H.B. (2010a). Pest-damage relationships for *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on soybean (*Glycine max*) and dry bean (*Phaseolus vulgaris*) during pod-fill. *Crop Prot.*, 29, 47–57.
- Rogers, D.J. & Brier, H.B. (2010b). Pest-damage relationships for *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on vegetative soybean. *Crop Prot.*, 29, 39–46.
- Root, R.B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37, 317–350.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, 43, 95–124.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Goodell, P.B., Grafton-Cardwell, E.E. & Leigh, T.F. (1997). Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomol. Exp. Appl.*, 85, 45–63.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.*, 16, 250–259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M. & Sarthou, J.-P. (2017). Conséquences du travail du sol sur les régulations biologiques : l'exemple du méligèthe et de ses parasitoïdes en colza d'hiver. *Tech. Cult. Simpl.*, 16–18.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. In: *Advances in Agronomy, Vol 109* (ed. Sparks, D.L.). Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 219–259.
- 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. *Landsc. Ecol.*, 26, 473–486.
- Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. & Bouyjou, B. (2005). Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *Eur. J. Entomol.*, 102, 539–545.
- Savage, J., Fortier, A.-M., Fournier, F. & Bellavance, V. (2016). Identification of *Delia* pest species (Diptera: Anthomyiidae) in cultivated crucifers and other vegetable crops in Canada. *Can. J. Arthropod Identif.*
- Savary, S. (1991). *Approche de la pathologie des cultures tropicales L'exemple de l'arachide en Afrique de l'Ouest*. Orstom et Karthala. Paris.
- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M. & Tschardtke, T. (2003). Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 270, 1905–1909.
- Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H. & Mantgem, P.J. van. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122, 297–305.
- Seagraves, M.P. & McPherson, R.M. (2006). Monitoring red imported fire ant (Hymenoptera : Formicidae) foraging behavior and impact on foliage-dwelling arthropods on soybean produced under three ant suppression regimes. *J. Entomol. Sci.*, 41, 374–384.



- Shipp, J.L. & Wang, K. (2003). Evaluation of *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) for control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomatoes. *Biol. Control*, 28, 271–281.
- Smith, H.S. & De Bach, P. (1942). The Measurement of the Effect of Entomophagous Insects on Population Densities of Their Hosts. *J. Econ. Entomol.*, 35, 845–849.
- Snyder, W.E. & Ives, A.R. (2001). Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid. *Ecology*, 82, 705–716.
- Snyder, W.E. & Wise, D.H. (1999). Predator Interference and the Establishment of Generalist Predator Populations for Biocontrol. *Biol. Control*, 15, 283–292.
- Snyder, W.E. & Wise, D.H. (2001). Contrasting Trophic Cascades Generated by a Community of Generalist Predators. *Ecology*, 82, 1571–1583.
- Soh Baleba, B.S. (2015). *Phénologie de Brevicoryne brassicae* (Linné, 1758) (*Sternorrhyncha: Aphididae*) sous un régime de six températures (Mémoire de master). Université de Yaoundé, Yaoundé.
- Stam, P.A. & Elmosa, H. (1990). The role of predators and parasites in controlling populations of *Earias insulana*, *Heliothis armigera* and *Bemisia tabaci* on cotton in the Syrian Arab Republic. *Entomophaga*, 35, 315–327.
- Staudacher, K., Jonsson, M. & Traugott, M. (2016). Diagnostic PCR assays to unravel food web interactions in cereal crops with focus on biological control of aphids. *J. Pest Sci.*, 89, 281–293.
- Stephens, A.E.A., Srivastava, D.S. & Myers, J.H. (2013). Strength in numbers? Effects of multiple natural enemy species on plant performance. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 280, 20122756.
- Stern, V.M., Smith, R.F., van den Bosch, R. & Hagen, K.S. (1959). The integrated control concept. *Hilgardia*, 29, 81–101.
- Stinner, B.R. & House, G.J. (1990). Arthropods and Other Invertebrates in Conservation-Tillage Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 35, 299–318.
- Straub, C.S. & Snyder, W.E. (2006). Species Identity Dominates the Relationship Between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression. *Ecology*, 87, 277–282.
- Straub, C.S. & Snyder, W.E. (2008). Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology*, 89, 1605–1615.
- Suenaga, H. & Hamamura, T. (2015). Effects of manipulated density of the wolf spider, *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae), on pest populations and cabbage yield: a field enclosure experiment. *Appl. Entomol. Zool.*, 50, 89–97.
- Sunderland, K. & Vickerman, G. (1980). Aphid Feeding by Some Polyphagous Predators in Relation to Aphid Density. *J. Appl. Ecol.*, 17, 389–396.
- Sunderland, K.D. (1975). Diet of Some Predatory Arthropods in Cereal Crops. *J. Appl. Ecol.*, 12, 507–515.
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P. & Diekötter, T. (2018). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.*, 55, 612–620.
- Symondson, W.O.C. (2002). Molecular identification of prey in predator diets. *Mol. Ecol.*, 11, 627–641.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002). Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 561–594.
- Tazerouni, Z., Talebi, A.A. & Rakhshani, E. (2012). Temperature-Dependent Functional Response of *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae), a Parasitoid of *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae). *J. Entomol. Res. Soc.*, 14, 31–40.
- Theiling, K.M. & Croft, B.A. (1988). Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 21, 191–218.

- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101, 18–25.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2008). Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 125, 266–268.
- Thies, C. & Tscharntke, T. (1999). Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science*, 285, 893–895.
- Thomas, M.B., Wratten, S.D. & Sotherton, N.W. (1991). Creation of “Island” Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods: Predator Densities and Emigration. *J. Appl. Ecol.*, 28, 906–917.
- Thorbek, P. & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *J. Appl. Ecol.*, 41, 526–538.
- Tomson, M., Sahayaraj, K., Kumar, V., Avery, P.B., McKenzie, C.L. & Osborne, L.S. (2017). Mass rearing and augmentative biological control evaluation of *Rhynocoris fuscipes* (Hemiptera: Reduviidae) against multiple pests of cotton. *Pest Manag. Sci.*, 73, 1743–1752.
- Traugott, M., Bell, J.R., Raso, L., Sint, D. & Symondson, W.O.C. (2012). Generalist predators disrupt parasitoid aphid control by direct and coincidental intraguild predation. *Bull. Entomol. Res.*, 102, 239–247.
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L. & Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic Appl. Ecol.*, 14, 235–245.
- Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C. & Petit, S. (2014). The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 188, 40–47.
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H. & Jacot, K. (2016). Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 220, 97–103.
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M.H. & Jacot, K. (2015). High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 282, 20151369.
- Turpeau, É., Hullé, M. & Chaubet, B. (2016). *Encyclop'aphid. Encyclop'aphid.* Available at: <http://www6.inra.fr/encyclopedie-pucerons/>. Last accessed 30 April 2018.
- Unilet. (2015). Guide de protection des cultures légumières d'industrie 2015.
- Van Lenteren, J.C. & Woets, J. (1988). Biological and Integrated Pest control in Greenhouses. *Annu. Rev. Entomol.*, 33, 239–269.
- Vichitbandha, P. & Wise, D.H. (2002). A field experiment on the effectiveness of spiders and carabid beetles as biocontrol agents in soybean. *Agric. For. Entomol.*, 4, 31–38.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wei, X.T., Xu, X.D. & Deloach, C.J. (1995). Biological Control of White Grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by Larvae of *Promachus yesonicus* (Diptera: Asilidae) in China. *Biol. Control*, 5, 290–296.
- Weintraub, P.G., Pivonia, S. & Steinberg, S. (2011). How many *Orius laevigatus* are needed for effective western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, management in sweet pepper? *Crop Prot.*, 30, 1443–1448.
- Westerman, P.R., Hofman, A., Vet, L.E.M. & Van der Werf, W. (2003). Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 95, 417–425.

- White, T.C.R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63, 90–105.
- Wielgoss, A., Tschardtke, T., Rumedé, A., Fiala, B., Seidel, H., Shahabuddin, S., *et al.* (2014). Interaction complexity matters: disentangling services and disservices of ant communities driving yield in tropical agroecosystems. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 281, 20132144.
- Winder, L. (1990). Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecol. Entomol.*, 15, 105–110.
- Wise, M.J. & Abrahamson, W.G. (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109, 417–428.
- Wishart, G. & Monteith, E. (1954). *Trybliographa rapae* (Westw.) (Hymenoptera: Cynipidae), a parasite of *Hylemia* spp. (Diptera: Anthomyiidae). *Can. Entomol.*, 86, 145–154.
- Wright, D.W., Hughes, R.D. & Worrall, J. (1960). The Effect of Certain Predators on the Numbers of Cabbage Root Fly (*Erioischia brassicae* (Bouché)) and on the Subsequent Damage Caused by the Pest. *Ann. Appl. Biol.*, 48, 756–763.
- Zadoks, J.C. (1985). On the Conceptual Basis of Crop Loss Assessment: The Threshold Theory. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 23, 455–473.
- Zou, Y., de Kraker, J., Bianchi, F.J.J.A., van Telgen, M.D., Xiao, H. & Van der Werf, W. (2017). Video monitoring of brown planthopper predation in rice shows flaws of sentinel methods. *Sci. Rep.*, 7, 42210.

# Annexes

## Annexe 1 : Synthèse bibliographique régulation naturelle et dommages

Tableau S 1 : Synthèse des études ayant évalué le service de régulation fourni par les prédateurs d'arthropodes ravageurs. Nous avons ici conservé toutes les études ayant évalué l'effet du processus de régulation sur au moins un aspect du rendement. \* : Étude effectuée avec lâcher de prédateurs (pas naturellement présents).

| Référence                                  | Culture  | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)   | Prédateurs  | Mesure effectuée sur la production des plantes                 | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|--|--|---|---|--|---|
| <b>Gould and Jeanne (1984) *</b>           | <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> (chou pomme) | <i>Pieris rapae</i> (larve consomme les feuilles)   | Guêpes polistes   | Masse des pommes (kg) et catégorie de commercialisation        | <b>Oui</b>  |
| <b>Helenius (1990)</b>                     | <i>Avena sativa</i> (avoine)                               | <i>Rhopalosiphum padi</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)                     | Prédateurs épigés (carabes et staphylins)                     | Rendement (kg/ha)  | <b>Oui</b>  |
| <b>Stam &amp; Elmosa (1990)</b>            | <i>Gossypium</i> spp. (coton)                              | <i>Earias insulana</i> et <i>Helicoverpa armigera</i> (larves détruisent les capsules)        | Coccinelles, punaises prédatrices, chrysopes, araignées       | Rendement (kg / 10m <sup>2</sup> )                             | <b>Oui</b>  |
| <b>Biever &amp; Chauvin (1992) *</b>       | <i>Solanum tuberosum</i> (pomme de terre)                  | <i>Leptinotarsa decemlineata</i> (larves et adultes consomment les feuilles)                  | Punaises prédatrices  | Masse récoltée (kg)  | <b>Oui</b>  |
| <b>Wei, Xu &amp; Deloach (1995)</b>        | <i>Triticum</i> spp. (blé)                                 | <i>Anomala corpulenta</i> et <i>Anomala antique</i> (larves consomment les racines)           | Larves de diptères prédatrices ( <i>Promachus yesonicus</i> ) | Proportion de plants de blés morts                             | <b>Oui</b>  |
| <b>Holland, Thomas &amp; Hewitt (1996)</b> | <i>Triticum</i> spp. (blé)                                 | <i>Sitobion avenae</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée) et <i>Sitodiplosis</i> | Prédateurs épigés (carabes, staphylins, lynphiidés)           | Poids de mille grains, Poids d'un hectolitre, Teneur protéique | <b>Non</b>  |

| Référence                  | Culture   | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)   | Prédateurs  | Mesure effectuée sur la production des plantes | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|----------------------------|---|---|---|--|---|
|                            |   | <i>mosellana</i> (larves consomment les fleurs)   |   |  |   |
| Snyder & Wise (1999)       | Printemps : <i>Brassica oleracea</i> (chou pomme), <i>Cucumis sativus</i> (concombre) et <i>Solanum melongena</i> (aubergine)<br>Été : <i>Cucumis pepo</i> (courge) | Nombreux  | Prédateurs épigés (carabes et lycosidés)                | Masse produite par plant (kg)                  | Oui   |
| Snyder & Wise (2001)       | Printemps : <i>Cucumis sativus</i> (concombre)<br>Été : <i>Cucumis pepo</i> (courge)  | <i>Acalymma vittata</i> sur concombre (larves consomment les racines, adultes consomment les feuilles)<br><i>Anasa tristis</i> sur courge (adultes consomment la sève élaborée) | Prédateurs épigés (carabes et lycosidés)                | Rendement (kg/microparcelle)                   | Oui   |
| Vichitbandha & Wise (2002) | <i>Glycine max</i> (soja)   | Nombreux : aleurodes, cicadelles, thrips, chenilles et coléoptères phytophages  | Prédateurs épigés (carabes et araignées)                | Rendement (kg/microparcelle)                   | Non   |
| Grundy & Maelzer (2002) *  | <i>Gossypium</i> sp.  | <i>Helicoverpa armigera</i> (larves consomment les feuilles)  | Punaise prédatrice ( <i>Pristhesancus plagipennis</i> ) | Rendement (kg / microparcelle)                 | Oui   |

| Référence                               | Culture  | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)  | Prédateurs   | Mesure effectuée sur la production des plantes | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|---|--|--|--|--|---|
| <b>Shipp &amp; Wang (2003) *</b>        | <i>Solanum lycopersicum</i> (tomate)                         | <i>Frankliniella occidentalis</i> (larves et adultes génèrent des dégâts visibles sur les produits commercialisés) | Acarien prédateur et punaise prédatrice              | Catégorie de commercialisation                 | <b>Oui</b>  |
| <b>Östman et al. (2003)</b>             | <i>Hordeum vulgare</i> (orge)                                | <i>Rhopalosiphum padi</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)  | Prédateurs épigés (carabes, staphylins et araignées) | Rendement (kg/ha)                              | <b>Oui</b>  |
| <b>Cardinale et al. (2003)</b>          | <i>Medicago sativa</i> (luzerne)                             | <i>Acyrtosiphon pisum</i> et <i>Aphis craccivora</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)               | Punaise prédatrice, coccinelle et un parasitoïde     | Rendement (g/m <sup>2</sup> )                  | <b>Oui</b>  |
| <b>Harvey &amp; Eubanks (2004)</b>      | <i>Brassica oleracea</i> var. <i>acephala</i> (chou collard) | <i>Plutella xylostella</i> et autres chenilles ; altises (tous consomment les feuilles)                            | Fourmis  | Masse récoltée par plant (kg)                  | <b>Oui</b>  |
| <b>Opit et al. (2004) *</b>             | <i>Pelargonium peltatum</i> (pelargonium)                    | <i>Tetranychus urticae</i> (larves et adultes attaquent les feuilles et induisent une dépréciation visuelle)       | Acarien prédateur                                    | Catégorie de commercialisation                 | <b>Oui</b>  |
| <b>Seagraves &amp; McPherson (2006)</b> | <i>Glycine max</i> (soja)                                    | <i>Helicoverpa zea</i> et <i>Chrysodeixis includens</i> (larves consomment les feuilles)                           | Fourmi ( <i>Solenopsis invicta</i> )                 | Rendement                                      | <b>Non</b>  |
| <b>Figueireido et al. (2006)</b>        | <i>Zea mays</i> (maïs)                                       | <i>Spodoptera frugiperda</i> (larves consomment les feuilles et peuvent attaquer les épis)                         | Un forficule ( <i>Doru luteipes</i> ) et de nombreux | Rendement (kg/ha)                              | <b>Oui</b>  |

| Référence                            | Culture  | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)  | Prédateurs  | Mesure effectuée sur la production des plantes                              | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|--------------------------------------|--|--|---|---|---|
|                                      |  |  | parasitoïdes des œufs et des larves   |   |   |
| <b>Costamagna et al. (2007)</b>      | <i>Glycine max</i> (soja)                        | <i>Aphis glycines</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)                              | Coccinelles et un parasitoïde   | Rendement (g/m <sup>2</sup> )   | <b>Oui</b>  |
| <b>Costamagna et al. (2008)</b>      | <i>Glycine max</i> (soja)                        | <i>Aphis glycines</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)                              | Coccinelles, punaises prédatrices ( <i>Orius</i> spp.) et parasitoïdes  | Masse de graines par plant (g / plant)                                      | <b>Oui</b>  |
| <b>Jess &amp; Schweizer (2009) *</b> | <i>Agaricus bisporus</i> (champignon de culture) | <i>Lycoriella ingenua</i> (larves consomment les pieds de champignons)                             | Un acarien prédateur ( <i>Hypoaspis miles</i> ) et un nématode entomopathogène ( <i>Steinernema feltiae</i> ) | Rendement (kg / m <sup>2</sup> )  | <b>Non</b>  |
| <b>Weintraub et al. (2011) *</b>     | <i>Capsicum annuum</i> (poivron)                 | <i>Frankliniella occidentalis</i> (larves et adultes consomment les fleurs et les jeunes feuilles) | Un acarien prédateur ( <i>Amblyseius swirskii</i> ) et une punaise prédatrice ( <i>Orius laevigatus</i> )     | Proportion de plantes de qualité suffisante pour l'export                   | <b>Oui</b>  |
| <b>Lee &amp; Edwards (2012)</b>      | <i>Fragaria</i> spp. (fraise)                    | <i>Othiorhynchus sulcatus</i> (larves consomment les racines des plantes)                          | Prédateurs épigés (carabes)   | Nombre de fruits récoltés par microparcelle<br>Rendement (kg/microparcelle) | <b>Oui</b>  |



| Référence                            | Culture                                       | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)  | Prédateurs   | Mesure effectuée sur la production des plantes             | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|--------------------------------------|---|--|--|--|---|
| <b>Maas et al. (2013)</b>            | <i>Theobroma cacao</i> (cacaoyer)             | <i>Conopomorpha cramerella</i> (larves se développent dans les cabosses) et <i>Helopeltis sulawesi</i> (adultes attaquent les jeunes pousses et les cabosses) plus un champignon pathogène | Fourmis et oiseaux   | Nombre de fruits récoltés, Rendement (kg/ha/an)            | Oui   |
| <b>Wielgoss et al. (2014)</b>        | <i>Theobroma cacao</i> (cacaoyer)             | Voir ci-dessus   | Fourmis  | Nombre de fruits récoltés, Rendement (kg/ha/an)            | Oui   |
| <b>Suenaga &amp; Hamamura (2015)</b> | <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> | <i>Plutella xylostella</i> (larves consomment les feuilles) et <i>Myzus persicae</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)   | Une araignée ( <i>Pardosa astrigera</i> )  | Poids produit par plant (kg / plant)                       | Non   |
| <b>Liere et al. (2015)</b>           | <i>Glycine max</i> (soja)                     | <i>Aphis glycines</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)  | Punaises prédatrices, syrphes, coccinelles, diptères prédateurs (Dilochopodidae) et plusieurs parasitoïdes | Masse de grains par plant (g / plant)                      | Oui   |
| <b>Douglas et al. (2015)</b>         | <i>Glycine max</i> (soja)                     | <i>Dendroceras reticulatum</i> (adultes consomment les feuilles)   | Prédateurs épigés (carabes, araignées, staphylins)   | Nombre de plants par unité de surface ; rendement (t / ha) | Oui   |

| Référence                        | Culture                                       | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)  | Prédateurs   | Mesure effectuée sur la production des plantes            | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|----------------------------------|---|--|--|---|---|
| <b>Maine &amp; Boyles (2015)</b> | <i>Zea mays</i> (maïs)                        | <i>Helicoverpa zea</i> (larves consomment les feuilles et les épis ; des champignons peuvent se développer dans ces zones attaquées)                             | Chauves-souris (4 espèces)   | Proportion de grains attaqués par épi ; Rendement (bu/ha) | Oui   |
| <b>Parolin et al. (2015) *</b>   | <i>Solanum lycopersicum</i> (tomate)          | <i>Trialeurodes vaporariorum</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)   | Punaise prédatrice ( <i>Macrolophus pygmaeus</i> )                           | Nombre de tomates récoltées                               | Non   |
| <b>Anato et al. (2015)</b>       | <i>Anacardium occidentale</i> (noix de cajou) | Nombreux   | Fourmis  | Nombre de noix récoltables ; masse moyenne par noix       | Oui   |
| <b>Tschumi et al. (2016)</b>     | <i>Triticum aestivum</i>                      | <i>Oulema melanopus</i> (larves consomment les feuilles)   | Carabes, staphylins, coccinelles, punaises prédatrices et larves de chrysope | Rendement près de la bande enherbée (g / m <sup>2</sup> ) | Oui   |
| <b>Birkhofer et al. (2016)</b>   | <i>Hordeum vulgare</i> (orge)                 | <i>Rhopalosiphum padi</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée) et <i>Javasella pellucida</i> (transmet le virus de la mosaïque des stries en fuseaux) | Araignées  | Rendement (kg / ha)                                       | Oui   |
| <b>Gras et al. (2016)</b>        | <i>Theobroma cacao</i> (cacaoyer)             | Nombreux   | Fourmis, oiseaux et chauves-souris   | Nombre de fruits récoltés ; Masse par fruit               | Oui   |

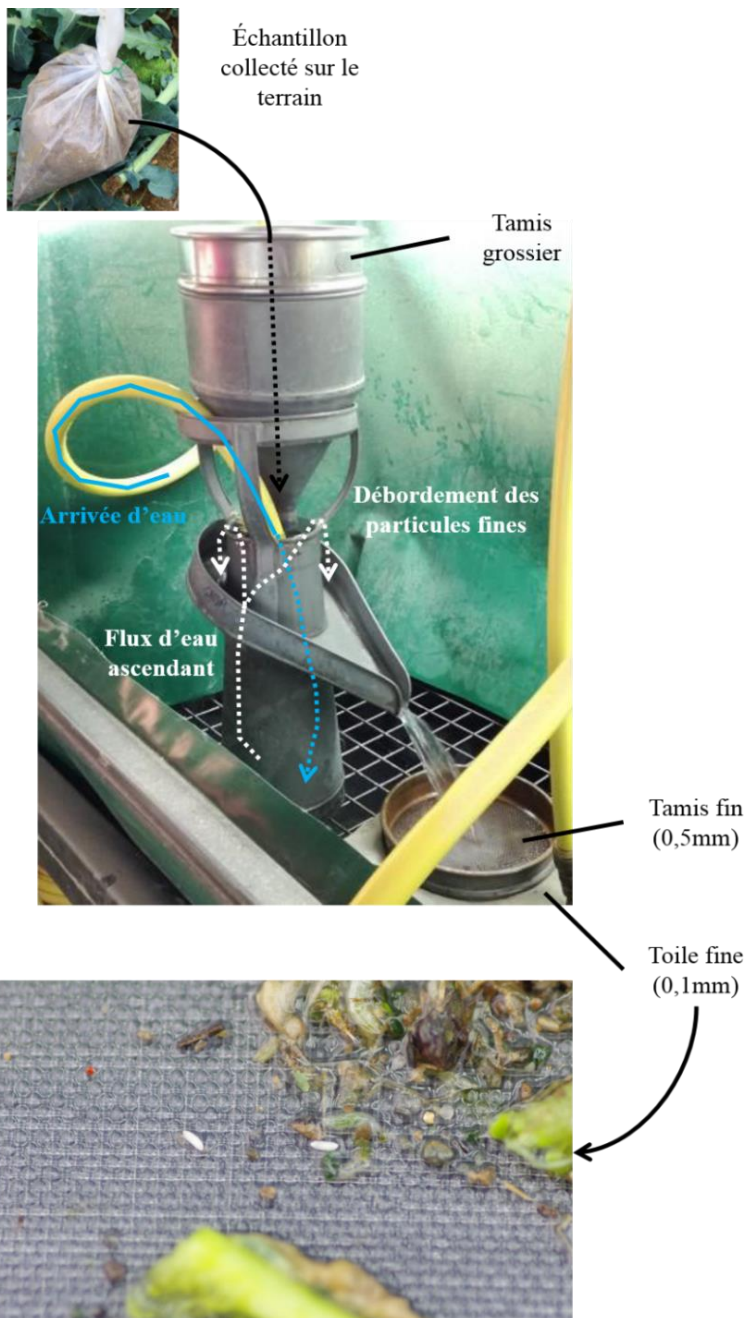
| Référence                     | Culture                                     | Ravageur (principale cause de nuisibilité considérée)   | Prédateurs  | Mesure effectuée sur la production des plantes                             | Effet des prédateurs sur la production dans au moins un essai ? |
|-------------------------------|---|---|---|--|---|
| <b>Tomson et al. (2017) *</b> | <i>Gossypium</i> sp. (coton)                | <i>Aphis gossyipi</i> , <i>Phenacoccus solenopsis</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée),<br><i>Dysdercus cingulatus</i> (adultes consomment le contenu des graines en formation) et<br><i>Helicoverpa armigera</i> (larves consomment les feuilles) | Punaise prédatrice ( <i>Rhynocoris fuscipes</i> ) | Rendement (kg / ha)  | Oui   |
| <b>Denmead et al. (2017)</b>  | <i>Elaeis guineensis</i> (=palmier à huile) | Nombreuses espèces, groupées en classes de taille   | Fourmis, oiseaux et chauve-souris                 | Masse récoltée par palmier et par jour                                     | Non   |
| <b>Cahenzli et al. (2017)</b> | <i>Malus domestica</i> (pommier)            | <i>Dysaphis plantaginea</i> (larves et adultes consomment la sève élaborée)   | Araignées   | Nombre de fruits déformés par les pucerons (et donc non commercialisables) | Oui   |
| <b>Sutter et al. (2018)</b>   | <i>Brassica rapa</i> (colza)                | <i>Meligethes aeneus</i> (adultes font avorter les fleurs)  | Prédateurs épigés                                 | Rendement (t / ha)   | Non   |

Les études présentées dans le Tableau S 1 ci-dessus ont été obtenues à partir: 1) d'une revue des références citées dans Symondson *et al.* (2002) et 2) d'une recherche par mots-clés sur le Web of Science : TOPIC: ("biological control" OR "natural regulation" OR "biocontrol") AND TOPIC: (crop\*) AND TOPIC: (damag\* OR injur\* OR yield) AND TOPIC: (predat\*); Timespan: 2002-2018. N'ont été conservées que les études ayant évalué l'effet de prédateurs sur au moins une composante du rendement. Les articles ont été évalués sur le titre, puis sur l'abstract, et enfin si nécessaire sur le M&M et les résultats. Pour considérer que l'article quantifiait l'effet des prédateurs, nous avons considéré qu'il fallait soit 1) qu'il y ait comparaison de modalités clairement définies d'exclusion ou d'enrichissement ou 2) qu'il y ait mise en corrélation directe du nombre de prédateurs (ou d'une métrique pour laquelle les auteurs démontrent une forte corrélation avec le nombre de prédateurs ou avec la réduction du

nombre de ravageurs, *e.g.* présence de bandes fleuries dans (Tschumi *et al.* 2016)) avec une composante du rendement. Ces critères correspondent globalement à ceux retenus par Lindell *et al.* (2018) pour leur revue sur l'effet des vertébrés sur les ravageurs des cultures.

## Annexe 2 : Quantification de la ponte de la mouche du chou sur navets et choux chinois

Sur navets et sur choux chinois, le dispositif expérimental des feutrines n'est pas utilisable pour des raisons de morphologie des plantes (résultats obtenus dans cette thèse mais non présentés, voir également (Lamy *et al.* 2017)). Les comptages d'œufs de mouche effectués sur navets et choux chinois présentés dans les comptes-rendus techniques (annexes suivantes) ont donc toujours été effectués par prélèvement de terre suivi d'une élutriation. Sur ces plantes les mouches peuvent également pondre sur les feuilles (Lamy *et al.* 2017), les plantes ont donc également été collectées pour dénombrer les œufs pondus sur les feuilles.



Dispositif utilisé pour le comptage des œufs par élutriation après collecte d'échantillons de terre ou de feuilles sur le terrain.

Photographies : Gwendan Renaud et X. Mesmin.

## Annexe 3 : Comptes-rendus techniques aux coopératives partenaires

# 1 Compte-rendu des résultats des suivis du printemps 2015 sur brocolis à destination des techniciens Triskalia et des agriculteurs concernés

## Comment intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs en plein champ ?

Travail de thèse de Xavier Mesmin (financement Bretagne – chaire AEI). Hébergé à l'unité de recherche IGEPP (institut de génétique, environnement et protection des plantes) et encadré par Anne Le Ralec, Vincent Faloya et Anne-Marie Cortesero.

### Synthèse des résultats printemps 2015

#### Contexte :

1. Suivis réalisés chez 3 producteurs de brocolis au printemps 2015 (avril → début juillet).
  2. L'intégralité des choux suivis étaient traités au Success4 (contre la mouche).
  3. Une zone (~ 100m<sup>2</sup>) sans pulvérisation d'insecticide dans chaque parcelle ; une autre, de même surface et à proximité, conduite avec les mêmes traitements que le reste de la culture.
- La **ponte** de la mouche du chou a été **faible au printemps 2015** (~ 1 œuf/plant en moyenne pendant tout le printemps), donnant peu de larves et peu de pupes.  
Dans ces conditions, on ne constate **ni effet traitement, ni effet du contrôle biologique**. Les résultats obtenus en parcelle expérimentale (conduite dans le bassin de Rennes) davantage infestée (~ 11 œufs/plant) montrent que :
    - Le **contrôle biologique** réalisé par les **prédateurs du sol** (carabes, araignées...) réduit efficacement les populations nuisibles de mouche : - **40%** par rapport à une situation sans contrôle biologique ;
    - Le traitement Success4 réduit davantage les populations nuisibles de mouche : - **72%** par rapport à une situation non traitée mais avec contrôle biologique naturel.
  - En 2015, chez les trois producteurs comme en parcelle expérimentale, on n'observe **aucune relation entre nombre de larves développées sur un plant** (densité maximum dans les deux cas : 10-15) **et masse de la pomme** sur ce même plant. Le seuil de nuisibilité de la mouche, lorsqu'elle se développe sur les racines de brocoli, semble donc être au-dessus de 10-15 larves.
  - Les asticots ayant pu se développer ont donné des pupes. **30% d'entre elles en moyenne étaient parasitées**, par des insectes parasitoïdes, dont les larves se développent à l'intérieur des pupes de mouche et les tuent. Le parasitoïde principal de la mouche du chou élimine donc une proportion importante de mouches, même lorsque leur densité est faible. Le contrôle biologique obtenu grâce à ce type d'insecte **limite l'augmentation des populations de mouche d'une génération sur l'autre** et diminue le nombre d'individus qui se disperseront à l'émergence sur les cultures environnantes.
  - Les densités de pucerons et de chenilles sur les feuilles avant pomaison étaient faibles chez les producteurs. Nous avons trouvé respectivement 40 et 0,1 individus/plant en moyenne. Que ce soit dans la zone traitée ou non traitée, on n'a **jamais retrouvé de pucerons dans les pommes, et très peu de cas de chenille** (2 pommes sur 120).  
Par comparaison, en parcelle expérimentale, les densités de pucerons et chenilles sur les feuilles étaient respectivement de 350 et 1,2 individus/plant. En l'absence de traitements insecticides,

**on a retrouvé des corps étrangers** (pucerons, chenilles ou insectes auxiliaires associés) **dans 45% des pommes.**

- En parcelle expérimentale, les dégâts foliaires dus aux altises ont été évalués, et la production des mêmes plants a été mesurée. Les plants suivis avaient en moyenne 1 feuille sur 5 poinçonnée sur plus du quart de leur surface. Ce niveau d'attaque n'a jamais conduit à la mort des plants. Ces données ne montrent pas de relation entre les dégâts d'altises sur feuille et la production des plants. Il est toutefois possible que les attaques occasionnent des **retards de croissance**, et donc des **récoltes plus étalées**.

## Perspectives 2016

- Vues les quantités produites et les problèmes rencontrés (larves de mouche dans les pommes notamment), il sera plus pertinent de **suivre des brocolis d'automne** que de printemps.
- Pour limiter les dégâts effectués par les insectes ravageurs sur les cultures, on peut employer la **méthode des plantes pièges**. Celle-ci consiste à utiliser des plantes plus attractives que la culture pour les ravageurs, de sorte à concentrer l'infestation sur une plante qui n'est pas commercialisée.

Le chou chinois semble plus attractif que le brocoli pour la mouche du chou (résultats préliminaires en parcelle expérimentale). Il est envisagé en 2016 de **tester cette stratégie en parcelles de production**. Le semis de chou chinois pourrait être fait dans les allées. Une des principales inconnues est la **distance** sur laquelle l'effet attractif du chou chinois se ressent.

- Pour évaluer l'intérêt de cette technique, il faut s'assurer que ces bandes de chou chinois n'auront pas pour conséquence de multiplier les populations de mouche en leur créant un habitat favorable. **Cette multiplication dépend en partie de la régulation naturelle** effectuée d'abord par les prédateurs, puis par les parasitoïdes. Notre travail devra donc inclure un suivi des populations de mouche et de leurs ennemis naturels dans les choux chinois, ainsi que dans les brocolis.

## Quelques illustrations :



Figure 1 : feutrine installée sur brocoli pour suivre la ponte de la mouche du chou



Figure 2 : Tri de terre permettant de compter les pupes au pied des plants



## 2 Compte-rendu des résultats des suivis de l'automne 2015 sur navets à destination des techniciens Agrial et des agriculteurs concernés

### Comment intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs en plein champ ?

Travail de thèse de Xavier Mesmin (financement Bretagne – chaire AEI). Hébergé à l'unité de recherche IGEPP (institut de génétique, environnement et protection des plantes) et encadré par Anne Le Ralec, Vincent Faloya et Anne-Marie Cortesero.

#### Synthèse des résultats automne 2015

##### Objectifs :

1. Faire un état des lieux du **niveau de régulation naturelle** obtenu sur la mouche du chou en parcelles de production ;
2. Comparer ce niveau aux **attentes sur la qualité des produits** ;
3. Suivre les **populations de prédateurs du sol**, susceptibles d'intervenir dans cette régulation naturelle.

##### Contexte :

1. Suivis réalisés chez **4 producteurs de navets** à l'été – automne 2015 (mi-août → début novembre).
  2. Travail principalement sur une **zone** (~ 200m<sup>2</sup>) **non protégée** : sans filet et sans pulvérisations insecticides. **Récolte de navets sous filet** pour avoir un **point de comparaison** avec les pratiques habituelles.
- A la récolte de l'automne 2015, entre **75 et 100%** (selon le producteur) des **navets** sont **véreux** dans la zone non protégée. En comparaison, **entre 0 et 5% des navets** étaient **véreux** sous filet, ce qui montre son efficacité pour empêcher les dégâts de mouche. Ces travaux ne nous permettent pas de dire si les pulvérisations insecticides réalisées sur filet apportent une protection supplémentaire vis-à-vis de la mouche.
  - Ces dégâts peuvent être associés aux abondances mesurées des larves et des pupes de mouche : nous avons collecté **4-5 pupes / navet en moyenne à la récolte**, hors filet. Ce qui signifie qu'au minimum 4-5 larves se sont développées sur chaque navet pendant le cycle de culture.
  - La comparaison des densités de mouche du chou entre le début (stade œuf) et la fin de son cycle biologique (stade puce) permet d'évaluer sa mortalité. **La ponte**, sur toute la période de culture, a été de l'ordre de **15-20 œufs / navet**. En reprenant la densité de pupes donnée au point précédent, on obtient une **mortalité de la mouche d'environ 65-80%** au cours de son cycle biologique au sol.
  - On sait qu'une part de cette mortalité est à attribuer aux **prédateurs naturels de la mouche** présents **sur le sol**. Toutefois, dans le travail mené à l'automne 2015, les producteurs qui avaient le plus de carabes (insectes prédateurs du sol considérés généralement comme omnivores et opportunistes) n'étaient pas ceux qui présentaient les taux de mortalité les plus importants pour la mouche. Ainsi, **notre travail ne nous permet pas d'associer une plus forte abondance de carabes à un meilleur contrôle biologique**.
  - Parmi les pupes collectées, de **25 à 40% étaient parasitées**, par des insectes parasitoïdes, dont les larves se développent à l'intérieur des pupes de mouche et les tuent. Ce **taux de parasitisme** est **globalement constant**, quelle que soit la densité de mouche. Le contrôle biologique obtenu

grâce à ce type d'insecte **limite l'augmentation des populations de mouche d'une génération sur l'autre** et diminue le nombre d'individus qui se disperseront à l'émergence sur les cultures environnantes.

## Perspectives 2016

- Pour limiter les dégâts des insectes ravageurs sur les cultures, on peut employer la **méthode des plantes pièges**. Celle-ci consiste à utiliser des plantes plus attractives que la culture pour les ravageurs, de sorte à concentrer l'infestation sur une plante qui n'est pas commercialisée. Le chou chinois semble plus attractif que le navet pour la mouche du chou (résultats préliminaires en parcelle expérimentale). Il est envisagé en 2016 de **tester cette stratégie en parcelles de production**. Le semis de choux chinois pourrait être fait dans les allées, en même temps que le semis de navets. Une des principales inconnues est la **distance** sur laquelle l'effet attractif du chou chinois se ressent.
- Pour évaluer l'intérêt de cette technique, il faut s'assurer que ces bandes de choux chinois n'auront pas pour conséquence de multiplier les populations de mouche en leur créant un habitat favorable. **Cette multiplication dépend en partie de la régulation naturelle** effectuée d'abord par les prédateurs, puis par les parasitoïdes. Notre travail devra donc inclure un suivi des populations de mouche et de leurs ennemis naturels dans les choux chinois, ainsi que dans les navets.

## Quelques illustrations



Figure 1 : Piégeage des insectes prédateurs du sol

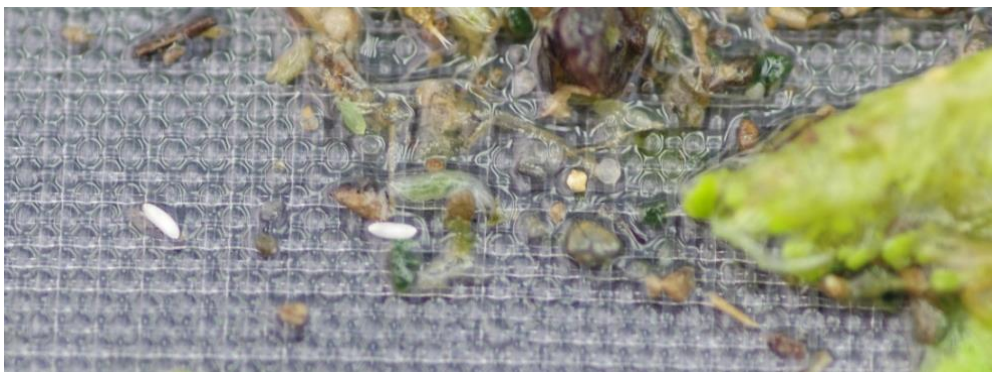


Figure 2 : Comptage des œufs de mouche sur un filtre, après lavage des feuilles et collet des navets

### 3 Compte-rendu des résultats des suivis de 2016 sur brocolis à destination des techniciens Triskalia et des agriculteurs concernés

Xavier Mesmin

xavier.mesmin@agrocampus-ouest.fr

02.23.48.70.77

## Bilan essais été automne 2016 – Triskalia

### Cadre général, bref rappel des essais 2015

Travail de thèse de Xavier Mesmin : « Comment intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs en brassicacées légumières ? », financement région Bretagne – chaire AEI, encadré par Anne Le Ralec, Vincent Faloya et Anne-Marie Cortesero. Porté par l'unité de recherche IGEPP : institut de génétique, environnement et protection des plantes.

Le principal ravageur étudié est la **mouche du chou**. En sortie d'hiver, les adultes émergent et se reproduisent. Les femelles pondent leurs œufs sur les brassicacées (sauvages ou cultivées). Ces œufs éclosent 3-6 jours après la ponte, donnant des larves qui effectuent leur développement en consommant les racines des brassicacées. Ce développement dure 3-4 semaines à l'issue desquelles l'individu débute sa métamorphose, à l'intérieur d'une pupe, à l'issue de laquelle une mouche adulte émerge. Ce ravageur peut occasionner de gros dégâts lorsque les plants ne sont pas protégés chimiquement. Le développement des larves dans les têtes (pas de lutte chimique possible) peut également rendre les choux non commercialisables.

Les objectifs généraux de ces essais sont :

- d'évaluer le **contrôle biologique** obtenu sur la mouche du chou et de chercher des **leviers d'actions** permettant de **l'augmenter** ;
- d'évaluer la **compatibilité** des leviers proposés **avec les attentes économiques** des producteurs et de la coopérative. Le principal ravageur étudié est la **mouche du chou**.

En 2015, 3 essais ont été mis en place chez des producteurs de **brocoli de printemps** dans l'objectif d'avoir un état initial du contrôle biologique en conditions de production. Les essais consistaient donc en suivis des principaux ravageurs des choux et de leurs auxiliaires dans une **zone sans insecticides**.

Ces premiers essais n'ont pas réellement permis d'évaluer le contrôle biologique de la mouche du chou, dans la mesure où tous les plants utilisés étaient traités à la mini-motte contre ce ravageur (problème d'organisation à la plantation). Ainsi, la mortalité du ravageur a été quasi-totale et presque aucune larve de mouche n'a pu se développer.

Les suivis ont toutefois permis de montrer que les **prédateurs et parasitoïdes** de la mouche du chou étaient **présents en densité comparable à ce qui est obtenu en parcelle expérimentale à l'INRA**, où ils contribuent efficacement à la régulation de ce ravageur.

Enfin, des populations de **pucerons et de chenilles** ont été observées en cours de culture, en zone non traitée et sur des témoins traités. **Aucun brocoli récolté ne contenait d'insecte à l'intérieur des têtes**, qu'il y ait eu pulvérisation d'insecticides ou non.

### Objectifs des essais 2016

En 2016, l'objectif était de proposer un levier permettant de limiter les populations de mouche du chou sur brocolis. Nous avons souhaité, avec les techniciens de Triskalia, tester l'intérêt **d'introduire une plante-piège**, le chou chinois, pour **détourner la mouche du chou des plants de brocoli**. Cette idée se base sur des travaux effectués par des collègues de l'UMR IGEPP (Fabrice Lamy et Anne-Marie Cortesero notamment) qui ont démontré un effet attracteur du chou chinois par rapport au brocoli en

parcelle expérimentale. Nous souhaitons donc tester les hypothèses suivantes, dans une configuration compatible avec le système de production des agriculteurs :

1. Le chou chinois permet de capter une partie de la ponte et donc de **diminuer la pression de mouche du chou sur les brocolis adjacents** ;
2. Une concentration de mouche du chou dans le couvert de chou chinois occasionne une **concentration de ses ennemis naturels**, prédateurs comme parasitoïdes.

## Dispositif expérimental et suivis réalisés

Nous avons réalisé cet essai chez deux producteurs de brocolis d'automne dans le secteur de Josselin – Pontivy. Le schéma expérimental est présenté en figure 1. Des brocolis sans traitement à la mini-motte ont été fournis par le producteur de plant (organisation Triskalia) pour planter la zone sans traitement insecticide.

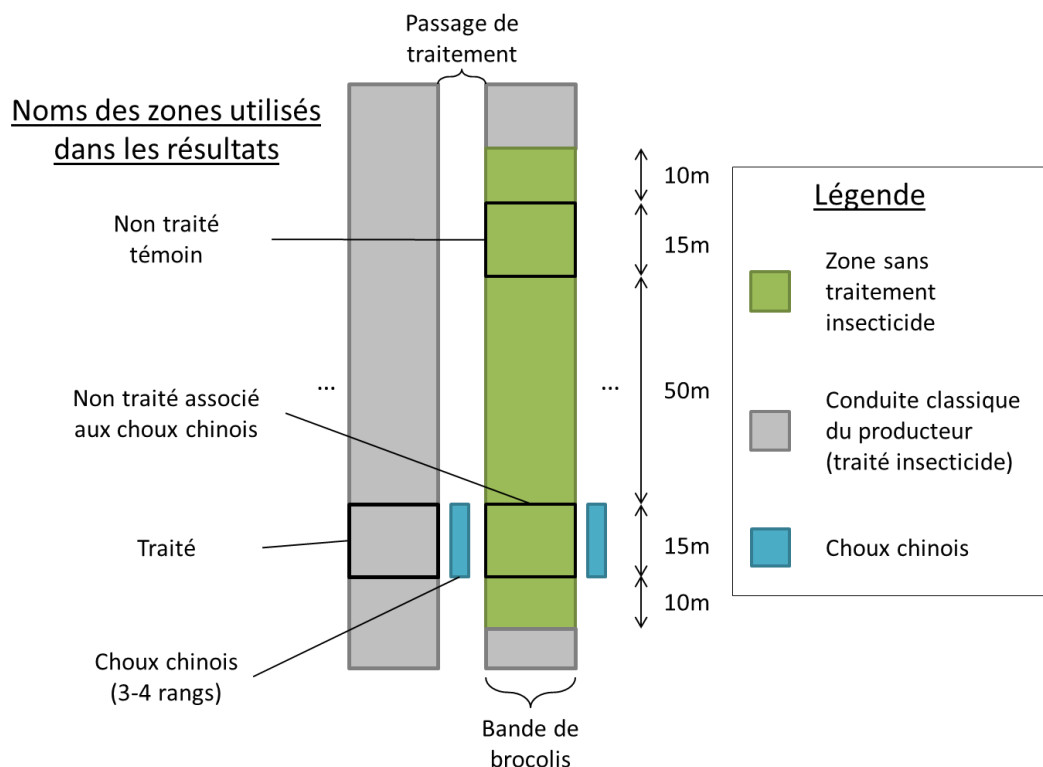


Figure 1 : Disposition des zones étudiées dans le cadre des essais « brocolis – chou chinois » à l'été – automne 2016

La ponte de la mouche du chou a été suivie par feutrines sur les brocolis (les feutrines ne fonctionnent pas sur chou chinois) : *10 en non traité témoin et 10 en non traité associé aux choux chinois.*

Les pucerons et chenilles présents sur les feuilles ont été comptés et une évaluation des dégâts effectués par les altises a été faite (uniquement le 09/08/16) sur : *10 plants en traité, 10 plants en non traité associé aux choux chinois et 8 choux chinois.*

A la récolte, *10 plants dans chacune des 4 zones* ont été prélevés pour :

- Peser le brocoli produit ;
- Évaluer les populations d'insectes présents dans la pomme : chenilles, pucerons, œufs / larves de mouche du chou, cécidomyie ;
- Dénombrer les pupes de mouche du chou au pied des plants.

Les individus émergeant des pupes collectées ont été identifiés pour déterminer les niveaux de parasitisme.

Enfin, des piégeages de faune du sol ont été effectués et sont en attente de détermination.

## Principaux résultats

Cette partie ne reprend pas l'intégralité des suivis réalisés, n'hésitez pas à me contacter pour tout résultat complémentaire.

### Ponte de la mouche sur les pommes

Au retour du terrain, les brocolis ont été découpés en petites fleurettes, puis jetés dans un dispositif permettant de mettre en suspension les œufs et larves (qui flottent) puis de les récupérer sur un filtre fin pour les compter (Figure 2).

Des prélèvements de brocolis ont démarré dès leur formation pour observer l'évolution des nombres d'œufs et de larves à l'intérieur des têtes à l'approche de la récolte. La **ponte sur les pommes est équivalente que l'on soit dans la zone traitée, dans la zone non traitée associée aux choux chinois ou dans la zone non traitée témoin** (Figure 3). Les choux chinois, dans la disposition testée, n'ont pas permis de protéger les brocolis de la ponte de la mouche du chou sur les pommes. Le nombre de larves par brocoli reste toutefois extrêmement faible (triangles sur la figure 3). Il est probable que certaines larves soient présentes dans les pommes, mais indétectables car encore trop jeunes. Cette situation n'est pas problématique pour la commercialisation des brocolis.

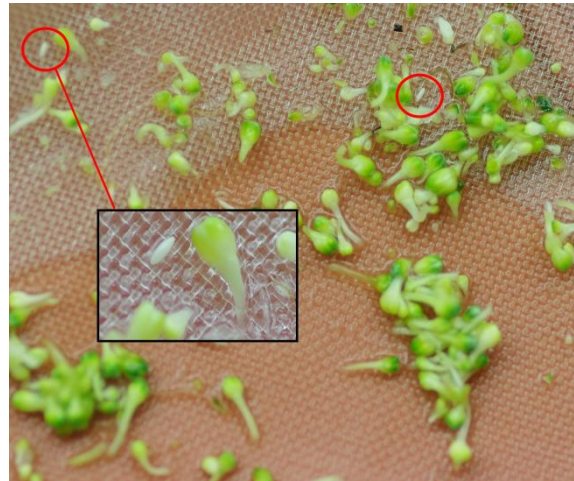


FIGURE 2 : PARTICULES FLOTTANTES FILTRÉES PAR LE DISPOSITIF A DEBORDEMENT UTILISE. ON REPERE ICI DEUX ŒUFS ENCERCLES EN ROUGE.

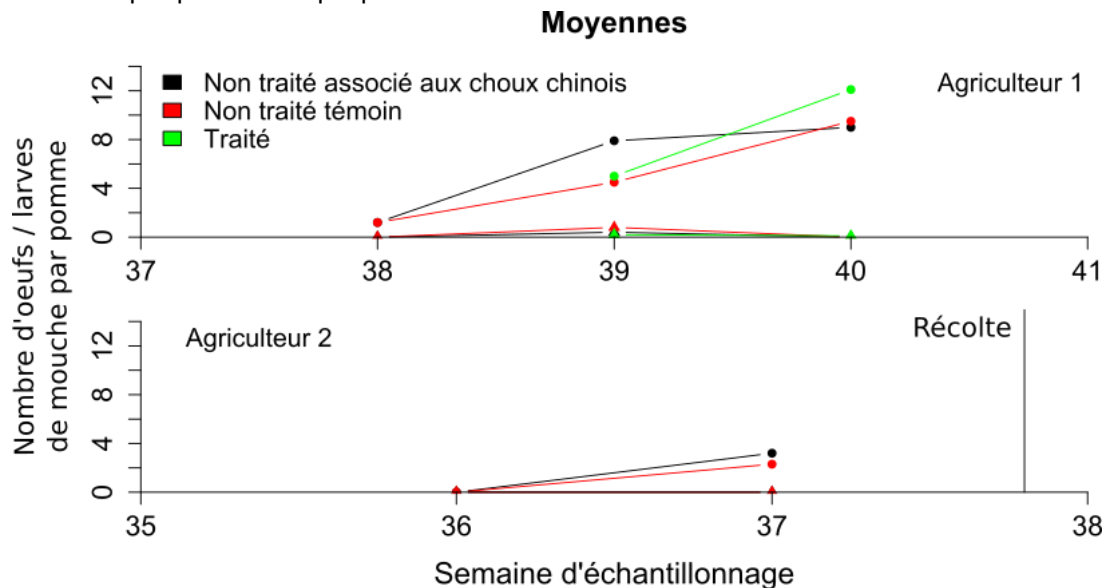


Figure 3 : Évolution du nombre d'œufs (ronds) et de larves (triangles) de mouche du chou dans les semaines précédant la récolte (pas de récolte pour l'agriculteur 1)

### Ponte sur la terre

On n'observe pas d'effet significatif de l'association avec les choux chinois sur le nombre d'œufs pondus par brocoli sur toute la période de culture. Quel que soit le producteur, il semble que



les rangs en bordure des allées de traitement reçoivent davantage d'œufs que les rangs du centre. **L'insertion de choux chinois dans les allées ne semble ni aggraver ni améliorer cette situation.**

### Efficacité du contrôle biologique - prédation

Sur la mouche du chou, on sait que le taux de mortalité naturelle peut être particulièrement important. Hughes et Salter, dans une étude publiée en 1959, démontrent une mortalité de 85% au stade œuf. En station expérimentale (sans traitement insecticide), nous démontrons également des taux de mortalité de 85-92%. Cette mortalité est **en partie attribuable aux prédateurs de la mouche du chou**. Les niveaux de mortalité moyens sont présentés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Taux de mortalité<sup>10</sup> de la mouche du chou (au sol) en fonction de la parcelle suivie et de la zone échantillonnée

|               | Non traité associé aux choux chinois | Non traité témoin |
|---------------|--------------------------------------|-------------------|
| Agriculteur 1 | 84%                                  | 86%               |
| Agriculteur 2 | 66%                                  | 75%               |

En conditions de production, malgré des traitements insecticides réguliers par le passé, on retrouve des niveaux de mortalité comparables à ce que l'on trouve en parcelle expérimentale. On peut donc supposer que le **niveau de régulation naturelle obtenu est également d'efficacité comparable**. L'identification de la faune du sol échantillonnée permettra d'apporter un éclaircissement complémentaire.

Contrairement aux résultats obtenus par Camille Puech dans le cadre du projet API-leg, le nombre de pupes par plant est légèrement plus faible dans les choux chinois que dans les brocolis non traités. Le **mode d'implantation des choux chinois, différent dans les deux essais**, peut être en partie responsable de ces observations divergentes (voir 4.). On n'observe pas de concentration des pupes dans les rangs de brocolis proches des choux chinois. Ainsi, la **proximité des brocolis avec les choux chinois** n'occasionne **ni augmentation ni diminution importante du nombre de ravageurs développés**.

### Efficacité du contrôle biologique – parasitoïdes

Les larves et pupes de mouche sont susceptibles d'être parasitées par essentiellement deux insectes (photos en figure 4).



Figure 4 : Parasitoïdes de mouche du chou : *Trybliographa rapae* à gauche et *Aleochara sp.* à droite.

Dans ce modèle biologique, le parasitisme **ne permet pas directement de limiter les dégâts** sur la production en cours puisque les parasitoïdes n'interviennent qu'à la fin du développement larvaire de la mouche du chou. Il permet toutefois de **réduire les populations de ravageur d'une**

<sup>10</sup> Pour effectuer ce calcul, le nombre d'œufs compté sur feutrine est corrigé afin de prendre en compte le fait que le dispositif des feutrines sous-estime la ponte de la mouche (Bligaard et al. 1999).

**génération sur l'autre** et de limiter ainsi les populations de mouche infestant les cultures de chou environnantes.

Les taux de parasitisme obtenus sont importants, plus élevés que lors des essais 2015. En moyenne, **41% des pupes de mouche sont parasitées et ne donneront donc pas de mouche à la génération suivante.**

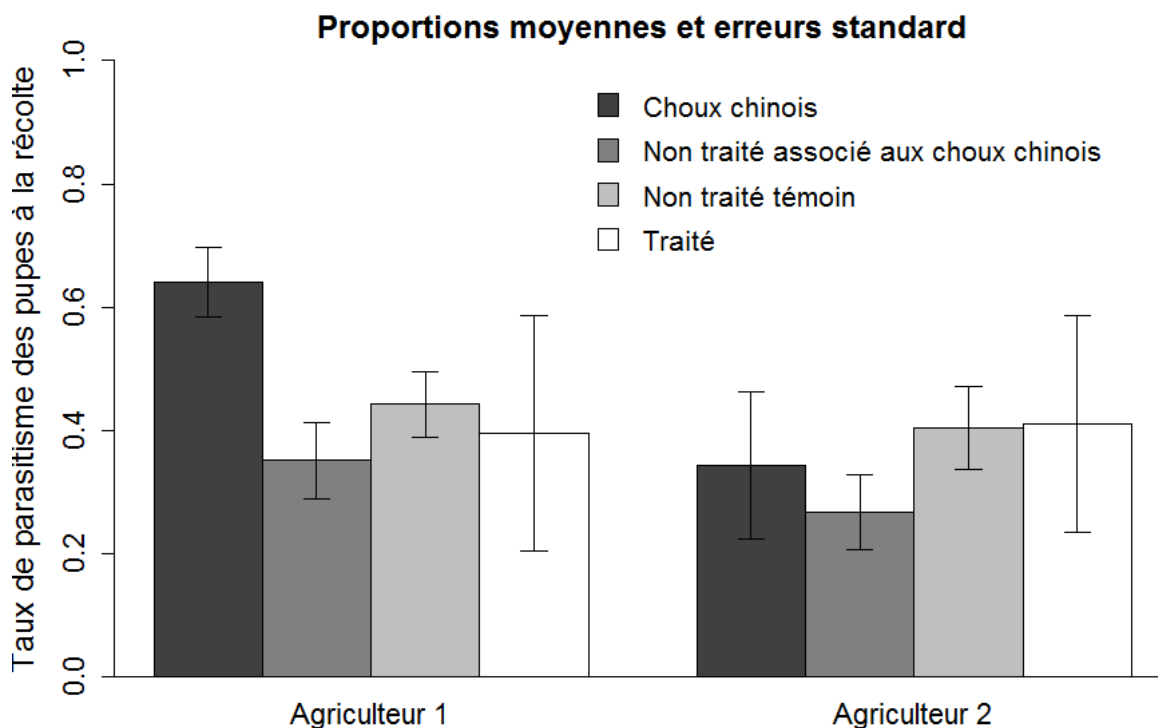


Figure 5 : Taux de parasitisme des pupes collectées selon l'agriculteur et la zone échantillonnée

Le **parasitisme occasionné par les *Aleochara*** est significativement plus important dans la zone de choux chinois qui avait le mieux levé (chez l'agriculteur 1). Le parasitisme occasionné par *T.rapae* restant identique aux autres zones, cela explique le **taux de parasitisme supérieur de la zone « Choux chinois » de l'agriculteur 1**. Des essais préliminaires de F.Lamy, publiés en 2016, en parcelle expérimentale avaient également montré une **concentration des *Aleochara* dans les couverts de choux chinois**. Toutefois, c'est la première fois qu'on observe une augmentation du taux de parasitisme associé à ces espèces, généralement assez rares. Les résultats seront donc à confirmer.

### Retour sur les conditions d'implantation des choux chinois

Lors des essais du **printemps 2016**, gérés essentiellement par Camille Puech, les **choux chinois** avaient été **plantés**, sur le format d'une plantation de salade. Le résultat, en termes de croissance des plantes, avait été tout à fait satisfaisant, malgré des températures froides début avril (Figure 6, à gauche). Suite à des essais concluants en parcelle expérimentale, nous avons souhaité **implanter nos choux chinois par semis à l'été 2016**. Un voile de forçage a été mis en place pendant 2-3 semaines suivant le semis. Les conditions particulièrement sèches des mois de juillet-août 2016 et un matériel de semis mal réglé ont conduit à une mauvaise levée des choux chinois. Ainsi, **1 bande de choux chinois sur 4 s'est développée comme nous l'attendions**, chez l'agriculteur 1 (Figure 6, à droite). Chez l'agriculteur 2, la levée a été extrêmement tardive et une des deux bandes a été hersée par inadvertance (plantes peu visibles). L'autre a donné un couvert trop hétérogène (Figure 6, au milieu).



Figure 6 : Développement de différentes bandes de choux chinois 1.5 mois après implantation. A gauche, plantation au printemps 2016 ; au milieu et à droite : semis à l'été 2016

Enfin, même dans le cas d'une levée satisfaisante, un semis de choux chinois produit des **plants trop serrés**, où les choux n'ont pas la place nécessaire pour se développer correctement. Par rapport aux brocolis, plantés, ils conservent pendant toute la culture un retard de croissance qui peut les empêcher de remplir leur rôle de plante-piège. Afin d'obtenir un couvert et un développement satisfaisant, la **plantation en format 35 (inter-rang)\*35 (sur le rang)**, type salade, **paraît donc être la meilleure solution pour implanter les choux chinois**.

### Conclusion – perspectives 2017

Suite à une **discussion commune avec Camille Puech et les chercheurs associés**, nous souhaitons tester l'installation d'une **ceinture de choux chinois autour d'une zone de brocolis**, afin d'obtenir un effet « barrière », quel que soit le sens de colonisation des ravageurs. L'objectif principal est donc de tester **l'hypothèse suivante** : les choux chinois implantés sur le pourtour d'une zone de brocolis permettent **de limiter l'infestation** de cette zone de brocolis **par la mouche du chou, et par les altises**. Il nous paraît intéressant d'associer à cela une **implantation de choux chinois dans les allées**, dans l'objectif de compléter l'effet protecteur.

Nous quantifierons **la régulation naturelle** obtenue **dans les couverts de brocolis et de choux chinois**, essentiellement sur la **mouche du chou**. Un **suivi altises** sera également mis en place.

Nous souhaitons réaliser ce travail sur 1 parcelle, vue la quantité de travail que nécessite chaque suivi.



## 4 Compte-rendu des résultats des suivis de 2016 sur navets à destination des techniciens Agrial et des agriculteurs concernés

Xavier Mesmin

xavier.mesmin@agrocampus-ouest.fr

02.23.48.70.77

# Bilan essais été automne 2016 – Agrial

## Cadre général, bref rappel des essais 2015

Travail de thèse de Xavier Mesmin : « Comment intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs en brassicacées légumières ? », financement région Bretagne – chaire AEI, encadré par Anne Le Ralec, Vincent Faloya et Anne-Marie Cortesero. Porté par l'unité de recherche IGEPP : institut de génétique, environnement et protection des plantes.

Le principal ravageur étudié est la **mouche du chou**. En sortie d'hiver, les adultes émergent et se reproduisent. Les femelles pondent leurs œufs sur les brassicacées (sauvages ou cultivées). Ces œufs éclosent 3-6 jours après la ponte, donnant des larves qui effectuent leur développement en consommant les racines des brassicacées. Ce développement dure 3-4 semaines à l'issue desquelles l'individu débute sa métamorphose, à l'intérieur d'une puppe, à l'issue de laquelle une mouche adulte émerge. Ce ravageur peut occasionner une destruction totale de la récolte lorsque les plants de ne sont pas protégés.

Les objectifs généraux de ces essais sont :

- d'évaluer le **contrôle biologique** obtenu sur la mouche du chou et de chercher des **leviers d'actions** permettant de **l'augmenter** ;
- d'évaluer la **compatibilité** des leviers proposés **avec les attentes économiques** des producteurs et de la coopérative.

En 2015, 4 essais ont été mis en place chez des producteurs de **navets d'automne** dans l'objectif d'avoir un **état initial du niveau de contrôle biologique** en conditions de production. Les essais consistaient donc en suivis des principaux ravageurs des choux et de leurs auxiliaires dans une **zone sans insecticides et sans filet**.

Ces premiers résultats ont montré que la **ponte de la mouche** du chou était **continue** à partir de 3 semaines après le semis des navets. En fin de culture, on dénombrait en moyenne 4-5 pupes par plant, suffisant à donner 100% de navets véreux. Le **seuil de nuisibilité**, vues les exigences actuelles de qualité, **est extrêmement bas** : une larve de mouche suffit à rendre le navet non commercialisable. **Peu de prédateurs** d'œufs de mouche (carabes, staphylin) ont été échantillonnés sur les parcelles des producteurs : moins de 4 individus par piège et par semaine. En revanche, les **parasitoïdes** (insectes qui effectuent leur développement à l'intérieur des pupes de mouche et tuent ainsi leur hôte, voir 3. des résultats) sont **actifs** et régulent les populations de mouche.

## Objectifs des essais 2016

En 2016, l'objectif était de proposer un levier permettant de limiter les populations de mouche du chou sur brocolis. Nous avons souhaité, avec les techniciens d'Agrial, tester l'intérêt **d'introduire une plante-piège**, le chou chinois, pour **détourner la mouche du chou des navets**. Cette idée se base sur des travaux effectués par des collègues de l'UMR IGEPP (Fabrice Lamy et Anne-Marie Cortesero notamment) qui ont démontré, sur une autre brassicacée, le brocoli, un effet attracteur du chou chinois vis-à-vis de la mouche du chou. Nous souhaitons donc tester les hypothèses suivantes :

3. Le chou chinois permet de capter une partie de la ponte et donc de **diminuer la pression de mouche du chou sur les navets adjacents** ;

4. Une concentration de mouche du chou dans le couvert de chou chinois occasionne une **concentration de ses ennemis naturels**, prédateurs comme parasitoïdes, permettant un meilleur contrôle biologique du ravageur.

## Dispositif expérimental et suivis réalisés

Nous avons réalisé cet essai chez trois producteurs de navets d'automne, dans les polders autour de St-Georges de Grehaigne. Le schéma expérimental est présenté en figure 1.

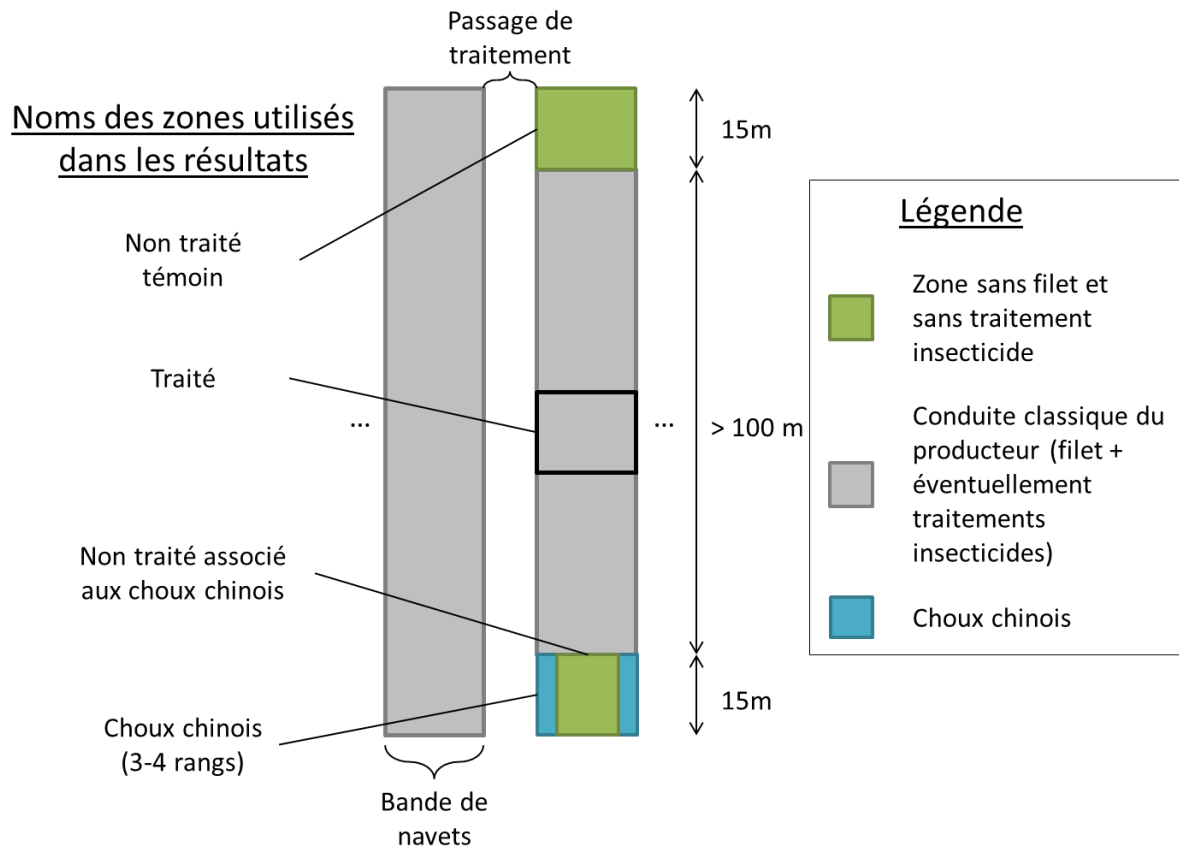


Figure 1 : Disposition des zones étudiées dans le cadre des essais « navets – chou chinois » à l'été – automne 2016

La ponte de la mouche du chou a été suivie chaque semaine par prélèvements puis lavage de terre (~ 20cm de long sur un rang) et de plantes : *2 prélèvements en non traité témoin, 2 en non traité associé aux choux chinois et 2 dans les choux chinois.*

Les pucerons et chenilles présents sur les feuilles ont été comptés et une évaluation des dégâts effectués par les altises a été faite (en début de saison) sur : *5 plants en traité, 5 plants en non traité associé aux choux chinois et 4 choux chinois.*

A la récolte, *10 prélèvements dans chacune des 4 zones* ont été prélevés pour :

- Peser le lot de navets (5-6) produit ;
- Évaluer la qualité des navets (véreux / non véreux) ;
- Dénombrer les pupes de mouche du chou au pied des plants.

Enfin, des piégeages de faune du sol ont été effectués et sont toujours en attente de détermination.

## Principaux résultats

Cette partie ne reprend pas l'intégralité des suivis réalisés, n'hésitez pas à me contacter pour tout résultat complémentaire.

### Ponte de la mouche

Le lavage de la terre se fait grâce à un dispositif permettant de mettre en suspension les œufs (qui flottent) puis de les récupérer sur un filtre fin pour les compter. Les feuilles des plants sont lavées au-dessus d'un filtre car on trouve également des œufs de mouche sur les feuilles.

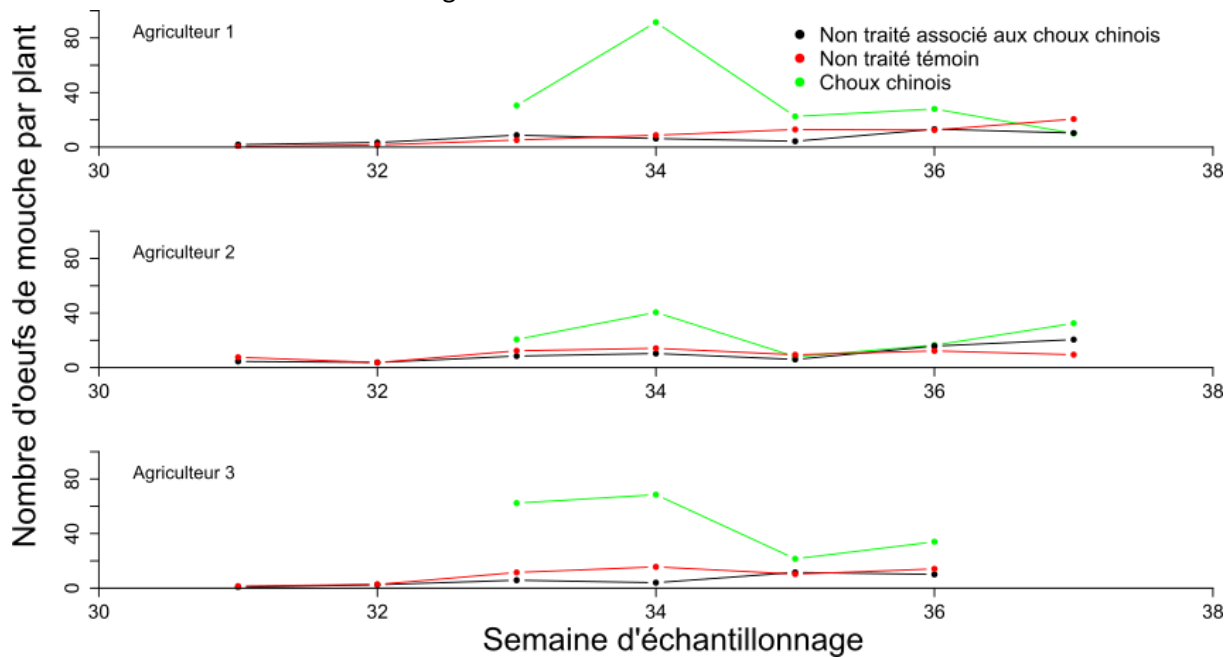


Figure 2 : Dynamique de ponte de la mouche du chou par plant en fonction de l'agriculteur et de la zone échantillonnée

Le nombre d'œufs pondus par plant (sur les feuilles et sur la terre) a été significativement plus important sur choux chinois que sur navets pour les semaines 33 et 34. A partir de la semaine 35, la ponte est équivalente sur navet et chou chinois. Cette observation **confirme la première hypothèse de travail** : les choux chinois semblent **plus attractifs pour la mouche du chou que les navets**. On n'a pas d'écart significatif entre la zone non traitée témoin et la zone non traitée associée aux choux chinois, il est donc probable que **l'attractivité des choux chinois n'ait pas été suffisante pour protéger la culture de navets adjacente**.

### Nombre de ravageurs nuisibles et mortalité

Le nombre de pupes correspond approximativement au nombre de larves développées par plant. Il nous donne donc une estimation de la quantité de ravageurs nuisibles, ayant occasionné des dégâts durant la croissance des plantes (résultat en Figure 3).

Chez l'agriculteur 3, la ponte plus importante sur les choux chinois se traduit en un nombre supérieur de pupes, mais pas chez les deux autres. Cela suggère que la **mortalité de la mouche du chou à l'intérieur des couverts de chou chinois**, chez les agriculteurs 1 et 2 a été **plus forte que dans les navets**.

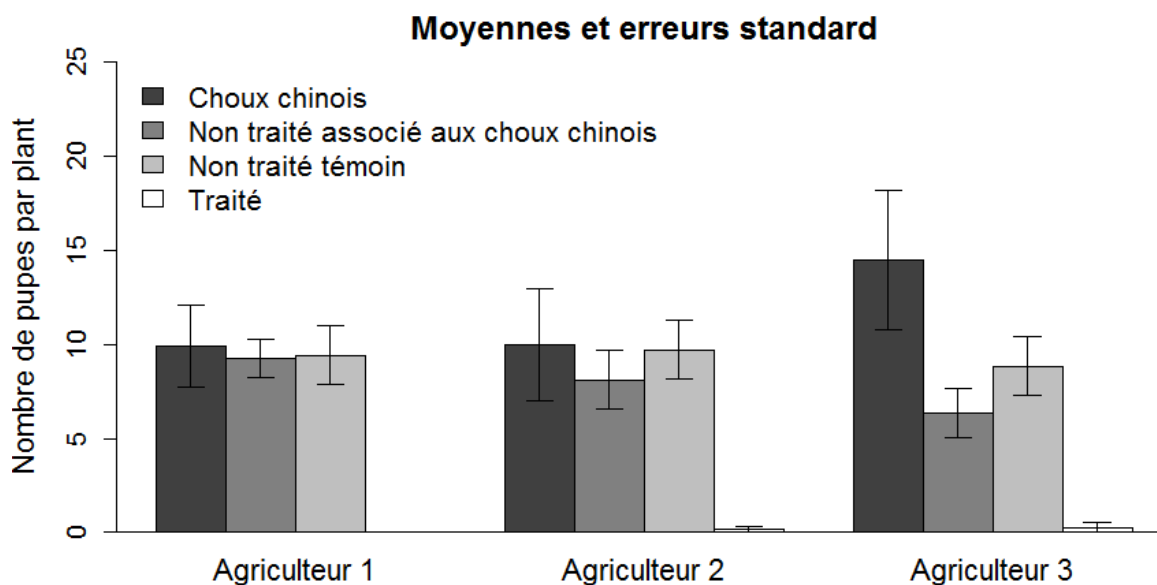


Figure 3 : Nombre de pupes par plant en fonction de l'agriculteur et de la zone échantillonnée

### Régulation naturelle – parasitisme

Les larves et pupes de mouche sont susceptibles d'être parasitées par essentiellement deux insectes (photos en figure 4).



Figure 4 : Parasitoïdes de mouche du chou : *Trybliographa rapae* à gauche et *Aleochara sp.* à droite. Ces deux insectes effectuent leur développement larvaire et leur métamorphose dans les pupes de mouche, tuant ainsi leur hôte.

Dans ce modèle biologique, le parasitisme **ne permet pas directement de limiter les dégâts** sur la production en cours puisque les parasitoïdes n'interviennent qu'à la fin du développement larvaire de la mouche du chou. Il permet toutefois de **réduire les populations de ravageur d'une génération sur l'autre** et de limiter ainsi les populations de mouche infestant les cultures de navets environnantes.

Le **taux de parasitisme moyen est de 27%**. Il était de 29% en 2015. La figure 5 montre que les insectes du genre *Aleochara* font l'essentiel du parasitisme. Le **taux de parasitisme** des pupes de mouche est significativement **plus important dans la zone "non traité témoin"** (blanc) **que dans la zone "non traité associé aux choux chinois"** (gris clair) et cette différence est attribuable aux *Aleochara*. Chez l'agriculteur 1, cela s'explique par un **report massif des *Aleochara* sur les choux chinois**, probablement au détriment des navets adjacents. Ça n'est pas le cas pour les autres producteurs, **on ne peut donc pas conclure sur un effet défavorable de l'association sur le contrôle de la mouche dans les navets**. Enfin, on peut mettre en évidence une corrélation entre nombre de pupes et taux de parasitisme pour un des deux parasitoïdes. Notre hypothèse 2, selon laquelle une **concentration du ravageur** devrait occasionner une **concentration des parasitoïdes** est donc **partiellement validée**.

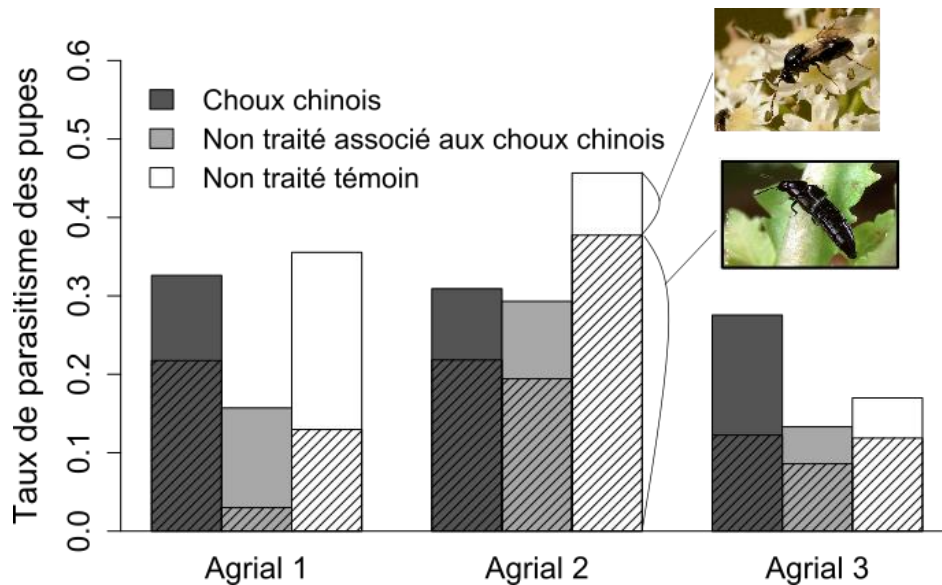


Figure 5 : Taux de parasitisme des deux principaux insectes parasitoïdes de mouche du chou. *T. rapae* pour les barres pleines et *Aleochara sp.* pour les barres hachurées

## Qualité des navets

Quelle que soit la zone échantillonnée **hors filet**, nous avons collecté ~ **100% de navets véreux**. Sous filet, un seul prélèvement (sur 15) contenait des navets véreux.

## Utiliser les parasitoïdes pour augmenter le contrôle global de la mouche

A la Réunion, une partie de la lutte contre les mouches ravageuses des cucurbitacées, fait appel à des dispositifs **d'augmentorium**. Ce sont des cages couvertes d'un voile, dont les mailles sont étudiées pour **ne pas laisser passer le ravageur** mais pour **permettre le passage des parasitoïdes**. Ainsi, les légumes infectés par le ravageur sont introduits dans l'augmentorium (figure ci-contre), à l'intérieur duquel les insectes terminent leur développement. Les **larves de mouche parasitées** donnent émergences à de **nouveaux parasitoïdes**, qui sortent de la cage. Les **larves non parasitées** émergent mais meurent dans la cage et ne peuvent donc pas ré-infester les cultures. Globalement, cela permet d'**augmenter la proportion de parasitoïdes par rapport aux populations de ravageurs ciblés**, et ainsi d'augmenter le contrôle biologique de ces ravageurs.



Dans cette idée, nous avons **ramené du champ deux caisses de navets véreux**, en fin de culture. L'une a été couverte d'un filet Bioclimat® (identique à ceux utilisés pour protéger les navets), l'autre n'a pas été couverte. Chacune des caisses a été introduite à l'intérieur d'une tente à émergence et les émergences ont été suivies pendant 2 mois. Les résultats sont présentés en figure 6.



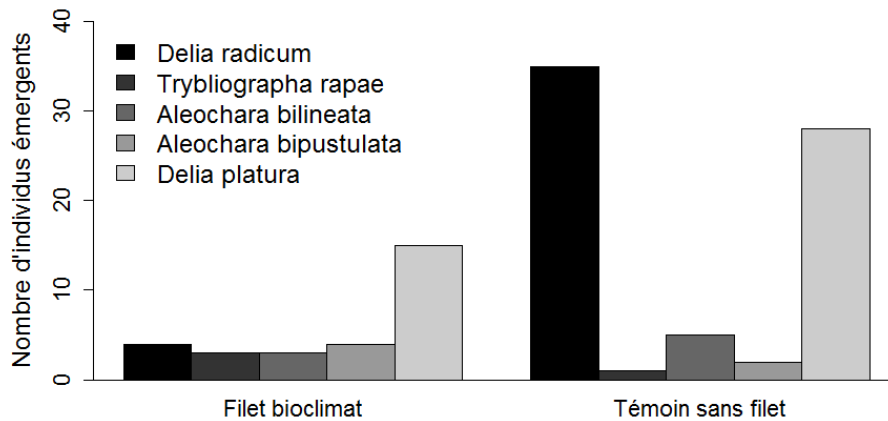


Figure 6 : Insectes émergents de lots de navets véreux collectés en fin de culture. *D.platura* = mouche des semis

L'intéressant ici est de noter que **les parasitoïdes sortent sans problème du filet** (plus agiles et plus petits que les mouches), ce qui permet d'avoir, à la sortie du dispositif, plus de parasitoïdes que de mouches. A noter que la mouche des semis, plus petite que la mouche du chou, sort mieux du filet. Sur navets, il y aurait 2 options pratiques pour mettre en place cette stratégie :

- Stocker **les navets véreux dans une caisse / palox couvert d'un filet** pendant 3-4 semaines ;
- **Couvrir les zones infestées de mouche** par un filet après culture pendant 3-4 semaines.

### Retour sur les conditions d'implantation des choux chinois

Suite à des essais concluants en parcelle expérimentale, nous avons souhaité **implanter nos choux chinois par semis à l'été 2016**. Les conditions particulièrement sèches des mois de juillet-août 2016 ont conduit à une mauvaise levée des choux chinois. Ainsi, les **bandes de choux chinois** étaient **trop peu développées** lorsque la ponte des mouches sur les navets a débuté et le retard de croissance n'a jamais été rattrapé (Figure 7). Enfin, même dans le cas d'une levée satisfaisante, un semis de choux chinois produit des plants trop serrés, où les choux n'ont pas la place nécessaire pour se développer correctement. Il semble que le **meilleur format** pour **permettre un développement optimal des choux chinois** soit une **plantation type salade** (~ 35cm \* 35cm).



Figure 7 : Développement d'une bande de chou chinois adjacente aux navets 4 semaines après semis (à gauche) et 8 semaines après semis (à droite)

## Conclusion – perspectives 2017

Nous souhaitons **renouveler un essai d'association navets – choux chinois au printemps 2017**, en remplaçant 6 rangs de navets (parmi 20) par des choux chinois. L'idée est de tester, dans des conditions d'implantation optimales, l'**effet protecteur des choux chinois** vis-à-vis de la mouche du chou. Nous **quantifierons la mortalité de la mouche du chou** (par prédation et parasitisme) dans les couverts de choux chinois et de navets. Enfin, nous souhaitons renouveler des prélèvements de navets véreux et/ou de terre en fin de culture, **pour tester de nouveau l'approche augmentorium**. Ne disposant plus que d'une personne permanente pour effectuer les suivis de terrain, nous souhaitons nous **limiter à 2 essais**, si possible mis en place sur la même parcelle, pour tout de même avoir 2 répétitions dans des conditions comparables.

## Annexe 4 : Liste des productions écrites et orales

### Communications écrites

- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (**in press**). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. *IOBC/WPRS Bulletin*.
- Mesmin, X., Cortesero, A.-M., Daniel, L., Plantegenest, M., Faloya, V., Le Ralec, A. (**submitted**). Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly *Delia radicum* in brassicaceous crops. *Journal of Agricultural Science*.
- Mesmin, X., Vincent, M., Tricault, Y., Estorgues, V., Daniel, L., Cortesero, A.-M., Faloya, V., Le Ralec, A. (**in preparation**). Pest density and plant damage: how *Delia radicum* affects broccoli yield?
- Mesmin, X., Maret, M., Gardin, P., Raitif, J., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (**in preparation**). Ground dwelling predators can simultaneously control below and above ground pests of broccoli.
- Mesmin, X., Vincent, M., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (**in preparation**). Impact of natural enemies on crop production: evaluating pest regulation process and service in brassicaceous crops.

### Communications orales

- Mesmin, X., Faloya, V., Maret, M., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2017-10-03). Carabid predation on *Delia radicum*: the early bird catches the worm. IOBC-WPRS. Working group : « Integrated Protection of Field Vegetables ». Salenstein (Switzerland).
- Mesmin, X., Puech, C. (2017-03-09). Une coordination efficace de la biodiversité. Les entretiens de l'AEI, 7<sup>ème</sup> édition. Angers.
- Mesmin, X., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2016-07-07). Intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs des cultures légumières : leviers disponibles et compatibilité avec les exigences économiques. Séminaire de la Chaire AEI. Rennes.
- Mesmin, X., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2016-06-14). Intensifier le contrôle biologique des insectes ravageurs des cultures légumières : leviers disponibles et compatibilité avec les exigences économiques. COS de la Chaire AEI. Rennes.
- Mesmin, X., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2016-02-24). Synthèse des principaux résultats 2015 – orientation des recherches pour 2016. Présentations aux techniciens et producteurs de Triskalia. Loudéac.
- Mesmin, X., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2016-02-25). Synthèse des principaux résultats 2015 – orientation des recherches pour 2016. Présentations aux techniciens et producteurs d'Agrial. Saint-Georges-de-Gréhaignes.
- Mesmin, X., Faloya, V., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A. (2015-07-01). Improving biological control of harmful insects in cruciferous vegetables: Available levers and compatibility with the economic requirements. 7<sup>èmes</sup> journées des doctorants SPE. Rennes.

### Rapports de stagiaires (encadrement)

- Vincent, M. (2016). Évaluation de la nuisibilité de la mouche du chou *Delia radicum* L. sur Brassicaceae légumières pour mesurer l'impact du contrôle biologique. (M2)



- Adam, P. (2017). En quoi le travail du sol impacte-t-il la régulation des insectes ravageurs par les auxiliaires en culture de brocoli ? (BTS)



## RÉSUMÉ

La régulation naturelle des insectes ravageurs des cultures légumières et ses conséquences sur la production : quantification du service fourni et recherche de leviers pour son intensification

Le développement d'une agriculture moins dépendante des pesticides repose en partie sur la maximisation des services écosystémiques. L'objectif principal de cette thèse était de quantifier le service de régulation des insectes ravageurs par leurs ennemis naturels, en conditions expérimentales et en situation de production. Le travail a porté sur les brassicacées légumières soumises aux attaques de ravageurs aériens et souterrains (pucerons et mouche du chou). Nous avons évalué leur nuisibilité pour quantifier les dégâts et dommages qu'ils peuvent générer. Nos résultats confirment la moindre nuisibilité des pucerons par rapport à celle de la mouche du chou. Pour celle-ci, la nuisibilité sur légume-fleur s'exprime non seulement par la mortalité des plants mais aussi par un effet sur leur développement. Nous avons également montré que les prédateurs épigés réduisaient significativement les populations des deux ravageurs, ce qui, pour la mouche du chou, conduit à une baisse conséquente de la mortalité des plants. Enfin, simplifier le travail du sol au printemps n'a pas permis de favoriser les prédateurs hivernant dans la parcelle, ni d'augmenter le service de régulation à court terme. Cependant les prédateurs précoces sont déterminants et doivent être favorisés par des pratiques intra- et péri-parcellaires ciblées. Les connaissances acquises dans ce travail démontrent le potentiel de la lutte biologique par conservation pour une gestion agro-écologique efficace des insectes ravageurs.

**Mots-clefs :** régulation naturelle ; services écosystémiques ; lutte biologique par conservation ; mouche du chou ; pucerons ; brassicacées légumières

## ABSTRACT

*Pest natural regulation in vegetable crops and its consequences on crop production: quantification of the service and investigation of levers for its intensification*

*Developping farming systems that use less pesticides is partly based on the intensification of ecosystem services. The main aim of this thesis was to quantify the insect pest regulation service provided by their natural enemies, both in experimental plots and in farmers fields. We worked on brassicaceous vegetables that are confronted to pest attacks on above- and belowground organs (aphids and the cabbage root fly). We assessed their harmfulness, in order to quantify the injuries and damage these pests can inflict to plants. Our results confirm that aphids are less harmful than the cabbage root fly. On flower vegetables, the latter not only leads to plant mortality but can also slow plant development. We also showed that ground dwelling predators significantly reduce the populations of both pests, leading, for the cabbage root fly, to a strong decrease in plant mortality rate. Finally, simplifying soil tillage in the spring did not favor ground dwelling predators overwintering inside the field and neither did it increase natural regulation service in the short term. However, early ground dwelling predators are fundamental and must be favored by tailored practices both inside and around the fields. The knowledge gained in the present thesis show the potential of conservation biological control for the agroecological management of insect pest populations*

**Keywords:** *natural regulation; ecosystem services; conservation biological control; cabbage root fly; aphids; brassicaceous vegetables*



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](http://www.agrocampus-ouest.fr)

