



HAL
open science

Élaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de verger agroécologique

Marie Rothé

► **To cite this version:**

Marie Rothé. Élaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de verger agroécologique. Agronomie. Université de Lorraine, 2017. Français. NNT : 2017LORR0394 . tel-01896389

HAL Id: tel-01896389

<https://theses.hal.science/tel-01896389>

Submitted on 16 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.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

THESE

présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE

Spécialité : Sciences agronomiques

Elaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de verger agroécologique

par

Marie Rothé

le 4 décembre 2017 devant le jury composé de :

Bruno Chauvel	Directeur de recherche HDR, INRA AgroSup Dijon	Rapporteur
Elena Kazakou	Maître de conférence HDR, Montpellier SupAgro	Rapporteur
Anne-Marie Cortesero	Professeur, HDR, INRA Université de Rennes 1	Examineur
Sylvain Plantureux	Professeur, HDR, Université de Lorraine	Examineur
Philippe Tixier	Chercheur HDR, CIRAD - CATIE UR GECO, Montpellier	Examineur
Christian Bockstaller	Ingénieur de recherche, HDR, INRA Colmar	Directeur de thèse
Fabrice LeBellec	Chercheur, CIRAD – PERSYST UR Hortsys, Réunion	Codirecteur de thèse (Invité)



Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier **Christian Bockstaller**, mon directeur de thèse. Merci d'avoir été présent malgré la distance, mais aussi merci d'être venu jusqu'à nous te confronter à la réalité du terrain de La Réunion. Merci pour ton soutien et tout particulièrement lors la conception du modèle et la course de la dernière ligne droite. Tes encouragements et tes remarques toujours constructives m'ont beaucoup aidée à améliorer mon travail et à continuer.

Merci à **Fabrice LeBellec**, co-directeur de ma thèse, pour m'avoir permis de réaliser ce travail au sein de son équipe. Merci d'avoir permis le financement de ces trois années par le biais du projet Agrum'Aide dans lequel il s'insère, et de m'avoir permis de bénéficier du verger expérimental ainsi que du réseau de producteurs et de chercheurs.

Merci aux membres du jury **Elena Kazakou**, **Bruno Chauvel**, **Sylvain Plantureux**, **Anne-Marie Cortesero** et **Philippe Tixier** d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse.

Un grand merci à **Rose-My Payet**, les relevés fastidieux chez les producteurs ont un été plaisir avec toi, merci d'avoir tenu bon pendant les longues journées à passées à trier les plantes.. Un immense merci aussi à toi et à **Serge Kreiter** pour le travail d'identification des Phytoseiidae que vous avez réalisé et qui ont permis d'alimenter ce travail de thèse. Merci Serge d'avoir également participé à l'élaboration de l'article ainsi qu'à mes comités de thèse.

Je tiens à remercier **Alain Ratnadass**. Merci d'avoir participé à la deuxième session de l'essai coccinelles et de t'y être autant investi. Merci beaucoup pour ton soutien, tes relectures de mon chapitre et ton implication dans la soumission de l'article associé. Je tiens à remercier également **Jean-Pierre Sarthou**, grâce à qui nous avons pu utiliser les pièges cornets, et **Pierre-Francois Duyck** pour les discussions intéressantes lors de mes comités de thèse.

Merci à **Frédéric Chiroleu** pour son coup de pouce au début de ma thèse quand R n'y mettait pas du sien.

Je tiens aussi à remercier les stagiaires qui ont travaillé sur le projet pendant ma thèse : **Mérodie Ollivier**, **Eve Audoin**, **Nina Pelletier** et **Anna-Morgane Touneji-Catouaria** avec qui j'ai eu beaucoup de plaisir à travailler. Tous les échanges ont été très riches, ces rencontres humaines et scientifiques m'ont conforté dans le goût du travail en équipe. Merci à **Christian Soria** pour ses nombreuses heures de mesures sur les espèces végétales, à **Léo Santurette** pour la qualité de son travail avant le début de ma thèse qui m'a permis de commencer dans les bonnes conditions et à **Anne-Gaelle**

Laterrière qui a initié le travail sur la base de données des espèces végétales. Je vous souhaite de trouver votre voie.

Bien sûr merci aux agents de la station de Bassin-Plat. On m'avait dit que c'était une petite famille et c'est vrai, c'est un microcosme avec son fonctionnement propre que je vais avoir bien de la peine à quitter après ces 6 années. Merci pour les discussions, les repas partagés, la météo, le chocolat..

Merci à **Mathilde, Elo** et **Marie Dupré** pour vos relectures, à **Séverine** aussi pour le coup de pouce de mise en page de la fin.

Des remerciements tout spéciaux avec trop de choses à dire qui ne tiendraient pas ici à **Marie, Marie, à Elodie, Rose-My..**

Merci **Tiphaine, Céline, Seb...**

C'était bien en fait cette thèse.

Table des matières

Introduction	1
1. Etat de l'art et problématique	2
1.1. Auxiliaires, ravageurs et lutte biologique en verger d'agrumes sous climat tropical	2
1.1.1. Les ravageurs du verger d'agrumes	3
1.1.2. Les auxiliaires du verger d'agrumes	6
1.1.3. La lutte biologique par conservation	11
1.2. Approche fonctionnelle du couvert végétal en vue de soutenir la lutte biologique	14
1.2.1. Diversité fonctionnelle du couvert végétal	14
1.2.2. Fonctionnalité du couvert végétal dans la lutte biologique par conservation des habitats	16
1.2.3. Structuration des communautés et sensibilité aux modes de gestion de l'enherbement	19
1.2.4. Liens entre traits d'effet et traits de réponse	23
1.3. Problématique et déroulement de la thèse	26
Annexe	29
Sites d'études et dispositif expérimental	31
1. Les sites producteurs	31
1.1. Petite-Ile (230m)	31
1.2. Grand Tampon, Tampon (870m)	32
1.3. Piton-Bloc, Petite-Ile (980m)	32
2. Le verger expérimental de Bassin-Plat	33
2.1. Station expérimentale de Bassin-Plat, St Pierre (150 m) :	33
2.2. Le dispositif expérimental	34
2.3. Bordure de la parcelle expérimentale	35
2.4. Zone habitat spontanée	35
Chapitre I : Stratégies écologiques des plantes	40
1. Introduction	40

2.	Matériels et méthodes	42
2.1.	Sites d'études	43
2.2.	Suivis du comportement individuel et en communauté des espèces végétales	43
2.2.1.	Croissance et phénologie	44
2.2.2.	Stratégie écologique.....	45
2.2.3.	Abondance des espèces	45
2.3.	Estimation de la fonctionnalité du couvert végétal dans le temps.....	46
2.4.	Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les communautés végétales .	46
2.4.1.	Echantillonnage des couverts végétaux	47
2.4.2.	Sélection des traits de réponse	47
2.4.3.	Comparaison taxonomique et des traits fonctionnels entre les communautés.....	48
2.5.	Traitement des données et analyses statistiques	49
3.	Résultats	49
3.1.	Croissance et phénologie	49
3.1.1.	Croissance.....	51
3.1.2.	Phénologie.....	55
3.2.	Compétition et stratégies écologiques.....	58
3.3.	Evaluation de la fonctionnalité du couvert dans le temps (pour différents traits possibles)	63
3.4.	Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les communautés végétales .	64
3.4.1.	Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les taux de croissance des communautés végétales	64
3.4.2.	Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur la composition des couverts végétaux	65
3.4.3.	Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur l'abondance des traits de réponse	67
4.	Discussion	72
	ANNEXES	79

Chapitre II : Impact de la composition floristique et fonctionnelle des couverts végétaux issus de contextes pédoclimatiques ou de gestion de l'enherbement différents sur l'abondance et la composition des populations de Phytoseiidae..... 84

1. Introduction.....	84
2. Matériels et méthodes.....	86
2.1. Sites d'étude.....	86
2.2. Abondance et diversité des Phytoseiidae dans quatre vergers.....	86
2.2.1. Echantillonnage des espèces végétales et des Phytoseiidae.....	86
2.2.2. Identification des Phytoseiidae.....	89
2.2.3. Caractérisation des traits d'effet des espèces végétales.....	90
2.3. Abondance et diversité des Phytoseiidae sur les couverts végétaux des différentes modalités de gestion de l'enherbement du verger expérimental.....	92
2.4. Abondance et diversité des Phytoseiidae sur la canopée des arbres des quatre vergers et lien avec le couvert végétal.....	93
2.5. Analyses des résultats et traitements statistiques.....	93
3. Résultats.....	94
3.1. Espèces et genres de Phytoseiidae recensés sur les 4 sites.....	94
3.2. Liens entre genre de Phytoseiidae et espèce végétale.....	96
3.3. Liens entre genre de Phytoseiidae et traits foliaires.....	99
3.4. Liens entre Phytoseiidae et modalité de gestion de l'enherbement.....	102
3.5. Liens entre strates : du couvert végétal à la canopée.....	107
4. Discussion.....	110
Annexe.....	116

Chapitre III : Etude de l'impact de l'abondance et de la composition fonctionnelle des couverts végétaux sur les populations de Coccinellidae en verger d'agrumes..... 118

1. Introduction.....	118
2. Matériels et méthodes.....	120
2.1. Site expérimental.....	120
2.2. Evaluation du couvert végétal et piégeage.....	120

2.2.1.	Evaluation du couvert végétal	120
2.2.2.	Caractérisation fonctionnelle des espèces végétales.....	121
2.3.	Evaluation de l'abondance des Coccinelles et de leur proies	124
2.3.1.	Sur les espèces végétales endémiques	125
2.3.2.	Sur les arbres du verger.....	125
2.3.3.	Sur le couvert végétal.....	125
2.4.	Analyses des données	127
3.	Résultats	127
3.1.	Présence de Coccinellidae sur la parcelle et ses bordures.....	127
3.1.1.	Abondance de Coccinellidae et gestion de l'enherbement	127
3.1.2.	Abondance des Coccinellidae et développement des couverts végétaux	130
3.1.3.	Abondance des Coccinellidae et espèces végétales.....	131
3.1.4.	Abondance des Coccinellidae et traits d'effet.....	132
3.2.	Abondance des Coccinellidae et présence de proies	135
3.2.1.	Arbres du verger expérimental	135
3.2.2.	Bordure de la parcelle expérimentale et Zone naturelle	136
4.	Discussion	139
	Annexe	144
	Partie III complémentaire : Cas d'un verger de producteur (870 m)	145
1.	Introduction.....	145
2.	Matériels et méthodes	146
2.1.	Couvert végétal	146
2.2.	Evaluation des Coccinelles et de leur proies	146
3.	Résultats	146
3.1.	Couvert végétal	146
3.2.	Evaluation des Coccinelles et de leur proies	148
4.	Discussion	150

Chapitre IV : Elaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de vergers agroécologiques.....	152
1. Introduction.....	152
2. Matériels et méthodes	153
2.1. Logique floue	153
2.2. Un outil pour construire des arbres de décision avec logique floue : CONTRA.....	154
2.3. Construction du modèle	155
3. Résultats	156
3.1. Présentation du modèle	156
3.1.1. Le module végétal	157
3.1.2. Module auxiliaires	165
3.2. Test de l'indicateur sur les sites d'étude.....	166
3.3. Validation.....	169
4. Discussion	173
Annexe	177
Discussion Générale	179
1. Les résultats obtenus.....	179
1.1. Liens entre traits de réponse et traits d'effet	179
1.2. Prise en compte des aspects spatio-temporels dans la structuration des communautés végétales	180
1.3. Traits d'effet des espèces végétales et leurs effets sur les auxiliaires dans les couverts végétaux et dans la canopée des arbres du verger.....	181
2. Démarche mise en œuvre	182
3. La valorisation	184
Références	185
Congrès.....	204
Articles soumis au cours de la thèse.....	207

Introduction

Les systèmes de culture agrumicoles dans le contexte sensible tropical et insulaire à La Réunion sont associés à des enjeux économiques et environnementaux majeurs. Cette culture traditionnelle locale importante est majoritairement destinée à la consommation réunionnaise et occupe 307 ha de terres agricoles selon le recensement agricole de 2010 (Agreste, 2014). Elle se place comme la troisième culture fruitière pérenne de l'île après l'ananas et la banane avec une production de 8413 tonnes d'agrumes en 2014 (Agreste, 2015). Ce secteur apparaît comme une source possible de diversification pour les agriculteurs, sachant que l'île reste importatrice d'agrumes avec 7261 tonnes importées en 2015 (DAAF, 2017). Malgré un potentiel économique remarquable, la filière agrume est menacée en raison de sa sensibilité aux bioagresseurs (Quilici *et al.*, 2003). Ceci a pour conséquence que les traitements sont nombreux sur cette production qui subit de fortes contraintes phytosanitaires. L'utilisation massive de pesticides dans les vergers impacte l'environnement et empêche un contrôle biologique naturel de par ses effets délétères sur les ennemis naturels (Theiling and Croft, 1988). De plus, la pulvérisation d'herbicide est une méthode encore trop souvent utilisée pour la gestion du couvert végétal alors que les études sur les interactions insectes/culture/adventices mettent en évidence le rôle écologique de cette flore dans l'augmentation et le maintien des ennemis naturels permettant de réguler les populations de ravageurs (Altieri and Letourneau, 1982; Wyss, 1996; Altieri, 1999; Landis *et al.*, 2000; Sarthou *et al.*, 2014). Un des leviers techniques durable pour réduire notablement l'usage de ces produits phytosanitaires est l'utilisation de la lutte biologique par conservation des habitats basée sur le principe de création ou de maintien d'un milieu favorable aux auxiliaires pour en accentuer l'efficacité (Barbosa, 1998; Gurr *et al.*, 1998; Landis *et al.*, 2000) contre les principaux ravageurs de cette culture. De manière générale, une augmentation de la biodiversité végétale dans un agrosystème s'est vue souvent associée à une diminution des attaques de ravageurs (Altieri, 1999; Ratnadass *et al.*, 2012), ces résultats ne peuvent toutefois pas être généralisés en l'état des connaissances actuelles (Begg *et al.*, 2017). Des qualités particulières du milieu sont attendues en lien avec la fourniture de nourriture et de refuge pour les auxiliaires et seront abordées avec une vision fonctionnelle du couvert végétal. L'approche fonctionnelle, basée sur les traits fonctionnels, a déjà permis de mettre en avant des modifications de la composition de communautés végétales en verger par utilisation de différents modes de gestion de l'enherbement (Mas *et al.*, 2007; Miñarro, 2012; Simoes *et al.*, 2014), levier facilement accessible pour les producteurs.

Nous verrons dans les paragraphes suivants quels sont les principaux ravageurs présents dans les vergers d'agrumes à La Réunion et quels sont leurs ennemis naturels puis comment aborder les bénéfices d'une diversité fonctionnelle de la communauté végétale en vue d'optimiser la lutte biologique dans ces vergers.

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre du projet Agrum'Aide (voir Annexe), qui se propose d'accompagner les producteurs réunionnais pour les aider à développer des pratiques innovantes en vergers d'agrumes, et vise plus particulièrement à élaborer un outil d'aide à la décision à la gestion des enherbements (et habitats adjacents) pour soutenir la lutte biologique contre les bioagresseurs des vergers d'agrumes.

1. Etat de l'art et problématique

1.1. Auxiliaires, ravageurs et lutte biologique en verger d'agrumes sous climat tropical

L'objectif est de favoriser les ennemis naturels des ravageurs des vergers d'agrumes à La Réunion pour les réguler en ayant un recours limité en produits phytosanitaires. Nous faisons l'hypothèse que l'augmentation et le maintien des auxiliaires dans les parcelles est possible via leurs interactions avec un couvert végétal favorable (Fig. 1).

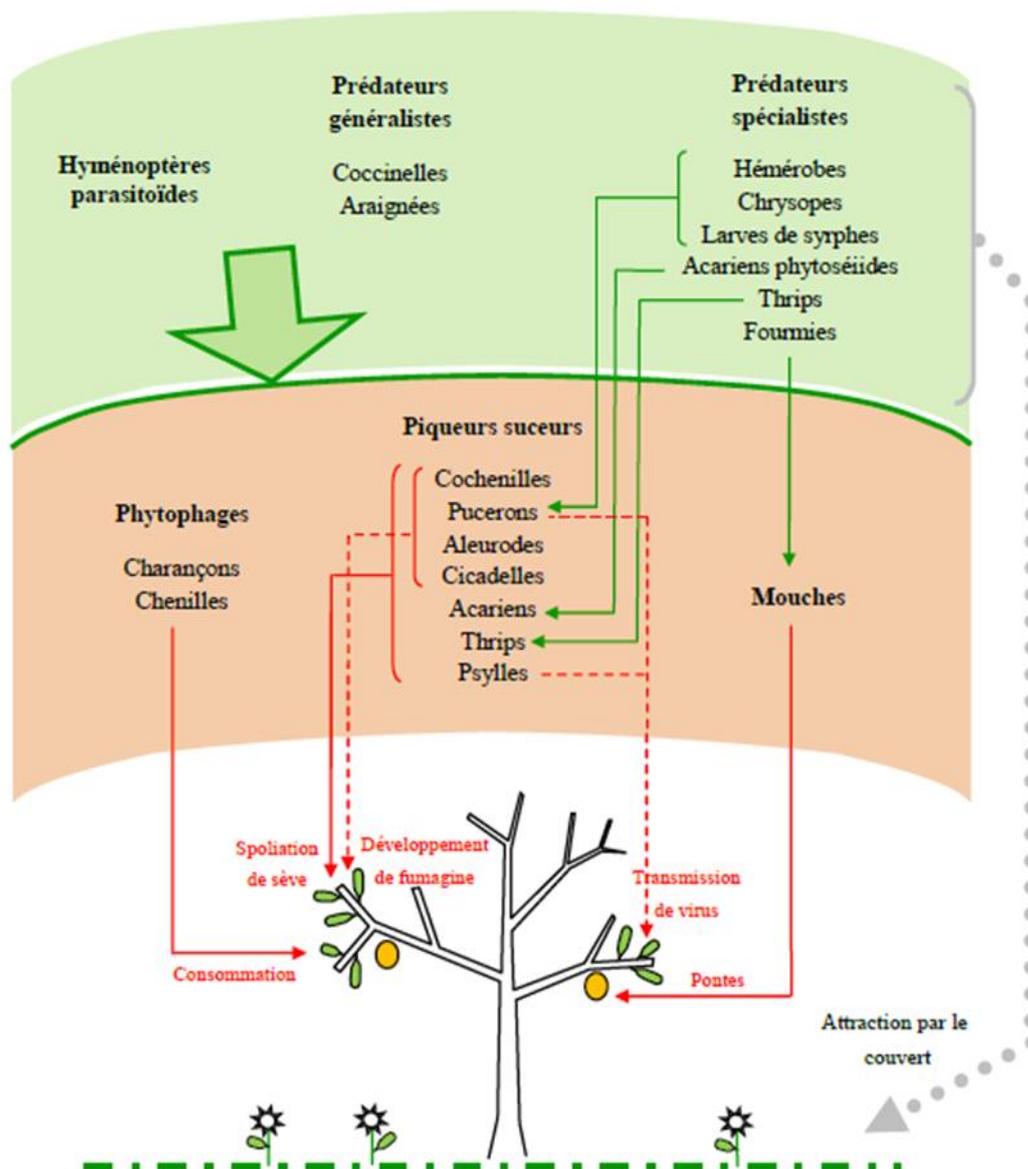


Figure 1 Interactions ravageurs et auxiliaires en verger d'agrumes à La Réunion d'après Ollivier (2015). -> Effets directs ; --> Effets indirects ; > Effets hypothétiques.

1.1.1. Les ravageurs du verger d'agrumes

Les agrumes sont la cible d'une large communauté de ravageurs (voir résumé dans le tableau 1) dont les dégâts nuisent à la santé du verger ou à minima déprécient l'aspect visuel du fruit (Quilici *et al.*, 2003) entraînant des conséquences économiques pour le producteur. A la Réunion, une vingtaine d'espèces de ravageurs répartis en 6 ordres (Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Diptera, Acari, Thysanoptera) attaquent la culture sur différents organes et stades de développement.

Nous pouvons distinguer plusieurs classes de ravageurs. Les piqueurs suceurs, nuisibles directement par la spoliation de sève ou indirectement par le dépôt de miellat ou d'excréments sur les feuilles entraînant un développement de fumagine, regroupent les cochenilles, les pucerons, les aleurodes, les cicadelles et les psylles (hémiptères). Certains piqueurs suceurs sont de plus vecteurs de virus. Parmi ceux-là, le puceron brun, *Toxoptera citricida* (Kirkaldy), est responsable de la transmission du virus de la Tristeza des agrumes (Niblett *et al.*, 2000) et le psylle asiatique *Diaphorina citri* Kuwayama est vecteur du virus du greening des agrumes (Étienne *et al.*, 2001; Yang *et al.*, 2006). Ensuite, les phytophages peuvent se nourrir sur les feuilles empêchant l'établissement de la photosynthèse (Quilici *et al.*, 1995; Schaffer *et al.*, 1997) comme les coléoptères du genre *Cratopus* (Quilici and Langlois, 1993; Attie *et al.*, 2005) et la mineuse des agrumes, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lépidoptères). Ils peuvent également s'attaquer à la fois aux fleurs et aux fruits compromettant ainsi la fructification comme *Prays citri* (Millière) présent aux basses altitudes et *Cryptophlebia leucotreta* (Meyrick) (Lépidoptères). Certains acariens, *Phyllocoptruta oleivora* Ashmead, *Polyphagotarsonemus latus* (Banks), *Panonychus citri* (McGregor) et *Tetranychus urticae* (Koch) pendant les périodes les plus sèches ainsi qu'un thysanoptère : le thrips *Scirtothrips aurantii* Faure sont responsables de dégradation visuelle considérables des fruits qui en compromettent la vente. Enfin, les mouches des fruits (diptères) : *Ceratitis rosa* (Karsch), *C. capitata* (Weidemann), *C. catoirii* Guérin-Méneville et *Bactrocera zonata* (Saunders) vont pondre dans les fruits en maturation qui en seront dégradés.

Tableau 1 Ravageurs des vergers d'agrumes sur l'île de La Réunion et leurs ennemis naturels associés. Résumé d'après Quilici (1993; 2003).

Ravageurs noms communs	Espèces	Stade	stade culture	importance	Ennemis naturels
Teigne du citronnier	<i>Prays citri</i> (Millière)	chenilles	Floraison	important	Hyménoptères parasitoïdes
mouche des fruits et mouche de la pêche	<i>Ceratitis (Pterandrus) rosa</i> (Karsch); <i>C. capitata</i> (Wiedemann); <i>C. catoirii</i> Guérin-Méneville; <i>Bactrocera (Bactrocera) zonata</i> (Saunders)	adultes	Fruit à maturité	important	Hyménoptères parasitoïdes
Phytopte des agrumes	<i>Phyllocoptruta oleivora</i> Ashmead	adultes	Fruit	qualitatif important	Phytoseiidae
Thrips sud-africain des agrumes	<i>Scirtothrips aurantii</i> Faure	adultes			Thrips; Phytoseiidae
Tarsonème	<i>Polyphagotarsonemus latus</i> (Banks)	adultes			Phytoseiidae
Tétranyches	<i>Panonychus citri</i> (McGregor)	adultes	Fruit		Coccinellidae; Phytoseiidae
Psylle asiatique	<i>Diaphorina citri</i> Kuwayama	adultes	Feuilles	important	Coccinellidae

pucerons	Nombreuses espèces	adultes	Feuilles et jeunes pousses	important	Coccinellidae; Chrysopidae; Hemerobiidae; Syrphidae; Hyménoptères parasitoïdes
cochenilles	Nombreuses espèces dont <i>Aonidiella aurantii</i> Maskell, <i>Chrysomphalus aonidum</i> (L.), <i>Pseudaonidia trilobitiformis</i> (Green), <i>Cornuaspis beckii</i> (Newman), <i>Ceroplastes floridensis</i> Comstock et <i>Coccus viridis</i> (Green)	adultes	Plants	important	Coccinellidae; Chrysopidae; Hemerobiidae; Hyménoptères parasitoïdes
cicadelles	<i>Penthimiola bella</i> STAL.		Feuilles, jeunes pousses et fruits	occasionnel	Hyménoptères parasitoïdes
mineuse des agrumes	<i>Phyllocnistis citrella</i> Stainton	chenilles	Jeunes feuilles	moins important	Hyménoptères parasitoïdes
lépidoptère	<i>Papilio demodocus</i> Esper	chenilles	Jeunes plants	moins important	Hyménoptères parasitoïdes
Lépidoptère	<i>Cryptophlebia leucotreta</i> (Meyrick)	chenilles	Fruit	moins important	Hyménoptères parasitoïdes
charançons	<i>Cratopus humeralis</i> Boheman		Feuilles	moins important	
aleurodes		adultes		variable	Coccinellidae; Syrphidae; Miridae; Chrysopidae; Hemerobiidae; Hyménoptères parasitoïdes; Phytoseiidae
champignon	Oïdium		Plant	variable	Coccinellidae

Ces ravageurs et maladies interviennent tout au long de l'année suivant des périodes de sensibilité différentes lors desquelles une surveillance particulière est préconisée (Quilici, 1993) (voir Fig. 2).

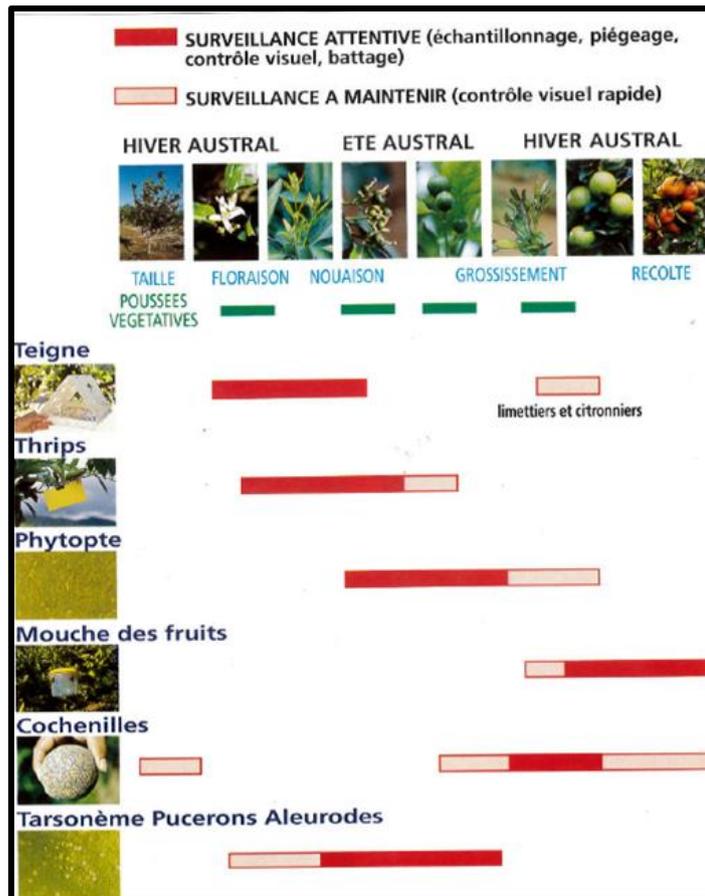


Figure 2 Calendrier phénologique de surveillance phytosanitaire pour la culture des agrumes à La Réunion extrait de Quilici (1993)

1.1.2. Les auxiliaires du verger d'agrumes

Les ravageurs précédemment décrits sont associés à des prédateurs potentiels naturels présents sur l'île (voir Tableau 1). Dans tout agrosystème en milieu ouvert, la présence de ravageurs sur une parcelle est attractif pour leurs ennemis naturels ou auxiliaires (Ives *et al.*, 2000; Wilby and Thomas, 2002; Bianchi *et al.*, 2006). Ces arthropodes s'attaquent aux nuisibles et participent à la protection du verger par le réseau trophique naturel de l'agroécosystème qui se met en place. Ils peuvent être distingués suivant leur mode d'attaque : les prédateurs et les parasitoïdes.

Dans les vergers d'agrumes à La Réunion, de nombreuses espèces dans la famille des Coccinellidae (coléoptères) sont prédatrices et plus ou moins généralistes, consommatrices de cochenilles, d'aleurodes, de pucerons et de psylles (Symondson *et al.*, 2002; Quilici *et al.*, 2003). Les hémérobes et les chrysopes (nevroptères) ainsi que les larves de syrphes (diptères) s'attaquent aux pucerons. Certaines espèces de Formicidae (hyménoptères) participent à la régulation des populations de mouches des fruits par prédation des larves. Enfin, les araignées généralistes présentent un intérêt pour réguler les ravageurs en densité élevée mais sont aussi à l'origine d'une prédation intra-guilde

défavorable (Polis *et al.*, 1989; Hodge, 1999; Arim and Marquet, 2004). A une autre échelle, les acariens de la famille des Phytoseiidae sont aujourd'hui très étudiés (Fan and Pettit, 1994; Agrawal, 1997; Luh and A. Croft, 2001; Tixier *et al.*, 2006; Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a; Pina *et al.*, 2012; McMurtry *et al.*, 2013; Argolo *et al.*, 2014; Schmidt, 2014; Burgio *et al.*, 2016) car l'ensemble des espèces appartenant à cette famille sont prédatrices d'acariens phytophages et présentent une large aire de répartition. Les Bdellidae sont également intéressants du fait de leur polyphagie (tétranyques, chenilles, thrips). Le thrips *Franklinothrips vespiformis* (Crawford), thysanoptère, est lui prédateur spécialiste du thrips sud-africain *Scirtothrips aurantii* Faure.

Le second groupe est constitué des hyménoptères parasitoïdes qui pondent dans le corps de leur proie. De nombreuses espèces d'hyménoptères parasitoïdes appartenant aux familles des Aphelinidae, des Encyrtidae, des Pteromalidae et des Eulophidae (Quilici *et al.*, 2003) sont associées aux populations de cochenilles de l'île. Les Aphelinidae et Braconidae peuvent parasiter les pucerons et les aleurodes rencontrés sur agrumes. Parmi les parasitoïdes certaines espèces sont spécifiques de la mineuse des agrumes, de la teigne du citronnier et autres lépidoptères, du psylle asiatique ainsi que de certains diptères (mouches des fruits).

Nous avons choisi pour ce travail de thèse de focaliser notre attention sur deux familles d'auxiliaires : Les Coccinellidae et les Phytoseiidae, consommatrices d'une part non négligeable des ravageurs des agrumes. Ces familles, très présentes dans les vergers, ont également l'avantage de présenter des modes de vie et des échelles spatiales très différentes. L'étude de leurs abondances implique ainsi potentiellement différents éléments de la parcelle. Par exemple, des observations sur Coccinelles ont en effet montré qu'elles pouvaient se déplacer dans une culture à partir d'un réservoir à insecte situé à plus de 70 m de la parcelle (Long *et al.*, 1998) alors que les Phytoseiidae bien que rendus mobiles passivement par voie aérienne (Tixier *et al.*, 1998), ou transportés par les pucerons (Binns, 1982), restent peu mobiles.

Les Coccinellidae

Les espèces de Coccinellidae présentes en verger d'agrumes à La Réunion ainsi que leurs proies de prédilection sont synthétisées à partir des données de Quilici (1993; 2003) et présentées dans le tableau 2.

Tableau 2. Espèces de Coccinellidae en vergers d'agrumes à La Réunion d'après Quilici (1993; 2003).

Coccinelles	Espèce	Proies privilégiées sur agrumes	répartition	fréquence
 <p>Figure 3 <i>Scymnus (Scymnus) constrictus</i> Mulsant sur <i>Toxoptera citricidus</i> (Kirkaldy). Crédit photo : Antoine Franck.</p> <p>Aphidiphages</p>	<i>Exochomus laeviusculus</i> Weise	<i>Toxoptera citricidus</i> (Kirkaldy) et <i>Toxoptera aurantii</i> (Boyer de Fonscolombe) puis <i>Aphis spiraecola</i> Patch, <i>Aphis fabae</i> Scopoli et <i>Aphis gossypii</i> Glover. Egalement psyllophage.	0 à 2000m	très fréquente
	<i>Scymnus (Scymnus) constrictus</i> Mulsant	<i>Toxoptera citricidus</i> (Kirkaldy) puis aleurodiphage et psyllophage.	0 à 2200m	très fréquente
	<i>Platynaspis capicola</i> Crotch	<i>Toxoptera</i> spp.	0 à 800m	intermédiaire
	<i>Cheilomenes sulphurea</i> (Olivier)	<i>T. citricidus</i>	entre 700 et 1600m	faible
 <p>Figure 4. Larve de <i>Rodolia chermesina</i> Mulsant sur <i>Icerya seychellarum</i> Westwood. Crédit photo : Marie Rothé</p> <p>Coccidiphages</p>	<i>Chilocorus nigritus</i> (Fabricius)	<i>Aonidiella aurantii</i> (Maskell), <i>Chrysomphalus aonidum</i> (L.), <i>Cornuaspis beckii</i> (Newman), <i>Mytilococcus gloverii</i> (Packard)	basses altitudes	fréquente
	<i>Rodolia chermesina</i> Mulsant	<i>Icerya seychellarum</i> Westwood	largement répandue	fréquente
	<i>Sticholotis madagassa</i> Weise	diaspines sur tronc	basses altitudes	fréquente
	<i>Sticholotis gomyi</i> Chazeau		Nord et Ouest en basses altitudes, dans l'Est rarement	intermédiaire
	<i>Scymnus (Nephus) reunioni</i> Fürsch	cochenilles pseudococcines	littoral Est, Nord et Ouest	fréquente
<i>Scymnus (Nephus) oblongosignatus</i> Mulsant		zone littorale	fréquente	
<i>Scymnus (Nephus) voeltzkowi</i> Weise	cochenilles pulvinaires		0 à 1600m	rare

 <p>Figure 5. <i>Exochomus laeviusculus</i> Weise sur <i>Heteropsylla cubana</i> Crawford</p> <p>Psyllophages</p>	<i>Dysis bisquatuorguttata</i> Mulsant	Psylles et pucerons	Nord	intermédiaire
	<i>Olla v-nigrum</i> (Mulsant)	<i>Heteropsylla cubana</i> Crawford et <i>T. citricidus</i>	Moyenne altitude d'Est, Sud, Ouest	intermédiaire
	<i>Curinus coeruleus</i> Mulsant	<i>Heteropsylla cubana</i> Crawford et <i>Diaphorina citri</i> Kukawayama		rare
	<i>Exochomus laeviusculus</i> Weise	<i>Trioza erythrae</i> (Del Guercio), <i>Diaphorina citri</i> Kukawayama	0 à 2000m	très fréquente
acariphages	<i>Stethorus histrio</i> Chazeau	Tetranychidae	0 à 2500m	fréquente
aleurodiphages	<i>Clitostethus arcuatus</i> (Rossi)	<i>Aleurothrixus floccosus</i> Maskell et <i>Dialeurolonga simplex</i> Takahashi	0 à 300m	fréquente
	<i>Scymnus (Scymnus) constrictus</i> Mulsant	<i>A.floccosus</i>	0 à 2200m	très fréquente

Les Phytoseiidae

Les Phytoseiidae sont classé par types, lesquels ont des affinités différentes avec les habitats et les proies (McMurtry *et al.*, 2013) : Le **type I** (prédateurs d'acariens spécialisés) est divisé en trois sous-types de prédateurs spécialisés d'espèces de *Tetranychidae* et un sous-type prédateur spécialisé de *Tydeoidea*. Le **type II** est constitué de prédateurs sélectifs des acariens *Tetranychidae*.



Figure 6 Phytoseiidae (à gauche) et Tetranychidae (à droite). Crédit photo : Serge Kreiter

Le **type III** est un groupe énorme et diversifié de prédateurs généralistes. Ils sont regroupés en cinq sous-types basés sur le micro-habitat occupé et sur leur morphologie: Les prédateurs généralistes vivant sur des feuilles pubescentes, ceux vivant sur des feuilles glabres, dans des espaces confinés sur les plantes dicotylédones ou sur des plantes monocotylédones et ceux de l'habitat du sol et de la litière. Le **type IV** est constitué de prédateurs généralistes polliniphages.

Les spécialistes sont considérés comme plus efficaces dans le contrôle de leur proie et se propagent plus que les généralistes qui ont, eux, l'avantage d'avoir des populations plus stables mais se dispersant peu et sont moins efficaces en présence des ravageurs si une nourriture alternative est également présente. Le pollen est recherché par de nombreuses espèces de généralistes, les prédateurs du type IV comme le genre *Euseius* vont même être plus attirés par le pollen que par les acariens phytophages.

Parmi les Phytoseiidae présent sur l'île de La Réunion (voir tableau 3 pour les données de 2003), *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot est spécialiste de tétranyques du genre *Tetranychus*, les autres sont essentiellement polyphages généralistes.

Tableau 3 Sous-famille, genre et espèce des Phytoseiidae présents à La Réunion (Quilici *et al.*, 2003)

Sous-Famille	Genre	Espèce	
Amblyseiinae	<i>Amblyseius</i>	<i>herbicolus</i>	
		<i>largoensis</i>	
		<i>neolargoensis</i>	
		<i>tamatavensis</i>	
		<i>hima</i>	
	<i>Euseius</i>	<i>ovaloides</i>	
		<i>rhusi</i>	
		<i>spinosus</i>	
	<i>Kampimodromus</i>	<i>barkeri</i>	
	<i>Neoseiulus</i>	<i>bayviewensis</i>	
		<i>scapilatus</i>	
		<i>teke</i>	
		<i>multidentatus</i>	
	Phytoseiinae	<i>Paraphytoseius</i>	<i>reunionensis</i>
		<i>Phytoscutus</i>	<i>persimilis</i>
<i>Phytoseiulus</i>		<i>tulearensis</i>	
<i>Proprioseiopsis</i>		<i>reptans</i>	
<i>Typhlodromips</i>		<i>amba</i>	
<i>Phytoseius</i>		<i>crinitus</i>	
		<i>intermedius</i>	
	<i>longicervicallis</i>		
Typhlodrominae	<i>Playseiella</i>	<i>scytinus</i>	
	<i>Kuzinellus</i>	<i>transvaalensis</i>	
	<i>Typhlodromus</i>		

1.1.3. La lutte biologique par conservation

Le contrôle biologique par conservation consiste à améliorer la lutte contre les organismes nuisibles par maintien et augmentation de leurs ennemis naturellement présents. Les auxiliaires sont favorisés par le maintien ou la création d'un environnement propice (Barbosa, 1998). Ainsi, la manipulation de la diversité des habitats a été utilisée pour améliorer le contrôle biologique (Landis et al., 2000; Gurr, 1998; Bugg, 1998; Bianchi et al., 2006). L'intervention sur le couvert végétal par bandes, par exemple, permet de laisser en permanence un abri favorable aux auxiliaires (Gurr *et al.*, 2003). Une illustration de la revue de Gurr *et al.* (2003) montre comment la végétation peut être impliquée dans l'équilibre des différents niveaux trophiques, favorable aux ennemis naturels mais également, dans certains cas, aux ravageurs ou aux hyper-parasitoïdes allant contre une augmentation de l'efficacité du contrôle biologique (Fig. 7).

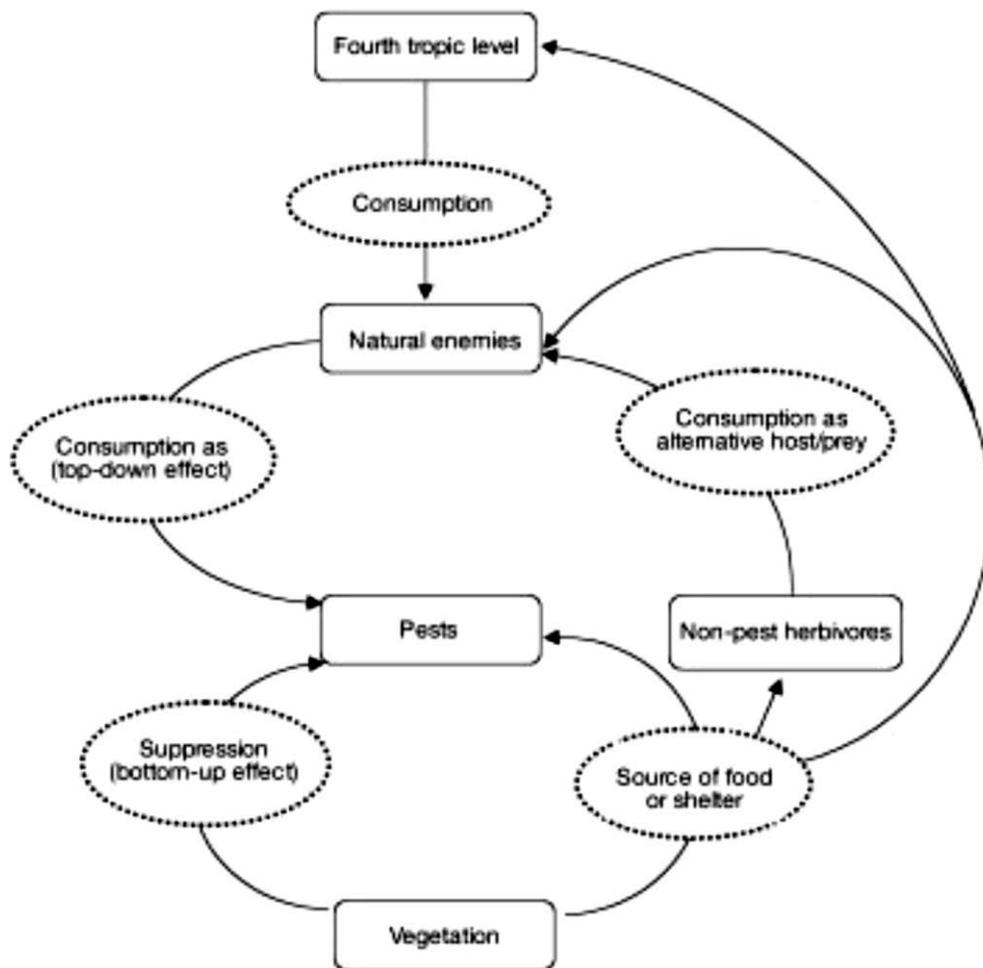


Figure 7. Effets potentiels de la végétation sur les niveaux trophiques supérieurs et ses conséquences sur la gestion des ravageurs (Gurr *et al.*, 2003).

Le couvert peut être moins attractif pour les auxiliaires que la canopée des arbres ou les haies comme le montre Sorribas *et al.* (2016) dans une étude, réfutant par-là l'hypothèse initiale des

chrysope se nourrissant sur les plantes fleuries du couvert (Bianchi *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2010) et menant dans ce cas à la conclusion qu'il vaut mieux concentrer les efforts sur les haies pour une attraction maximale des ennemis naturels. Pour une bonne efficacité du contrôle biologique, il faut également faire attention que le couvert, par une attractivité relativement trop importante, ne détourne pas les auxiliaires des canopées (Gurr *et al.*, 1998; Gómez-Marco *et al.*, 2016b).

Ou en est-on de la lutte biologique en vergers aujourd'hui ?

Dans leur revue, Simon *et al.* (2010) expliquent que les conséquences des aménagements dans le verger peuvent être positif ou négatif (Simon *et al.*, 2009). Les bénéfices d'une implantation de haie et de manipulation de la frondaison restent partiels et uniquement pour les ravageurs dont on tolère des populations élevées. De plus une sélection des essences composant les haies devrait être faite en amont car n'amènent pas à des résultats similaires. Il est important de garder à l'esprit qu'une forte population d'auxiliaires dans la strate herbacée ne signifie pas forcément un fort contrôle des ravageurs dans la canopée (Simon *et al.*, 2007). Ainsi, Agrawal (2000) illustre comment l'attention doit être portée sur les interactions tri-trophique (Fig. 8). Ces interactions peuvent être complexes, et au-delà de l'attraction des auxiliaires, impliquent également l'attraction des ravageurs par les signaux chimiques des plantes, les compétitions intraguildes au niveau des ennemis naturels ou encore la contamination des prédateurs ou parasitoïdes par des pathogènes.

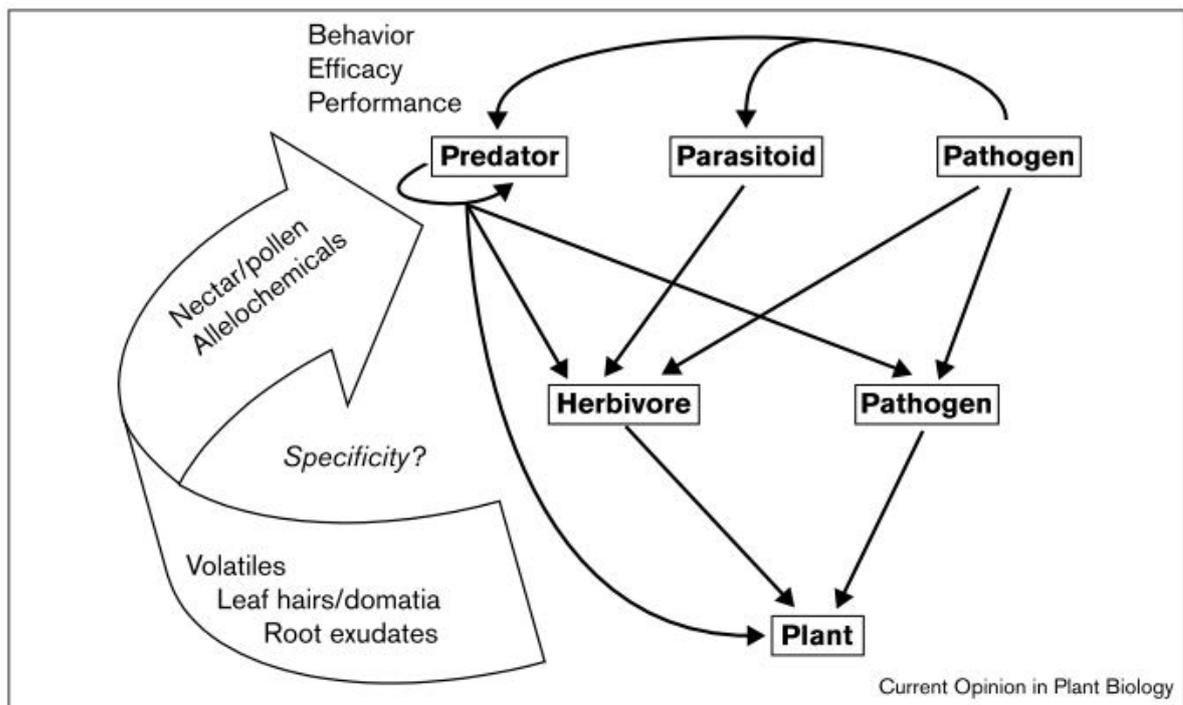


Figure 8. Interactions tri-trophiques et effets des plantes sur les ennemis naturels des ravageurs (Agrawal, 2000).

De manière générale, les résultats sur l'efficacité de la lutte biologique par conservation sont surtout rarement explicables ou reproductibles et l'important à ce stade de connaissance est donc de s'attarder sur la compréhension des processus impliqués dans la lutte biologique par conservation et sur la capacité des auxiliaires et ravageurs à exploiter les ressources des couverts et de la canopée des arbres en verger (Simon *et al.*, 2010) comme confirmeront, 7 ans plus tard, Begg *et al.* (2017) par leur revue sur l'approche de lutte par le contrôle biologique par conservation, en insistant sur l'importance de comprendre les mécanismes sous-jacents pour palier à l'incapacité actuelle de généraliser et donc de prédire réellement l'efficacité des aménagements.

La lutte biologique par conservation a été utilisée avec succès en vergers d'agrumes. Des effets positifs de la couverture végétale spontanée et du semis en comparaison au sol nu sur les arthropodes auxiliaires de la canopée en verger d'agrumes ont pu être mis en avant (Silva *et al.*, 2010). Un contrôle précoce des pucerons du verger par les ennemis naturels aphidiphages (comme les Coccinellidae) mais également par les généralistes a été rendu possible (Gómez-Marco *et al.*, 2016a; Gómez-Marco *et al.*, 2016b). Ces prédateurs potentiellement présents sur le verger grâce à la présence de proies alternatives, comme des pucerons, hébergés par des espèces végétales sauvages et des Poaceae semées. Ces ravageurs qui ne s'attaquent pas aux arbres du verger peuvent toutefois servir de nourriture efficace en attendant les pics d'infestation dans les arbres. De tels processus ont montré leur efficacité avec un couvert de *Festuca arundinacea* Schreb. (Poaceae) en verger d'agrumes sur le contrôle partiel des tétranyques par des Phytoseiidae généralistes (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a; Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011b). Les Poaceae peuvent également héberger des Coccinellidae (Koji *et al.*, 2007; Diepenbrock and Finke, 2013; Rhino *et al.*, 2016) et améliorer le contrôle des pucerons (Dong *et al.*, 2012) avec des pontes de Coccinelles plus abondantes et plus précoces. La revue de Niu *et al.* (2014) sur la situation de la régulation des ravageurs par contrôle biologique en vergers d'agrumes, montre que des adventices spontanées sont utilisées comme « companion weeds ». Ainsi des espèces végétales telles qu'*Ageratum conyzoides* L. (Bouda *et al.*, 2001; Kong *et al.*, 2005; Kong, 2010), répandue sur l'île de La Réunion, sont largement utilisées en vergers d'agrumes car le plus souvent associées à une augmentation et à un maintien de la présence d'ennemis naturels.

Nous avons choisi d'utiliser une approche fonctionnelle des communautés végétales afin de mieux cibler les besoins des auxiliaires que nous cherchons à favoriser localement, en focalisant sur l'apport de refuge et de nourriture par les couverts et bordures en verger. Nous souhaitons ainsi aller plus loin dans la mesure de l'implication de tels aspects dans l'efficacité de la lutte biologique par conservation.

1.2. Approche fonctionnelle du couvert végétal en vue de soutenir la lutte biologique

1.2.1. Diversité fonctionnelle du couvert végétal

Pour pouvoir comparer l'efficacité de communautés végétales pour un rôle donné, ici la lutte biologique par conservation en verger, il est important de pouvoir évaluer leurs impacts sur le fonctionnement de l'agroécosystème. Il n'y a pas à ce jour de consensus sur une méthode standardisée permettant d'évaluer l'apport de la biodiversité végétale dans de tels contextes. Plusieurs courants se côtoient, évoluent et se succèdent dans la littérature. La notion de diversité fonctionnelle a été introduite, elle fait référence aux composants de la biodiversité qui influence le fonctionnement d'un écosystème (Tilman, 2001). Cette diversité fonctionnelle est subdivisée en traits fonctionnels. Les services écosystémiques des communautés et leurs règles d'assemblage sont maintenant couramment conceptualisés à travers les traits fonctionnels inhérents à la faune et la flore (Keddy, 1992; Weiher *et al.*, 1999; Lortie *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2006; Garnier *et al.*, 2007; de Bello *et al.*, 2010). Dans une volonté de s'accorder sur la définition du trait, Violle *et al.* (2007) statuent sur les définitions suivantes que nous utiliserons : Un trait est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau de l'individu, sans référence à l'environnement ou à un quelconque autre niveau d'organisation. Les traits fonctionnels sont subdivisés en « traits de réponse » dont les attributs changent avec les conditions environnementales (Lavorel and Garnier, 2002) et en « traits d'effet » qui reflètent les effets d'une plante sur les processus dominants de la communauté ou de l'écosystème (Díaz and Cabido, 2001).

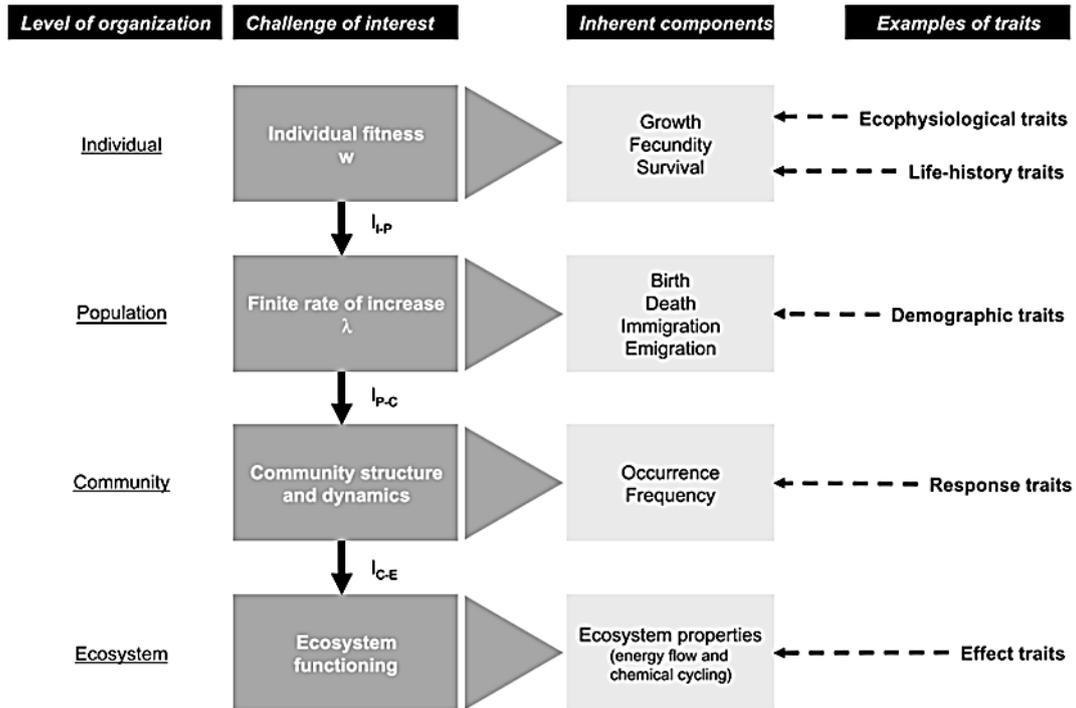


Figure 9 Intérêts des différents niveaux organisationnels, à travers leurs composantes inhérentes associés à quelques exemples de traits trouvés dans la littérature (Violle *et al.*, 2007).

Les traits de réponse d'une communauté, comme un couvert végétal, vont déterminer la composition de cette communauté sous l'influence des conditions environnementales et les traits d'effet de la communauté sont ceux qui pourront être reliés à leurs effets sur les propriétés de l'écosystème (Fig.9), comme par exemple celle d'une communauté végétale sur une communauté d'arthropodes auxiliaires.

Les méthodes d'évaluation de la diversité fonctionnelle sont encore débattue (Mokany *et al.*, 2008; Moonen and Bàrberi, 2008; Garnier and Navas, 2012). L'idée qu'une augmentation de la richesse spécifique augmente la diversité fonctionnelle a été peu à peu remise en question puisqu'elle semble se vérifier seulement lorsque que les espèces supplémentaires divergent par leurs fonctions de celles déjà présentes. En cas de redondance fonctionnelle des espèces végétales, l'augmentation de la richesse spécifique d'un couvert végétal peut ne pas avoir d'impact sur la fonction qu'il remplit. En effet, certains auteurs soutiennent que ce n'est pas la richesse spécifique en soi mais l'augmentation de la diversité des traits phénotypiques exprimés qui est à l'origine de la corrélation de la richesse spécifique avec le fonctionnement de l'écosystème (Garnier and Navas, 2012). Grime a fait beaucoup progresser la réflexion en introduisant notamment l'hypothèse du « mass ratio » (Grime, 1998). Selon cette hypothèse influente, l'impact d'une plante sur son écosystème est proportionnel à sa proportion dans la communauté végétale (en biomasse relative) (Grime, 1998). Les espèces végétales

dominantes déterminent alors la structure fonctionnelle de l'écosystème qu'elles constituent (Garnier and Navas, 2012). D'autres recherches ont ainsi amené à prendre en compte l'abondance relative des espèces en complément de la richesse spécifique pour calculer la diversité fonctionnelle (Petchey and Gaston, 2002; Mason *et al.*, 2003). Dans certaines études, il est montré que les relations entre traits fonctionnels et environnement sont plus fortes lors de la prise en compte de l'abondance (Garnier and Navas, 2012). Mason *et al.* (2003) montrent que si deux espèces sont fonctionnellement semblables, elles n'ont pas besoin d'être distinguées. Sa mesure de la diversité fonctionnelle sera affectée par la prise en compte de l'abondance du trait fonctionnel et non par une augmentation de la richesse spécifique. On peut donc s'affranchir de l'espèce, en travaillant par taxon sans biaiser la mesure (Mason *et al.*, 2003). Un autre moyen d'évaluation basé sur l'entropie quadratique de Rao allie différences fonctionnelles entre paires d'espèces et leur abondance relative. Cette approche portant sur la régularité ou la dissimilarité fonctionnelle montre jusqu'à une baisse de la diversité fonctionnelle avec l'augmentation de la richesse spécifique (Botta-Dukat, 2005). Une comparaison des moyennes pondérées des traits des communautés (Garnier *et al.*, 2004; Cingolani *et al.*, 2007) ne donnera pas les mêmes informations qu'une comparaison des régularités fonctionnelles illustrant les gammes de variations des traits fonctionnels des communautés (Garnier and Navas, 2012). La mesure de la diversité fonctionnelle n'étant pas absolue, il faut porter une attention particulière au choix de la méthode d'estimation à utiliser pour qu'elle réponde au mieux à la question de recherche. En effet, les méthodes de mesure vont être plus ou moins sensibles aux différents paramètres pris en compte comme l'abondance relative ou l'utilisation de la richesse spécifique et voir leur résultats différer (Lavorel *et al.*, 2008).

1.2.2. Fonctionnalité du couvert végétal dans la lutte biologique par conservation des habitats

Nous venons de l'aborder, il ne s'agit pas de favoriser la diversité au sens strict afin d'obtenir une communauté végétale la plus fonctionnelle possible. Pour pouvoir mesurer les effets des communautés végétales sur la lutte biologique par conservation des habitats en verger d'agrumes, il est important de définir dans un premier temps les fonctions qui sont attendues. Pour être considéré comme favorable à la lutte biologique, le peuplement végétal doit offrir des ressources de nourriture alternatives pour l'attraction et le maintien des auxiliaires ainsi que des refuges leur permettant de s'abriter en cas de perturbations du milieu notamment lors de traitements phytosanitaires (Landis *et al.*, 2000) ou d'interventions mécaniques sur la parcelle. Un environnement adapté aux exigences des auxiliaires favoriserait le développement de leurs performances individuelles, en particulier leur fécondité et leur longévité (Sauvion *et al.*, 2013), rendant leur régulation des ravageurs durable.

Ces fonctions d'habitat et de refuge vont être reliées à des caractéristiques des individus composants le couvert végétal étudié qui seront les traits fonctionnels d'effet. L'approche par l'étude des traits fonctionnels d'intérêts cherche à décrire les espèces végétales pour un rôle donné, puis se place à l'échelle de la communauté pour en déterminer le potentiel (Norris and Kogan, 2000). Par leurs interactions avec l'entomofaune, les traits d'effets peuvent influencer les réseaux trophiques (Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013) et l'activité des auxiliaires (Cortesero *et al.*, 2000). Nous focaliserons notre étude sur les traits d'effet en lien avec l'apport de ressources pour les auxiliaires ainsi que la fourniture d'un habitat refuge.

Source de nourriture alternative

De nombreux insectes consomment, de manière facultative ou obligatoire, des produits d'origine végétale comme le nectar et le pollen. Chez beaucoup d'espèces de parasitoïdes notamment, la survie et l'efficacité de la régulation dépend de la présence de ces ressources dans le milieu (Desouhant *et al.*, 2005). Les traits fonctionnels d'effet vont concerner la présence, l'attractivité et l'accessibilité de ces ressources. Le pollen, riche en protéines et acides aminés (Desouhant *et al.*, 2005) est une ressource prisée par les coccinelles, les syrphes adultes, les punaises prédatrices et les acariens (Sauvion *et al.*, 2013). Le nectar, contenant glucides, acides aminés, protéines et vitamines (Goulson, 1999) est initialement produit pour attirer les pollinisateurs, mais les prédateurs et parasitoïdes en consomment également. Lors de leurs prospections, les parasitoïdes détectent les plantes par étapes, à savoir qu'ils repèrent d'abord l'habitat, puis la plante et enfin la fleur (Godfray, 1994). Une grande inflorescence est un trait qui facilite le repérage des ressources à distance par les ennemis naturels (Goulson, 1999; Sivinski *et al.*, 2011). Quant à la couleur de l'inflorescence, elle va aider à l'orientation de certains insectes et chez les insectes ayant des yeux composés, comme l'abeille, c'est aux longueurs d'ondes comprises entre 300 et 600 nm, incluant une partie du rayonnement visible et ultra-violet, que les pigments visuels sont sensibles (Giger and Srinivasan, 1997; Sauvion *et al.*, 2013). Au-delà de la couleur de l'inflorescence, le contraste par rapport au feuillage permet également le repérage (Begum *et al.*, 2004), par le rayonnement réfléchi par le couvert végétal à l'insecte (Sauvion *et al.*, 2013). L'architecture florale conditionne ensuite l'accès à la ressource. Certains parasitoïdes n'ont accès qu'aux nectaires exposés alors que d'autres peuvent utiliser le nectar situé sous les pétales ou étamines (Patt *et al.*, 1997). La présence de nectar extrafloral va beaucoup compter dans l'attractivité d'une plante. Cette ressource supplémentaire, prisée par les parasitoïdes et par de nombreux prédateurs (chrysopes, coccinelles (Lundgren, 2009), acariens, fourmis) présente les avantages d'être facilement accessible et disponible pendant une grande partie de la croissance végétative (Géneau *et al.*, 2012). La production de nectar extrafloral

serait d'ailleurs une stratégie de défense de la plante permettant d'augmenter le taux de parasitisme et de prédation par les auxiliaires (Bentley, 1976; Limburg and Rosenheim, 2001).

Abri et site de ponte

Les traits fonctionnels en lien avec l'habitat et le refuge vont porter sur les caractères des espèces végétales favorisant un microclimat adapté, une protection contre les prédateurs et des sites de ponte. Ainsi, le relief des nervures des feuilles peut offrir une protection et des sites de ponte pour les auxiliaires (Karban *et al.*, 1995; Walter, 1996). La forme de la feuille conditionne aussi le maintien de l'insecte sur la plante (Cortesero *et al.*, 2000). Les feuilles aux bords irréguliers, possédant plus de structures d'accroches préviendraient par exemple la chute des coccinelles (Grevstad and Klepetka, 1992). L'aptitude d'une plante à recouvrir densément le sol aide à la mise en place d'un microclimat dont les variations de température et d'humidité sont tamponnées et plus favorable à l'hébergement de la faune auxiliaire (Norris, 2005), en particulier pour les phytoséiides (Mailloux *et al.*, 2010). La réponse des insectes à la pubescence semble différer selon les espèces (McMurtry *et al.*, 2013). Les trichomes, excroissances épidermiques à l'origine de la pubescence, peuvent gêner le déplacement des arthropodes et parfois altérer l'efficacité des parasitoïdes (Kennedy, 2003; Cetintas and McAuslane, 2009), mais pour certaines larves de coccinelles, la présence de poils sur la plante constitue un atout en leur permettant d'échapper à la prédation (Inbar and Gerling, 2008). Les trichomes sont également favorables à la fourniture de nourriture alternative pour les phytoséiides par fixation de pollen ou spores de champignons (Roda *et al.*, 2003). Pour ces acariens, les trichomes constituent tout d'abord un refuge contre les hyper-prédateurs et un abri face aux conditions défavorables (Schmidt, 2014). Certaines études attestent que l'abondance des phytoséiides est positivement corrélée à la présence de trichomes (Rasmy and El-Banhawy, 1974). Au-delà d'un certain seuil la densité de trichomes peut cependant entraîner des effets adverses, en ralentissant la fuite des phytoséiides lors de prédation intra guildes ou en affectant leur efficacité de prédation (Krips *et al.*, 1999; Khan *et al.*, 2008). Les domaties, petits creux ou touffes de trichomes rencontrés sur les feuilles à la jonction des nervures ou à la base du pétiole (O'Dowd D, 1989; Cortesero *et al.*, 2000; Tilney *et al.*, 2012), offrent des structures protectrices aux ennemis naturels et en particulier aux acariens prédateurs (Pemberton and Turner, 1989; Walter, 1996; Richards and Coley, 2011). Les domaties ne constituent pas seulement un abri face aux conditions climatiques, à la prédation (Norton *et al.*, 2001) et au cannibalisme (Ferreira *et al.*, 2008; Ferreira and Cunha, 2011) mais servent aussi de protection pour les larves et les œufs de phytoséiides (Walter, 1996). Il a déjà été observé qu'en l'absence de domaties la reproduction des acariens prédateurs ainsi que leur consommation de proies étaient diminuées (Grostal and O'Dowd, 1994). Ce trait fonctionnel est donc une variante de l'efficacité de régulation des ravageurs par les acariens prédateurs. Une étude souligne également

que les domaties, dont la cuticule présente une surface caractéristique aux échanges de composés entre l'intérieur et l'extérieur de la feuille, pourraient fournir des nutriments et des composés volatils aux phytoséides les incitant à s'installer durablement (Tilney *et al.*, 2012).

1.2.3. Structuration des communautés et sensibilité aux modes de gestion de l'enherbement

Une approche des règles d'assemblage des communautés végétales désormais couramment utilisée est basée sur une succession de filtres permettant d'expliquer le pool d'espèces locales. Comme montré sur la Figure 10 (Lortie *et al.*, 2004), le premier filtre, de dispersion, détermine les espèces pouvant être présentes en un lieu donné. Le deuxième filtre détermine les espèces qui pourront s'installer, il intègre les conditions environnementales, le niveau de perturbation du milieu et la disponibilité des ressources. Le troisième filtre résulte des interactions directes avec les autres organismes. Nous pourrions placer l'impact de la gestion des enherbements au sein d'un agrosystème au niveau du filtre 2 en lien avec le niveau de perturbation du milieu.

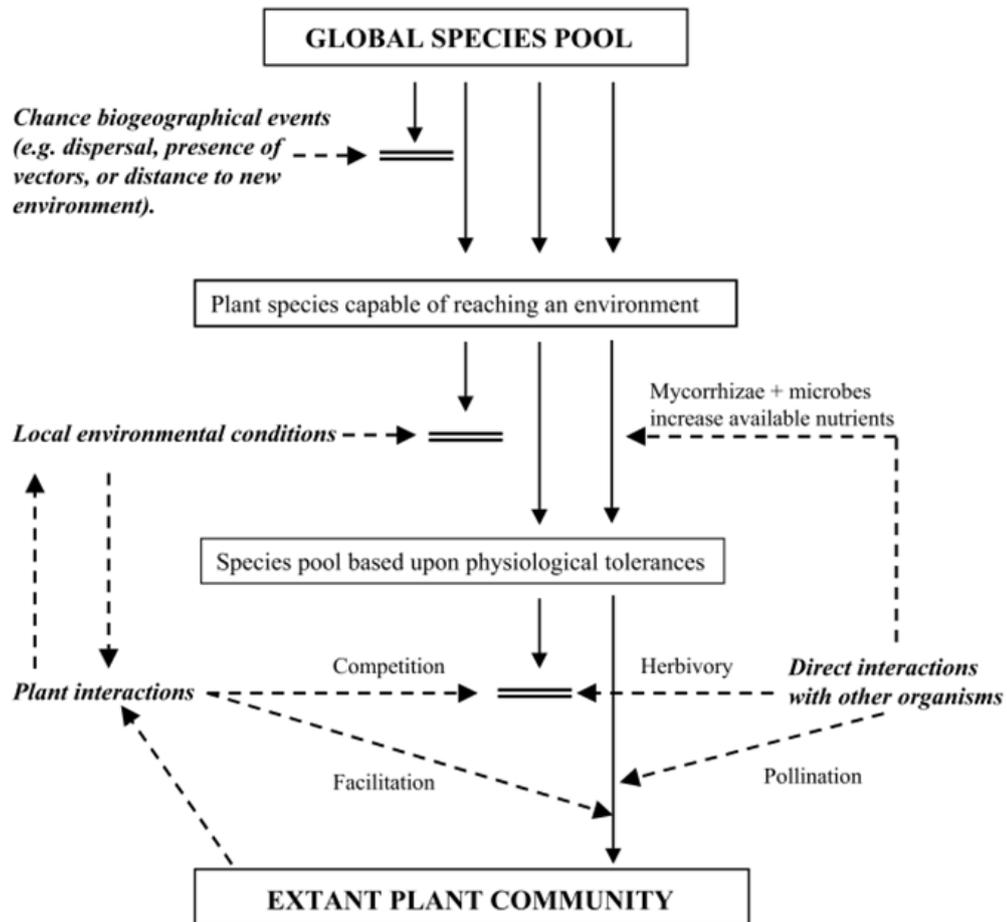


Figure 10 Les principaux filtres structurant une communauté végétale (Lortie *et al.*, 2004)

La connaissance des mécanismes de structuration des communautés végétales peut nous aider à anticiper leur évolution en réponse aux pratiques culturales dans le temps. Les règles d'assemblage des communautés peuvent être basées sur des traits ou des combinaisons de traits des espèces composant la communauté, l'environnement agissant ainsi comme un filtre sur les individus (Keddy, 1992). La figure 11 présente les premières étapes de sélection de traits pertinents à étudier pour aller vers une écologie prédictive décrites par Keddy (1992), faisant suite aux travaux déjà initiés par Grime (1974).

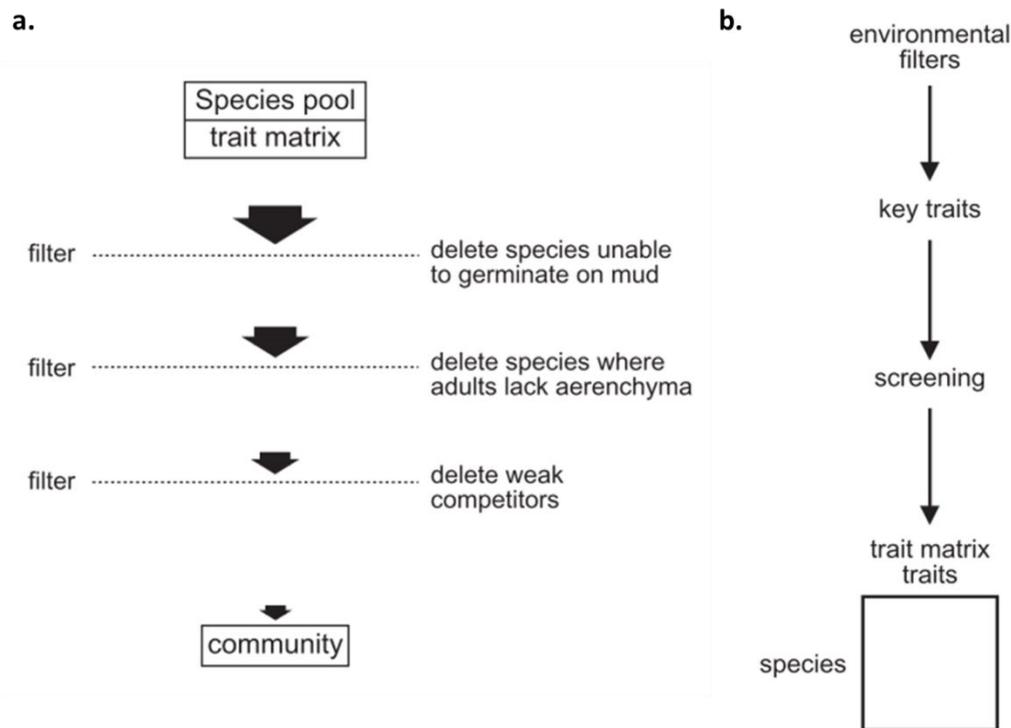


Figure 11 Figures issues de l'article de Keddy (1992). a. Exemples de filtres successifs amenant à l'élimination d'espèces non adaptées aux conditions et b. Logique d'élaboration d'une matrice des traits pertinents caractérisant les espèces face aux filtres étudiés.

Les traits de réponse, déterminant la réponse de la plante face à une perturbation (Lavorel and Garnier, 2002; Cingolani *et al.*, 2007), sont principalement liés à l'utilisation des ressources, la dispersion, la capacité de régénération, la compétitivité et la phénologie (Gaba *et al.*, 2014).

La manipulation des communautés végétales par la gestion de l'enherbement a déjà montré des résultats intéressants, en particulier sur les changements de compositions en traits fonctionnels des communautés végétales spontanées soumises au labour, au paillage, à la fauche ou encore à la pulvérisation d'herbicides en vergers (Mas *et al.*, 2007; Miñarro, 2012; Simoes *et al.*, 2014). Nous savons que certains traits sont plus sensibles que d'autres aux perturbations du milieu et peuvent ainsi répondre différemment aux modes de gestion de l'enherbement. Les formes de vie de Raunkiaer (1934) incluent des groupes de traits corrélés liés à la persistance et à l'architecture des plantes particulièrement pertinents pour l'étude de ces perturbations (McIntyre *et al.*, 1999). Ainsi, le labour empêcherait l'établissement des phanerophytes, chamaephytes et la plupart des hémicryptophytes mais pas forcément des thérophytes ou des géophytes (bulbes, tubercules, rhizomes) (Gaba *et al.*, 2014). Les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale et les attributs de trait de réponse de la communauté ont été démontrés dans les systèmes de culture arables (Zanin *et al.*, 1997; Streit *et al.*, 2002; Fried *et al.*, 2012; Gaba *et al.*, 2014; Hernández Plaza *et*

al., 2015), prairiaux (de Bello *et al.*, 2005; De Cauwer *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Capitano and Carcaillet, 2008; Castro *et al.*, 2010; Bernhardt-Römermann, 2011), et même en serres (Meiss *et al.*, 2008). Pour développer des stratégies de gestion permettant facilement aux agriculteurs de gérer les multiples services écosystémiques fournis par l'agriculture, il faut pouvoir prédire la manière dont les services écosystémiques varient avec les pratiques agricoles et l'environnement. Pour cela, les valeurs des traits doivent être mesurées dans les conditions environnementales et sous les pratiques agricoles que l'on cherche à étudier (Wood *et al.*, 2015).

Des hypothèses ont été proposées pour conceptualiser les effets des filtres biotiques et abiotiques sur la distribution des traits (Fig. 12) portant notamment sur la convergence et divergence des traits (Grime, 2006; Bernard-Verdier *et al.*, 2012; Garnier and Navas, 2012). S'il y a une forte pression due aux ressources locales, il va y avoir dans la plupart des cas une convergence des traits des espèces végétales présentes car les espèces partageant une tolérance physique équivalente aux conditions locales ont souvent une similarité de fonctionnement. Si le filtre abiotique est lié au niveau de perturbation, les traits vont diverger, car ce sont les traits liés à la régénération qui seront impliqués avec souvent une diversité de stratégie au sein des espèces présentes bien plus importante (Bernard-Verdier *et al.*, 2012; Garnier and Navas, 2012). Ainsi, le labour, qui est une perturbation intense va amener à des communautés moins diversifiées dominées par un petit nombre d'espèces alors qu'une perturbation intermédiaire amènera à des communautés plus diversifiées et équitables (Grime, 2006). En cas de faible perturbation, un couvert spontané se façonnera en suivant une exclusion compétitive par les espèces dominantes (Navas and Violle, 2009).

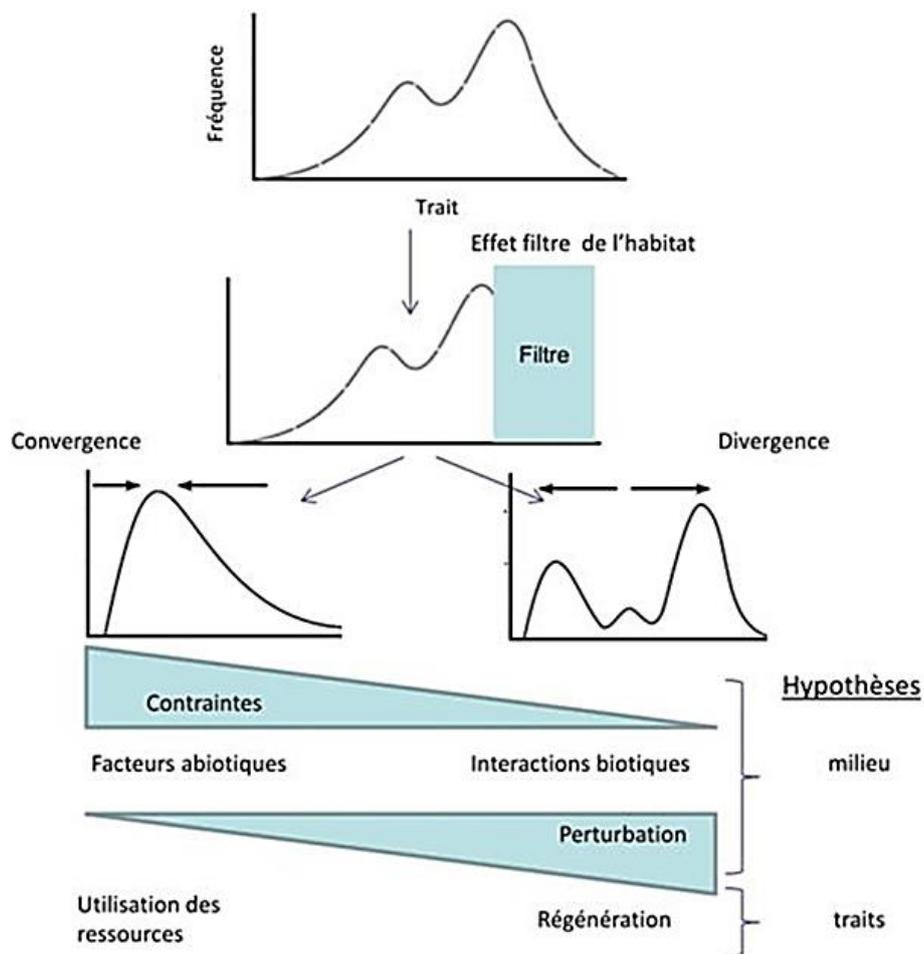


Figure 12 Schéma des règles d'assemblage régissant la structure fonctionnelle des communautés extrait de (Garnier and Navas, 2013) d'après (Bernard-Verdier *et al.*, 2012).

Les aspects de la structuration des communautés en lien avec la compétition sont pris en compte par différentes approches : la théorie du spectre économique foliaire (Wright *et al.*, 2004), le schéma de stratégie écologique de la plante CSR décrite par Grime (1977), basé sur l'adaptation des plantes à différents niveaux de compétition, de stress et de perturbation ou encore le schéma de stratégie écologique de la plante LHS (Leaf-Height-Seed) proposé par Westoby (1998). Ces aspects seront abordés plus en détails dans le premier chapitre de la thèse. Ils concernent les communautés végétales pour lesquelles les perturbations sont peu intenses ou peu fréquentes et dans des milieux aux ressources non limitantes.

1.2.4. Liens entre traits d'effet et traits de réponse

Les conditions écologiques mais aussi les pratiques culturales constituent des filtres, ou gradients, qui sélectionnent les espèces dont les traits de réponses sont les plus adaptés pour

recoloniser le milieu après une perturbation (Lortie *et al.*, 2004; Gaba *et al.*, 2014). Il serait donc possible de concevoir des stratégies de gestion de l'enherbement permettant de sélectionner, parmi les espèces qui répondent favorablement, celles qui détiennent également les traits d'effet d'intérêt en lutte biologique par conservation.

La fonctionnalité d'une communauté végétale vis-à-vis de la lutte biologique est portée par sa composition en traits d'effet qui impacte le fonctionnement de l'écosystème. Or ces traits d'effet sont portés par la communauté végétale qui est elle-même structurée sous l'effet de différents filtres s'exerçant sur les traits de réponse des espèces végétales qui la composent comme nous venons de le voir. Un cadre conceptuel sur les liens pouvant exister entre traits de réponse et traits d'effet (Fig. 13) a été proposé par Lavorel and Garnier (2002) puis développé par Suding *et al.* (2008). Ce cadre conceptuel est toujours investi depuis (Diaz *et al.*, 2004; Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008).

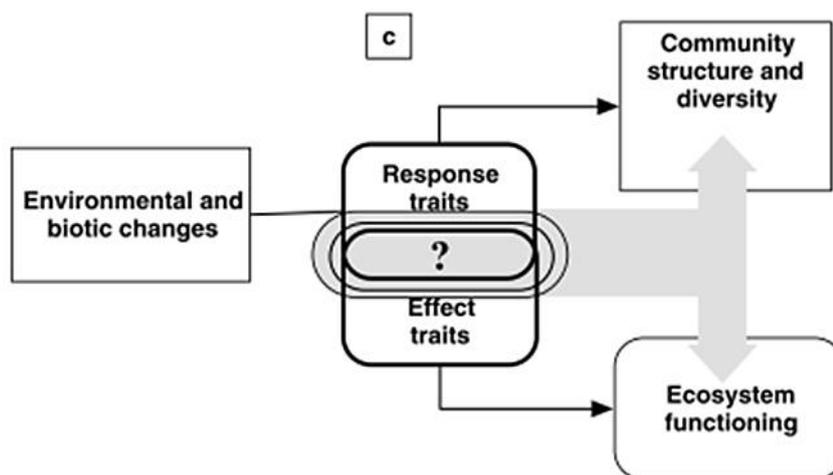


Figure 13 Représentation du cadre conceptuel proposé par Lavorel and Garnier (2002) qui articule la réponse environnementale et les effets de l'écosystème avec des degrés variables de chevauchement entre les traits pertinents.

Kazakou *et al.* (2016) ont adapté ce cadre conceptuel aux interactions entre pratiques de gestion, adventices et culture (vigne) impliquant les traits de réponse et les traits d'effet (Fig. 14). Les pratiques de gestion des inter-rangs y sont considérées comme le filtre environnemental qui affecte la composition et structuration de la végétation qui en retour impacte les conditions de croissance de la culture.

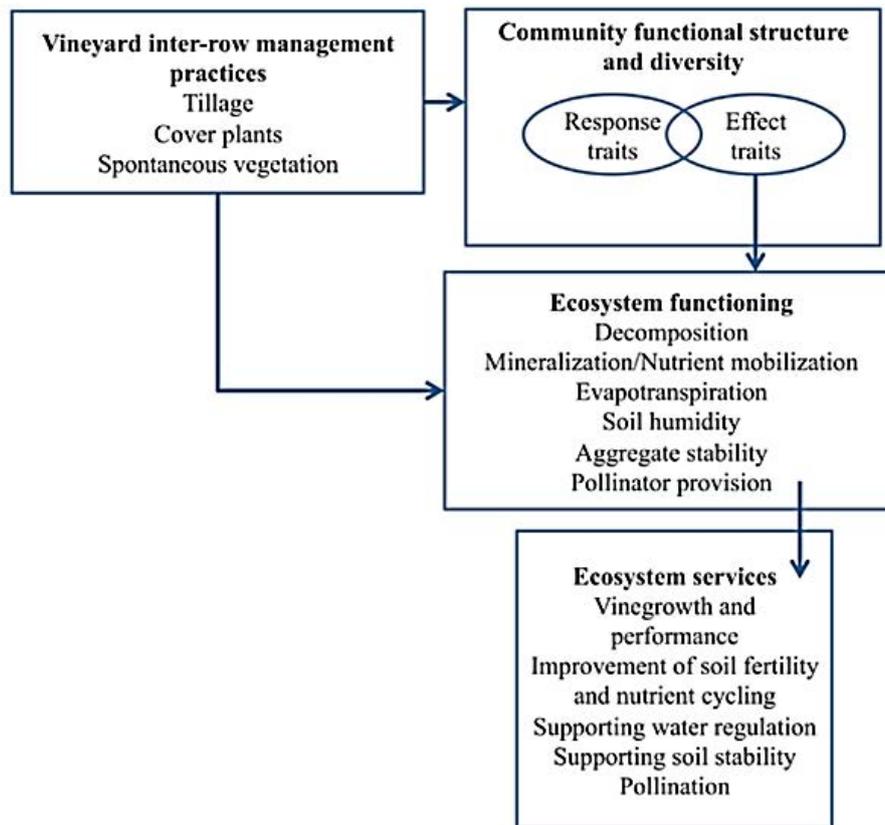


Figure 14. Adaptation du cadre conceptuel précédent aux effets des modes de gestions des inter-rangs dans les vignes (comme le labour, les plantes de couverture ou la végétation spontanée) sur les traits des espèces et leurs effets sur le fonctionnement du système et les services écosystémiques (Kazakou *et al.*, 2016).

À ce jour, cependant, les traits d'effet impliqués dans le contrôle biologique n'ont pas été directement liés aux caractéristiques de réponse des plantes, il n'est donc pas possible de prédire directement l'efficacité d'un couvert dans la lutte biologique en réponse aux pratiques de gestion de l'enherbement. Il faut dans un premier temps étudier l'évolution de la communauté végétale via les traits de réponse qui permettent d'appréhender le fonctionnement des espèces et les stratégies écologiques qu'elles mettent en œuvre (Grime, 1977; Westoby, 1999) pour ensuite mesurer la fonctionnalité de la communauté végétale résultante.

Des compromis devront parfois être trouvés entre invasibilité de l'espèce et intérêt dans la lutte biologique. Ainsi, certaines espèces de Poaceae, montrées comme potentiellement favorables aux Coccinellidae comme aux Phytoseiidae sont trop compétitives et posent problème en verger d'agrumes à La Réunion. Le fataque : *Panicum maximum* Jacq. en est un bon exemple, en devenant rapidement envahissant, il entre en compétition avec les arbres et les autres espèces végétales du couvert et doit être maîtrisé au risque de pénaliser la culture. Ceci est vrai également pour les

espèces végétales invasives comme par exemple *Ipomoea indica* (Burm.) Merr. qui ne doit pas être favorisée au risque de présenter des effets délétères pour la culture.

1.3. Problématique et déroulement de la thèse

Les vergers sont des endroits privilégiés pour l'étude de l'impact des couverts végétaux sur la lutte biologique par conservation puisqu'ils représentent au minimum 30% de la surface de la parcelle et peuvent contenir une large biodiversité végétale. Si ces larges couverts sont exploités de façon pertinente, ils peuvent donc être suffisants pour améliorer l'efficacité de la lutte biologique (Thies *et al.*, 2003). Nous faisons l'hypothèse que les pratiques de gestion de l'enherbement, en impactant la composition des communautés végétales, vont également impacter leur fonctionnalité vis-à-vis de la lutte biologique par conservation (Fig. 15) par la modification de l'abondance de nourriture et abri favorables aux ennemis naturels. Ceci ayant pour conséquence de modifier l'attraction ou le maintien de ces prédateurs sur la parcelle. La gestion de l'enherbement pratiquée par les agriculteurs pourrait ainsi devenir un levier accessible leur permettant d'influencer les populations d'ennemis naturels au sein de leurs vergers.

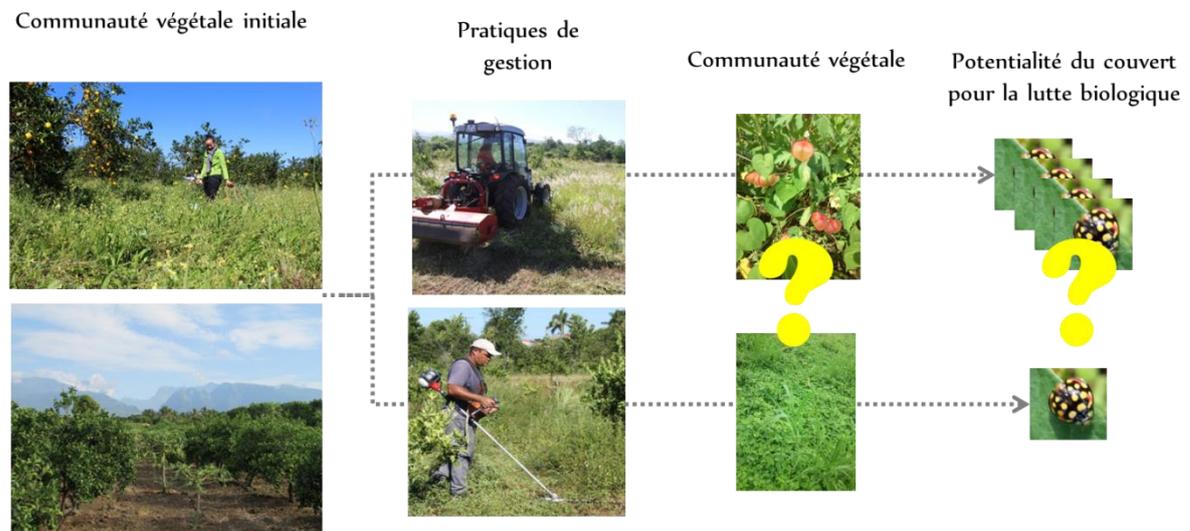


Figure 15. Illustration des hypothèses : A partir d'une communauté végétale initiale, les pratiques de gestion de l'enherbement vont impacter la composition des communautés végétales ce qui va impacter leur fonctionnalité vis-à-vis de la lutte biologique par attraction par attraction ou maintien des auxiliaires. Crédit photo F. LeBellec et M. Rothé.

Ce travail de thèse a pour objectif d'évaluer l'impact des modes de gestion de l'enherbement sur la composition des communautés végétales et les populations d'auxiliaires au sein de vergers d'agrumes sur l'île de La Réunion, en se basant sur deux bio-indicateurs évoluant à deux échelles

spatiales distinctes : les Phytoseiidae et les Coccinellidae. Nous avons choisi une approche fonctionnelle qui permettra de généraliser les résultats à différents contextes floristiques et à différents cortèges d'auxiliaires et ravageurs et différentes cultures. Ce travail en plusieurs phases (Fig. 16) a abouti à l'élaboration du prototype fonctionnel d'un outil d'aide à la décision par une adaptation de CONTRA (CONstruction TRansparente d'Arbres de décision) qui est une nouvelle méthode d'agrégation basée sur l'utilisation d'arbres de décision avec intégration de la logique floue (Bockstaller *et al.*, 2017). L'outil a été créé pour allier simplicité, flexibilité et transparence tout en limitant la subjectivité dans la conception des arbres de décision.

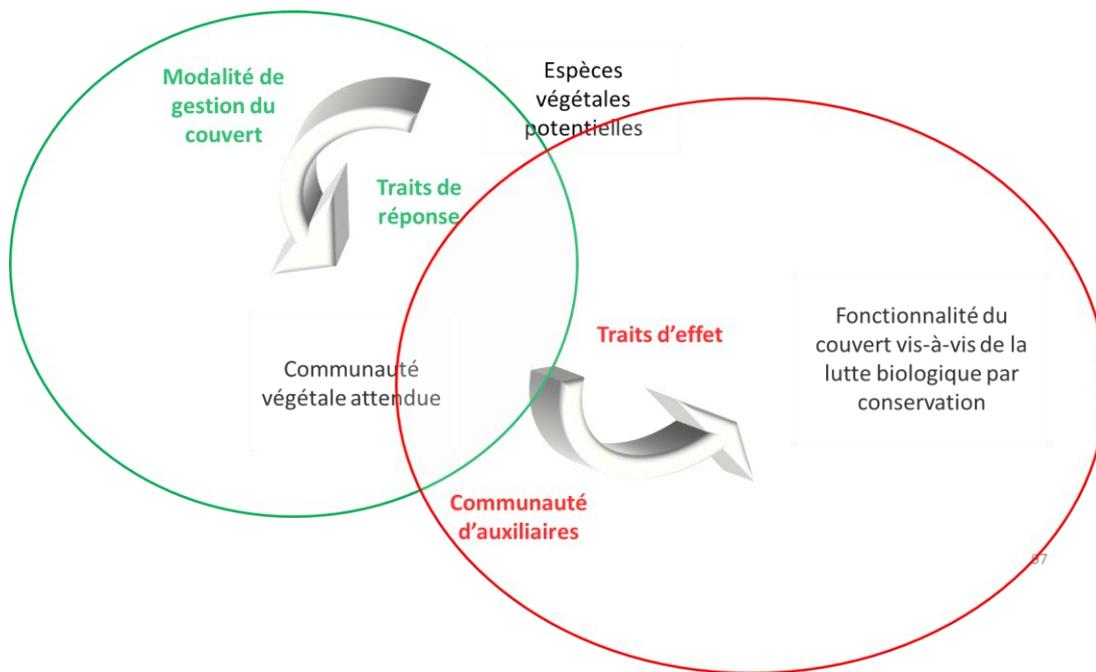


Figure 16. Conceptualisation de la démarche à la base du prototype d'outil d'aide à la décision pour la conception de verger agroécologique.

L'outil contribuera à la conception de vergers agroécologiques en permettant l'évaluation *ex ante* de scénario de pratiques de gestion de l'enherbement en vue d'optimiser la lutte biologique.

Pour son élaboration, trois phases ont été nécessaires et seront présentées en quatre chapitres dans la thèse :

Le **Chapitre I** a porté sur l'acquisition de connaissances sur la mise en place des communautés végétales au travers des stratégies écologiques des espèces végétales présentes sur quatre vergers expérimentaux ainsi que sur les dynamiques de fonctionnalité des couverts. Nous avons étudié dans un second temps les impacts de modalités de gestion de l'enherbement sur l'évolution de la

composition floristique et de la composition en trait de réponse d'un couvert végétal spontané dans le temps sur le verger de la station expérimentale.

Les **Chapitre II** et le **Chapitre III** présenteront les résultats de nos études sur l'impact de la composition floristique et fonctionnelle des couverts végétaux issus de contextes pédoclimatiques ou de gestion de l'enherbement différents sur l'abondance et la composition des populations d'auxiliaires. Ces chapitres porteront respectivement sur les populations de Phytoseiidae et de Coccinellidae en lien avec la composition en traits d'effet des communautés végétales.

Dans le **Chapitre IV**, je présenterai la mise en relation des résultats obtenus dans les précédents chapitres et les étapes de conception qui ont amené à l'élaboration du prototype d'outil d'aide à la décision. Le modèle, sous forme d'indicateur prédictif pour la conception de vergers agroécologiques sera décrit.

Annexe



Projet AGRUM'AIDE (APR 'Biodiversité-Ecophyto' - 2014-2018) par F. LeBellec. *La biodiversité pour réduire l'emploi des produits phytosanitaires* lancé par la *Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB)*, piloté par le *MAAF* avec l'appui financier de l'*ONEMA*¹ dans le cadre d'un programme de recherche du plan *Ecophyto*.

AGRUM'AIDE vise à développer un outil d'aide à la décision (OAD) permettant d'évaluer les impacts de changements de pratiques agricoles. Nous faisons l'hypothèse que le respect des règles de la protection intégrée par les producteurs combiné à l'augmentation, en quantité et en qualité, des habitats semi-naturels au sein des parcelles permettra d'augmenter l'efficacité de la lutte biologique et de diminuer l'usage des pesticides. Ce projet se propose d'optimiser la gestion des espaces enherbés des vergers d'agrumes pour qu'ils deviennent de véritables habitats favorables à la faune auxiliaire. Les producteurs sont au centre du projet et impliqués aux différentes étapes du processus d'innovation. L'OAD les aidera à évaluer les performances agronomiques, environnementales et socio-économiques de leurs systèmes de culture. Ce projet finance le dispositif de recherche/action chez 6 producteurs et un travail de thèse qui vise à élaborer un outil de gestion des enherbements des vergers basé sur une approche fonctionnelle des communautés végétales. Financé par le FEADER et la Région Réunion, dans le cadre du dispositif de programmation COSAQ (co-conception de systèmes agro-alimentaires de qualité) du CIRAD Réunion, un autre travail de thèse est mené conjointement au projet AGRUM'AIDE. Ce travail vise à étudier la transition agroécologique de la production agrumicole réunionnaise à l'échelle des exploitations agricoles.

¹ Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques aujourd'hui intégré dans l'Agence Française pour la Biodiversité

Sites d'étude et dispositif expérimental



Sites d'études et dispositif expérimental

Quatre sites d'étude ont été sélectionnés dans le Sud de l'île (voir la carte Fig. 1), cœur du Bassin de production d'agrumes à la Réunion. Ils sont situés sur un gradient altitudinal allant de 150 à 980 m d'altitude comprenant ainsi différents contextes pédoclimatiques. Le premier site est situé sur la station expérimentale de recherche du Cirad, les 3 autres sont situés chez des producteurs d'agrumes en activité.



Figure 1 Carte de l'île de La Réunion vue par le Sud, bassin de production agrumicole.

1. Les sites producteurs

1.1. Petite-Ile (230m)

Parcelle de Mandariniers Beauty (*Citrus reticulata*) de 1,3 hectare à 230 m d'altitude, 1500 à 2000 mm de pluviométrie et 23°C en moyenne sur l'année. Ce verger reçoit un traitement à l'Oviphyt® (Huile de vaseline 817 g.L⁻¹, 2 L.hl⁻¹) contre les Pucerons en novembre 2015, de

Microthiol® (soufre micronisé) en janvier 2016 et de Prev-am® (huile essentielle d'orange douce) en octobre 2016. Le producteur procède à une gestion mécanique des enherbements.

1.2. Grand Tampon, Tampon (870m)

Parcelle d'agrumes (4 espèces/variétés : Tangor (*Citrus sinensis* x *C. reticulata*), mandarinier Temple (*Citrus reticulata*), orangers Washington Navel (*Citrus sinensis*) et Tangélo Mineola (*Citrus reticulata* x *C. paradisi*) de 0,8 hectare. Altitude 870 m, 1500 à 2000mm de pluviométrie et 19°C en moyenne annuelle. Cette parcelle a reçu des traitements contre les fourmis (Digrain® : Cyperméthrine 40g.L⁻¹ ; PBO 50 g.L⁻¹) au pied des arbres et contre les mouches des fruits (Sineïs Appât® : Spinosad 0.24 g.L⁻¹ ; dans des bouteilles pièges suspendues aux arbres).

1.3. Piton-Bloc, Petite-Ile (980m)

Parcelle à 980 m d'altitude, 1,7 hectare de citronniers 'quatre-saisons' (*Citrus limon*), 2500 mm de pluviométrie et 18°C en moyenne sur l'année. Ce verger a reçu des traitements fongicides sous forme de CAIMAN WP® (Mancozèbe) : le 18/03/2015 et le 17/11/2015, de Microthiol® (soufre micronisé) : le 12/12/2014 et d'Heliocuire® ou d'Helioterpen® cuivre (hydroxyde de cuivre) : le 16/02/2015, le 22/12/2015, le 25/01/2015, le 06/04/2016, le 10/05/2016 et le 24/05/2016. La gestion de l'enherbement est mécanique et ponctuellement accompagnée de pulvérisation de glyphosate par taches.

Les températures moyennes mensuelles pour 2015, 2016 et 2017 sont présentées Fig. 2 et proviennent des stations météorologiques du CIRAD les plus proches. Les précipitations ont été relevées directement par des stations météorologiques directement sur les vergers suivis.

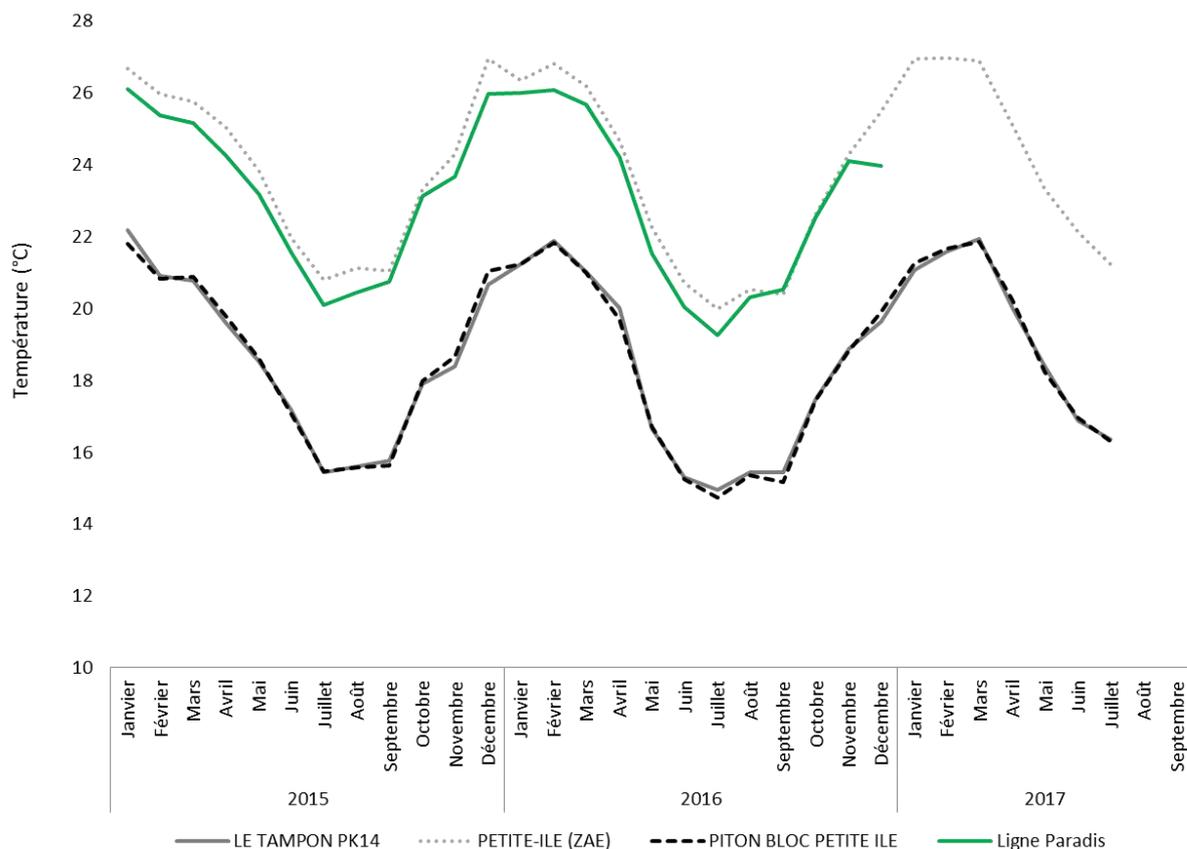


Figure 2 Moyennes mensuelles des températures minimales et maximales pour chaque site Producteur entre Janvier 2015 et Septembre 2017. La station du Tampon était située à 860m d'altitude ; la station Petite-Ile à 149m ; la station Piton-Bloc à 813m et la station de Ligne Paradis à 156m.

2. Le verger expérimental de Bassin-Plat

2.1. Station expérimentale de Bassin-Plat, St Pierre (150 m) :

La station de recherche du Cirad à Bassin-Plat, Saint-Pierre, Ile de la Réunion (21°19'25S; 55°29'18E) constitue le premier site. Ce site expérimental est un verger d'agrumes de 3000m² (*Citrus sinensis* x *C. reticulata* cv. Tangor greffé sur *Citrangue Carrizo*) situé à 150m d'altitude avec 149 arbres plantés en mars 2012, après 2 ans de jachère spontanée, dans un sol de Cambisol (IUSS, 2014) (66,4% d'argile, 25,6% de limon et 8% de sable). La saison des pluies s'étend de novembre à avril et la saison sèche de juin à octobre. Les précipitations annuelles moyennes locales pour la période 2014 à 2016 étaient de 1025mm. Le 06 mai 2015, il a reçu un traitement à l'Aliette® (fosétyl-Al ; 1.6g.L⁻¹) en prévision de dépérissements liés au Phytophthora et la semaine du 28 septembre 2015, un traitement à l'Oviphyt® (Huile de vaseline 817 g.L⁻¹, 2 L.hl⁻¹) contre les Pucerons. De mars 2012 à février 2014 (avant l'expérimentation), un engrais chimique (30-10-10, 100 g par arbre) ou un engrais

organique (Fulet®, 3-6- 12 + 4MgO, 1,5 kg par arbre) ont été appliqués deux fois par an à la base des arbres. Le verger a été irrigué tous les 3 jours avec un système d'arrosage goutte-à-goutte pendant la saison sèche. Les mauvaises herbes autour de la base de l'arbre et dans un rayon de 50 cm autour d'eux ont été contrôlées avec l'herbicide Glyphosate (360 g.L-1 et 4 L.ha-1). Le couvert végétal des inter-rangs hors parcelles élémentaires expérimentales est géré mécaniquement avec un broyeur à marteaux.

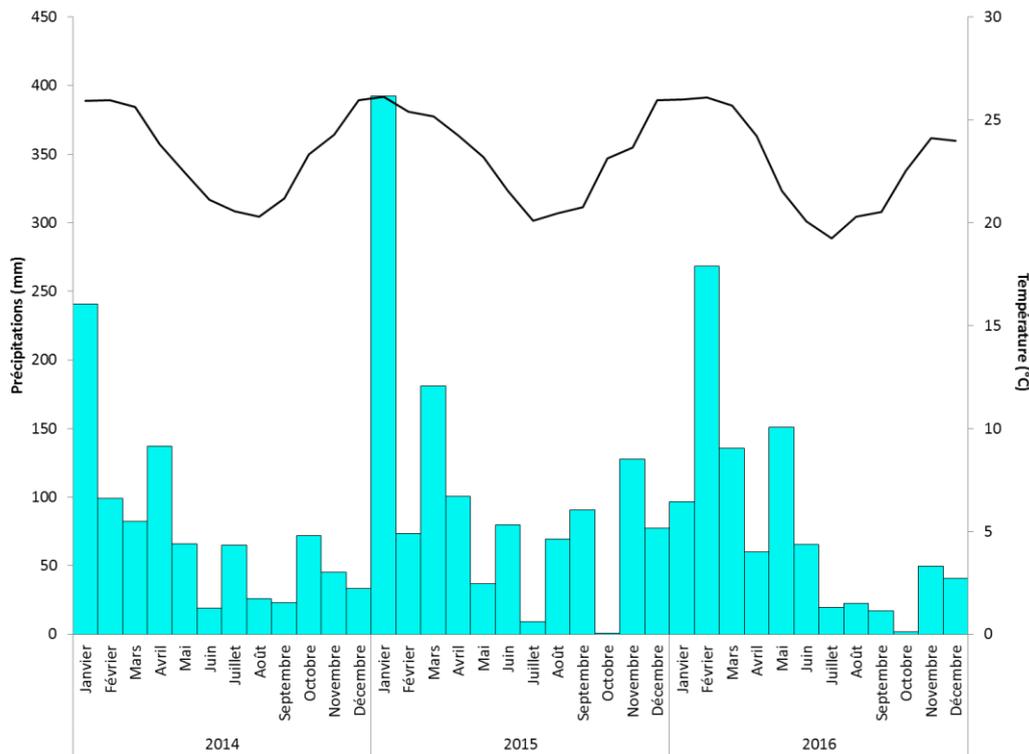


Figure 3 Températures et précipitations mensuelles moyennes de la station météorologique proche du verger expérimental pour les années 2014, 2015 et 2016.

2.2. Le dispositif expérimental

L'essai a commencé en mars 2014. Un dispositif en blocs de Fisher à un facteur avec randomisation partielle a été utilisé pour tester les effets de différentes méthodes de gestion de l'enherbement sur la composition des communautés végétales (Fig. 5a). On a comparé quatre modalités de gestion de l'enherbement (voir Fig. 4) : le travail du sol (CC pour Cover-crop® ou T pour tillage sur les figures en anglais de la première partie), la fauche (F ou M pour mowing), le broyeur à marteaux (BM ou HM pour Hammermill) et l'herbicide (H). Il y avait quatre parcelles élémentaires de 65 m² (13 m * 5 m) correspondant aux quatre modalités dans chacun des six blocs de répétition. Les parcelles élémentaires correspondant aux modalités F et H ont été placées sur les mêmes lignes afin

d'éviter la perturbation des couverts liée à une mécanisation lourde utilisée pour les modalités CC et BM.

La fauche (F) a été réalisée au moyen d'une débroussailleuse dont la tête a été équipée d'une barre de coupe (taille-haie), coupant le couvert végétal à 10 cm au-dessus du sol. La modalité BM a été réalisée par un broyeur à marteaux (SML 155 SEPPI®) broyant le couvert au niveau du sol. Pour la modalité H, du Glyphosate a été utilisé (360 g·L⁻¹ at 4 L·ha⁻¹) ce qui a permis d'éliminer la totalité des adventices. Une herse à disque (Cover-Crop de Grégoire and Besson®), modalité CC, a été utilisée pour détruire le couvert par retournement de la couche superficielle du sol, cette modalité pouvait laisser certaines espèces végétales vivantes. Les opérations de gestion de l'enherbement ont été déclenchées lorsque la hauteur du couvert était considérée comme étant gênante pour le producteur (entre 70 et 80cm de hauteur).



Figure 4 Illustration des méthodes de gestion de l'enherbement prises sur la station expérimentale. A) la fauche (F); b) le broyeur à marteaux (BM); c) l'herbicide (H) et d) le travail du sol (CC).

Les dates d'intervention étaient les mêmes pour les quatre modalités, elles étaient espacées d'une période de 93 + 27 jours (moyenne + SD) selon la saison.

2.3. Bordure de la parcelle expérimentale

Une bande de 'colle-colle' *D. intortum* (Fabaceae) (Fig. 5b.) sépare la parcelle d'une haie d'espèces endémiques (Fig. 5a.) constituée de : *Dombeya acutangula* Cav. (Sterculiaceae) connu sous le nom de 'Mahot Tantan' ; *Psiadia retusa* (Lam.) DC. (Asteraceae) appelé 'Salette' ; *Psiadia dentata* (Cass.) DC. (Asteraceae) appelé 'bois collant' ; *Indigofera ammoxylus* (DC.) Polhill (Fabaceae) appelé 'bois de sable' et de *Sida exstipularis* (Cav.) (Malvaceae) aussi appelé 'abutillon'. Ces espèces ont été choisies parmi une liste de plantes endémiques mellifères réunionnaises.

2.4. Zone habitat spontanée

Une zone naturelle d'enherbement spontané est ensuite jouxtée d'un espace non cultivé composé d'espèces arbustives ou d'arbres naturalisés ayant colonisé spontanément l'espace (Fig.6) comprenant : *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. (Fabaceae) ; *Schinus terebenthifolia* Raddi.

(Anacardiaceae) ; *Syzygium cuminii* (L.) Skeels. (Myrtaceae); *Hylocereus* sp. (A. Berger) Britton & Rose (Cactaceae); *Litsea glutinosa* (Lour.) C.B. Rob. (Lauraceae), *Moringa oleifera* Lam. (Moringaceae). La partie droite de la parcelle est protégée par un brise vent constitué d'*Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae).

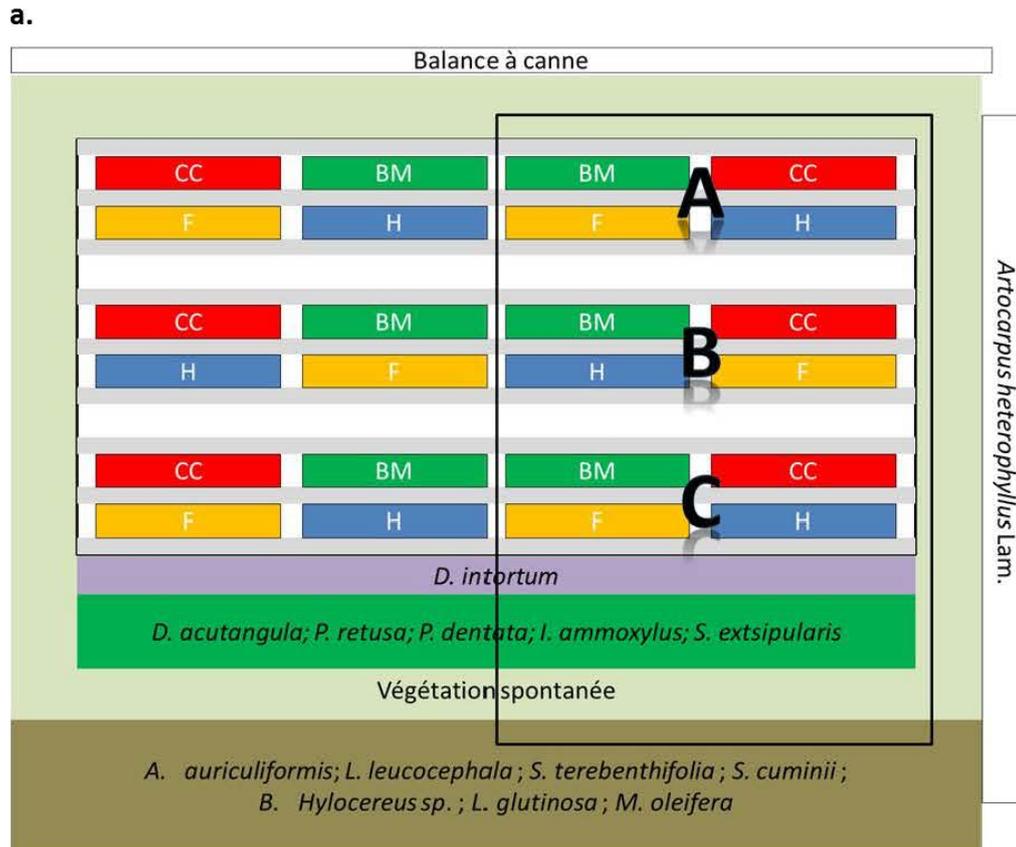


Figure 5a. Schéma du dispositif expérimental. Les rangs de plantations des arbres sont illustrés en gris clair. Ils sont séparés de zones d'enherbement spontané (en blanc) soumises à différentes modalités de gestion de l'enherbement : F (fauche) ; BM (broyeur) ; CC (herse à disque) ; H (herbicide). A, B et C en gros caractères indiquent le placement des blocs. Les différentes espèces végétales bordant cette parcelle sont indiquées par leur nom sur le schéma. b. Photographie de la parcelle expérimentale prise depuis la bande d'espèces endémiques en direction de la balance à canne.



Figure 6 Zone de bordure a. Espèces endémiques plantées en bordure de parcelle suivie d'une zone d'enherbement spontané puis de b. La zone arborée naturelle.

Chapitre I

Stratégies écologiques des plantes

Etude dynamique de la constitution et de la fonctionnalité
des couverts et impacts de modalités de gestion de
l'enherbement



Chapitre I : Stratégies écologiques des plantes

Etude dynamique de la constitution et de la fonctionnalité des couverts et impacts de modalités de gestion de l'enherbement.

1. Introduction

L'objectif dans lequel s'insère ce travail de thèse est de produire des connaissances en vue de l'élaboration d'un outil d'aide à la décision permettant d'évaluer l'efficacité vis-à-vis de la lutte biologique d'un couvert végétal spontané soumis à différentes méthodes de gestion de l'enherbement en verger d'agrumes. Puisque les liens pouvant exister entre les traits d'effet et les traits de réponse (Lavorel and Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008) sont encore débattus, il faut pour l'instant pour prédire la fonctionnalité d'un couvert, passer par la prédiction de la communauté végétale dont on évaluera ensuite la fonctionnalité vis-à-vis du service recherché. Dans cette première étape nous cherchons à comprendre les mécanismes et règles qui régissent la composition d'un couvert végétal en verger d'agrumes dans un contexte pédoclimatique donné et sous l'influence de différentes pratiques culturales.

Les «traits de réponse», définis par Lavorel and Garnier (2002) sont ceux dont les attributs changent avec les conditions environnementales tandis que les traits d'effet sont ceux qui reflètent les effets d'une plante sur les processus dominants de la communauté ou de l'écosystème (Díaz and Cabido, 2001). Des travaux sur les stratégies écologiques des plantes ont été menés notamment par Grime (1977) et Westoby (1998). Ces stratégies reposent sur des traits foliaires ou relatifs aux graines. Adopter un système commun d'identification de ces stratégies permettrait entre autres de favoriser les méta-analyses d'expérimentation au champ et de développer une écologie prédictive (Westoby, 1998; Garnier and Navas, 2013).

La stratégie écologique de la plante CSR décrite par Grime (1977) est basé sur l'adaptation des plantes à différents niveaux de compétition, de stress et de perturbation. Cette classification C (pour espèces Compétitives), S (pour espèces résistantes au Stress), et R (pour espèces Rudérales résistantes à la perturbation) se base sur la surface foliaire, le SLA (Specific Leaf Area) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC pour Leaf Dry Matter Content). Le SLA est la surface d'interception de la lumière par la masse photosynthétisée pour ce rôle. Cette variable peut être considérée comme le retour sur investissement attendu allant avec les stratégies dites d'acquisition ou de conservation

qui peuvent être opposées dans la théorie du spectre économique foliaire (Wright *et al.*, 2004). Le SLA a été montré comme positivement corrélé à la résilience à la perturbation (Bernhardt-Römermann, 2011). Ce concept a été largement utilisé par la suite, sur l'impact des perturbations ou de l'environnement sur les communautés végétales (Garnier *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2010; Poorter *et al.*, 2010) ou encore pour comparer des plantes de services entre-elles (Tribouillois *et al.*, 2015). Le LDMC est complémentaire au SLA pour évaluer le fonctionnement d'une plante et ses stratégies d'acquisition et de conservation (Wilson *et al.*, 1999). La surface foliaire reflète la taille de l'organe de croissance photosynthétique. Trois groupes extrêmes résultent de ces études: (i) de grandes plantes avec des feuilles larges, un spectre économique des feuilles intermédiaire et des périodes intermédiaires de début et de durée de floraison (C); (ii) des petites plantes avec des petites feuilles, un syndrome économique foliaire conservateur (faible SLA et concentration en azote des feuilles) et une phase de reproduction courte (S); et (iii) de petites plantes avec des petites feuilles, avec un syndrome économique foliaire d'acquisition marqué et une période de reproduction précoce et longue (R) (Pierce *et al.*, 2013). De nombreux cas intermédiaires existent.

Un autre schéma de stratégie écologique de la plante LHS (Leaf-Height-Seed) a été proposé par Westoby (1998). Celui-ci permet, avec 3 variables simples, de situer les plantes les unes par rapport aux autres tout en s'adaptant à l'intervalle de temps entre deux perturbations du couvert végétal, paramètre indispensable à prendre en compte pour l'étude de la dynamique des enherbements de nos agrosystèmes. Ce schéma de stratégie écologique en trois dimensions considère les traits liés aux ressources (L), à la capacité de compétition (H) et à la régénération (S). Le SLA est très réactif à la présence de nutriments et de lumière, il est le plus pertinent pour la première dimension (Gaba *et al.*, 2014). La deuxième dimension de ce schéma est basée sur la capacité de compétition, représentée par la hauteur végétative de la plante de par sa corrélation avec l'interception de la lumière et de l'eau. L'intérêt de la hauteur de la plante se révèle lors de la présence de plantes concurrentes et s'ajuste également selon un compromis coût/bénéfice pour la plante (Westoby *et al.*, 2002). Les hauteurs maximales atteintes par les espèces végétales dans cette théorie sont celles atteintes dans le temps de croissance imparti (Westoby, 1998), entre deux opérations sur le couvert par exemple. Ce trait est également associé à la fécondité, la dispersion des graines et le temps de régénération (Gaba *et al.*, 2014). La 3^e dimension de la stratégie LHS concerne la régénération et est évaluée par la masse de la graine (Gaba *et al.*, 2014). La masse des graines reflète la chance de succès de la dispersion et de survie des plantules sur des surfaces récemment perturbées. Les espèces présentant une masse de graine élevée semblent survivre mieux à la sécheresse ou à un fort ombrage sous le point de compensation photosynthétique, elles comprennent plus de réserves pour supporter la respiration en cas de déficit en carbone (Westoby, 1998).

Les stratégies LHS et CSR semblent capturer les mêmes variations. Des corrélations positives sont retrouvées entre la composante compétition et la hauteur de la canopée, et entre la rudéralité et le SLA; la tolérance au stress et le SLA sont eux négativement corrélés (Moog *et al.*, 2005). La masse des graines et les autres traits liés à la production des graines sont corrélés pour certains auteurs à la taille de la plante et à l'axe compétition de la classification CSR (Pierce *et al.*, 2014) mais ceci n'est pas vérifié par tous (Moog *et al.*, 2005). Dans le schéma LHS, le SLA reflète les variations dans la réponse aux opportunités de croissance rapide comme l'axe C-S du CSR. Le schéma LHS contrairement au CSR ne fait pas l'hypothèse qu'il n'y a pas de stratégie viable lors de stress et perturbations élevées; il sépare deux aspects distincts de la réponse à la perturbation : la hauteur à maturité exprime le taux de croissance entre deux perturbations et la masse des graines exprime la capacité de colonisation à distance (Westoby, 1998).

Comme nous l'avons vu dans la partie introductive, certains traits, dont les formes de vie, ont été montrés comme particulièrement sensibles aux perturbations (Raunkiaer, 1934; McIntyre *et al.*, 1999; de Bello *et al.*, 2005; De Cauwer *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Capitanio and Carcaillet, 2008; Castro *et al.*, 2010; Bernhardt-Römermann, 2011; Gaba *et al.*, 2014). Plusieurs auteurs ont pu déjà mettre en évidence l'impact de différentes pratiques comme le labour, le paillage, la fauche ou encore la pulvérisation d'herbicides en verger sur la composition en traits des communautés végétales (Mas *et al.*, 2007; Miñarro, 2012; Simoes *et al.*, 2014).

Afin de prédire la composition du couvert végétal ainsi que sa fonctionnalité pour soutenir la lutte biologique, nous avons dans un premier temps i) étudié individuellement les dynamiques de croissance et de la floraison d'un ensemble d'espèces végétales communes localement sur quatre sites suivant un gradient altitudinal ainsi que ii) leur structuration en communauté en lien avec les traits fonctionnels de réponse pertinents et les stratégies écologiques des espèces végétales.

Nous avons dans un second temps mesuré et analysé les modifications d'une même communauté végétale soumise à quatre modes de gestion de l'enherbement (labour, fauche, broyage et herbicide) sur deux ans pour déterminer iii) comment les modes de gestion de l'enherbement modifient les communautés végétales spontanées dans le temps et iv) quels traits de réponse peuvent être utilisés pour prédire ces modifications à l'échelle de l'agrosystème.

2. Matériels et méthodes

2.1. Sites d'études

Les quatre sites d'étude (voir partie « Présentation des sites d'études et du dispositif expérimental ») ont été mobilisés pour l'étude sur la croissance, la phénologie et les compétitions interspécifiques. Le dispositif expérimental en place sur la station de Bassin-Plat a été le support de l'étude de l'impact des modalités de gestion de l'enherbement sur la composition et la fonctionnalité des couverts végétaux.

2.2. Suivis du comportement individuel et en communauté des espèces végétales

Des suivis phénologiques, de dynamique de croissance et de recouvrement ont été effectués sur les quatre sites d'étude à deux périodes de l'année (durant l'été et l'hiver austral) pour une durée correspondant à une période entre deux interventions d'entretien des enherbements chez les producteurs. Les périodes d'observation se sont étalées du 29 septembre 2015 au 13 janvier 2016, soit 106 jours durant l'été austral 2015 et du 15 avril au 22 août 2016 soit 129 jours durant l'hiver austral 2016. Les périodes ont été appelées 'été' et 'hiver' même si elles ne correspondaient pas exactement au mois les plus chauds et pluvieux pour l'été et les plus froids et secs pour l'hiver (voir Annexe1) ; ces périodes d'observations ont été déterminées et déclenchées par rapport aux calendriers de pratique des producteurs.

Des stations météo disposées sur chaque site ont enregistré les températures et la pluviométrie quotidiennes.

Une bande de 1.5 mètre sur 16 mètres a servi de support aux différentes mesures. Elle a été délimitée dans chaque verger (Fig. 1), disposée directement dans les inter-rangs. Les couverts y ont été détruits soit à l'aide d'une motobineuse (à Bassin-Plat), soit à l'aide d'une débroussailleuse (chez les trois producteurs) au ras du sol. Cette opération correspond au jour de l'intervention sur le couvert végétal, les données seront ensuite exprimées en nombre de jours après intervention (JAI).



Figure 1 Zone de suivi de la croissance et de la phénologie des espèces végétales spontanées communes sur le site à 230m juste après intervention sur le couvert. La photo en haut à droite montre un échantillon des espèces végétales suivies dans le temps, individuellement repérées par une étiquette rouge pendant la repousse du couvert.

Le verger de la station de Bassin-Plat étant à proximité de la station de recherche, un nombre important d'espèces a pu y être étudié. En pratique, les suivis d'une nouvelle espèce commençaient dès germination d'au moins 10 individus. Chez les producteurs, il a fallu faire un choix sur les espèces végétales à observer pour que les temps d'observation tiennent dans une même journée. Pour sélectionner les espèces nous sommes basés sur l'hypothèse du « mass ratio » (Grime, 1998). Selon cette hypothèse, l'impact d'une plante sur son écosystème est proportionnel à sa proportion dans la communauté végétale en biomasse aérienne. Nous avons donc sélectionné les espèces végétales présentant les biomasses sèches (obtenues antérieurement, résultats non présentés) les plus importantes en proportion dans le couvert.

2.2.1. Croissance et phénologie

Quatre traits ont été mesurés selon des protocoles standardisés (Cornelissen *et al.*, 2003; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013) : la floraison, la dispersion, la hauteur végétative et le diamètre végétatif. Les différentes mesures ont été réalisées individuellement pour chaque plante, sur une population de 10 à 14 individus par espèce et site d'étude. Le trait floraison prend les valeurs 0 lorsque la plante suivie ne porte aucune fleur ouverte et 1 lorsqu'elle porte au moins une fleur ouverte. De la même façon, le trait dispersion prend les valeurs 0 lorsque la plante ne porte aucune

graine mature (se détachant facilement au toucher) et 1 lorsque la plante porte au moins une graine mature. Les mesures ont eu lieu 2 à 4 fois par mois sur au moins 10 individus de chaque espèce végétale.

2.2.2. Stratégie écologique

Les traits utilisés pour la définition des stratégies écologiques CSR et LHS ont été mesurés selon un protocole standard ou sont issus de la littérature. Ainsi, la surface foliaire, le SLA et le LDMC ont été mesurés par des méthodes standard (Garnier *et al.*, 2001b; Cornelissen *et al.*, 2003), les masses de graines sont issues d'une base de donnée (Kew, 2014), ce trait présente une variabilité interspécifique plus importante que la variabilité intra-spécifique, les espèces conservent leurs hiérarchies au travers des différents jeux de données et échelles spatiales. Ils peuvent donc être utilisés même si ils n'ont pas été mesurés pour la parcelle étudiée (Kazakou *et al.*, 2014).

2.2.3. Abondance des espèces

Puisqu'une espèce végétale va influencer le fonctionnement de l'écosystème à la hauteur de son abondance dans la communauté (cf. hypothèse du « mass ratio » (Grime, 1998)), l'abondance des espèces végétales au cours du temps a été déterminée. Ceci a été réalisé par des estimations visuelles répétées du pourcentage de recouvrement du sol qu'elles occupent. Cette mesure d'abondance a été choisie, à la place de la mesure des biomasses des espèces végétales, car elle est non destructive et permet un suivi dans le temps. Elle a été réalisée à l'aide d'une grille visuelle étalon, support d'estimation du pourcentage de recouvrement. Ces pourcentages de recouvrement ont été estimés dans trois quadrats de 1 m² matérialisés par de la rubalise (Fig. 2) à côté des bandes de suivi individuels sur chaque site d'étude. Les mesures ont eu lieu en même temps que les relevés phénologiques, soit 2 à 4 fois par mois.



Figure 2 Quadrat pour suivi du recouvrement des espèces végétales au sein des communautés végétales spontanées sur la station expérimentale de Bassin-Plat.

2.3. Estimation de la fonctionnalité du couvert végétal dans le temps

La fonctionnalité d'un couvert par ses traits d'effet s'estime au niveau de la communauté végétale. L'abondance de chaque trait d'effet est donc déterminée par l'abondance des espèces végétales portant ce trait. La matrice de part de floraison des espèces végétales au cours du temps a été croisée à celle du taux de recouvrement de ces mêmes espèces pour donner une représentation de la proportion du couvert en fleur. Pour les autres traits comme par exemple la présence de nectar extrafloral, l'expression du trait a été considérée comme continue, tout au long du cycle de la plante et pour tous les individus. Il a été arbitrairement décidé (pour exemple) que pour le nectar extrafloral la ressource ne s'exprimait qu'après 30 JAI. Ce paramètre pour être plus précis devrait bien sûr faire l'objet d'un suivi par espèce végétale sur le terrain. L'évaluation de la mesure de ces traits d'effet sera effectuée de la même façon que celle des traits qualitatifs décrite dans la partie 2.4.3 suivante.

2.4. Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les communautés végétales

Cette étude a été menée sur le couvert végétal du verger expérimental de Bassin-Plat (150 m).

2.4.1. Echantillonnage des couverts végétaux

Trente-sept espèces végétales spontanées ont été identifiées dans les inter-rangs du site expérimental par une étude floristique exhaustive suivant une technique décrite par Le Bourgeois (1993) et menée au début de l'expérience (13 mars 2014), juste avant le début de l'expérimentation. La communauté végétale spontanée s'est révélée homogène, les biomasses aériennes totales des couverts et les biomasses par espèce végétale n'étaient pas significativement différentes entre les parcelles élémentaires (données non montrées).

De mars 2014 à mars 2016, les parcelles ont été échantillonnées neuf fois, juste avant les interventions de gestion de l'enherbement qui ont eu lieu le 13 mars 2014, le 20 mai 2014, le 17 octobre 2014, le 3 février 2015, le 13 avril 2015, le 20 Juillet 2015, le 25 octobre 2015, le 12 janvier 2016 et le 27 mars 2016. À ces dates, deux quadrats (de 40 cm²) ont été jetés au hasard dans chaque parcelle élémentaire. Les plantes dans chaque quadrat ont été coupées au ras du sol, triées selon les espèces, séchées à 80 ° C pendant 48 h puis pesées pour déterminer leur biomasse sèche aérienne.

2.4.2. Sélection des traits de réponse

En se basant sur l'étude bibliographique, nous avons donc sélectionné six traits, considérés pertinents pour déterminer les réponses des plantes aux perturbations : le SLA, le LDMC, la forme de vie (Raunkiaer, 1934), la masse des graines, le type de reproduction et l'histoire de la vie. Nous avons constitué une base de données décrivant les espèces en fonction des traits de réponse des adventices observées dans cette étude. Le SLA, LDMC et la masse des graines ont été acquis comme décrit dans la partie 1.2.2. Pour chaque espèce végétale, les données de la littérature ont été utilisées pour déterminer les traits non mesurés (Le Bourgeois, 1999; Singh *et al.*, 2010; Assédé *et al.*, 2012; Singh *et al.*, 2014; Jürgens *et al.*, 2017) : la famille (Amaranthaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Poaceae, Sapindaceae); le type de reproduction, c'est-à-dire par graines, ou par croissance végétative et graines; l'histoire de vie (annuelle ou pérenne) et les formes de vie définies par Raunkiaer (1934) (chamaephyte, hémicryptophyte, géophyte, thérophyte ou phanérophyte).

2.4.3. Comparaison taxonomique et des traits fonctionnels entre les communautés

Pour comparer la composition des communautés végétales des modalités de gestion de l'enherbement, nous avons calculé les indices quantitatifs et qualitatifs de Sørensen (Magurran, 1988; Zanin *et al.*, 1997; De Cauwer *et al.*, 2005):

$$\text{Qualitative index} = \left[\frac{2C}{A + B} \right] * 100$$

où A est le nombre d'espèces du premier des deux traitements comparés, B est le nombre d'espèces de l'autre traitement, et C est le nombre de leurs espèces communes.

$$\text{Quantitative index} = \left[\frac{2Nt}{Na + Nb} \right] * 100$$

où Na est la somme de la proportion des espèces présentes dans le premier traitement, Nb est identique pour le deuxième traitement, et Nt est la somme de la plus faible proportion (a ou b) pour chaque espèce.

Les valeurs de traits au niveau de la communauté ont été calculées selon l'hypothèse « mass ratio » (Grime, 1998) qui indique que dans une communauté les processus de l'écosystème sont principalement influencés par les espèces dominantes. Un trait peut être continu ou catégorique et sa valeur, ou modalité, à un moment en un lieu est appelé «attribut» (Lavorel *et al.*, 1997). Une valeur moyenne pondérée a été calculée pour les traits quantitatifs (comme par exemple le SLA) (Garnier *et al.*, 2004) et l'abondance relative des attributs de trait a été déterminée pour les traits qualitatifs (par exemple, la forme de vie) (de Bello *et al.*, 2010).

L'abondance d'un trait à chaque session d'échantillonnage et pour chaque parcelle élémentaire a été calculée comme étant la somme des masses sèches des espèces qui ont exprimé ce trait, c'est-à-dire ici et dans le reste de cette partie, l'abondance des traits est basée sur la masse sèche des plantes plutôt que sur le nombre de plantes portant ce trait. Ils ont été exprimés en g de matière sèche par m².

Les valeurs moyennes pondérées de la communauté (CWM) des traits quantitatifs (SLA, LDMC et masse des graines) pour chaque parcelle élémentaire et à chaque date d'échantillonnage ont été calculées comme suit:

$$\text{trait CWM} = \sum_{i=1}^n p_i * \text{trait}_i$$

où p_i est la contribution relative des espèces i à la biomasse totale de la communauté, n est le nombre d'espèces qui ensemble représentaient au moins 80% de la biomasse totale (Pakeman and Quested, 2007) pour chaque traitement et date d'échantillonnage pour les 2 années d'expérience, et trait_i est la valeur du trait des espèces i (Garnier *et al.*, 2004). Les CWM pour le SLA, le LDMC et la masse des graines ont été exprimés en $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$, $\text{g}.\text{kg}^{-1}$ et en g respectivement; les autres attributs de traits ont été exprimés en termes d'abondance relative.

2.5. Traitement des données et analyses statistiques

Le traitement des données et les représentations graphiques ont été réalisés avec Excel pour les parties 3.1 à 3.3.

Pour la partie 3.4, les biomasses moyennes absolues et relatives et les erreurs types ont été calculées avec le logiciel R (Team, 2015) qui a également été utilisé pour réaliser les tests statistiques et l'analyse en composantes principales (ACP).

Pour l'ACP, seuls les attributs majoritaires des traits des espèces végétales ont été inclus dans les analyses et les traitements de gestion de l'enherbement ont été définis comme des variables supplémentaires. En raison de l'hétéroscédasticité des variances, nous avons utilisé le test non paramétrique de Kruskal-Wallis avec la méthode de Bonferroni pour ajuster les valeurs de P et pour comparer les relations entre les traitements de gestion de l'enherbement et les valeurs de traits de réponse moyennes.

3. Résultats

3.1. Croissance et phénologie

Les espèces suivies au cours de l'hiver ou de l'été sur les quatre sites d'étude sont répertoriées dans le tableau 1. Cinquante-cinq espèces ont été observées, individuellement et/ou dans les communautés au sein des quadrats, dont 25 à 150 m, 22 à 230m, 17 à 870m et 17 à 980m. La plupart des espèces ne sont présentes que sur un seul site mais certaines comme *Cyperus rotundus* L., *Oxalis corniculata* L., *Bidens pilosa* L., *Plantago lanceolata* L. ou encore *Raphanus raphanistrum* L. sont présentes dans deux à quatre des localisations permettant des comparaisons en fonction du site d'étude. Nous observons que lorsque des espèces sont présentes sur plusieurs sites, elles sont le plus souvent situées à des gradients d'altitudes successives.

Tableau 1 Liste des espèces suivies et leur répartition sur les 4 sites d'étude (150, 230, 870 et 980 m d'altitude).

Espèce	150m	230m	870m	980m
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	x			
<i>Ageratum conyzoides</i> L.		x		X
<i>Amaranthus viridis</i> L.	x	x		
<i>Argemone mexicana</i> L.	x			
<i>Bidens pilosa</i> L.	x	x	x	
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	x			
<i>Bromus catharticus</i> Vahl			x	
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	x			
<i>Cardamine hirsuta</i> L.				x
<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.	x			
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban		x	x	
<i>Commelina bengalensis</i> L.	x	x	x	
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Sm.		x		
<i>Cuscuta Campestris</i> Yunck.		x		
<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Britton &		x		
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.		x	x	
<i>Cyperus rotundus</i> L.	x	x	x	x
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd	x			
<i>Desmodium incanum</i> DC.		x		
<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	x			
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex R. & S.			x	
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke				x
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.				
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	x			
<i>Euphorbia hirta</i> L.		x		
<i>Fumaria muralis</i> Sond. ex Koch		x	x	
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav. 1796		x	x	
<i>Ipomoea eriocarpa</i> R. Br.	x			
<i>Ipomoea indica</i> (Burm.) Merr.				x
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	x			
<i>Lapsana communis</i> L.				x
<i>Lens culinaris</i> Medik.		x		
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	x	x	x	
<i>Melochia pyramidata</i> L. (1753)	x			
<i>Nicandra physaloides</i> (L.) Gaertn.	x			
<i>Oxalis corniculata</i> L.	x	x	x	x
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth			x	x
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.			x	
<i>Persicaria senegalensis</i> (Meisn.) Sojak				x
<i>Plantago lanceolata</i> L.		x	x	x
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.			x	x
<i>Rumex crispus</i> L.				x
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	x			
<i>Sida rhombifolia</i> L.		x		
<i>Solanum nigrum</i> L.	x	x		
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	x		x	x

<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf, 1917	x	x
<i>Spergula arvensis</i> L.		x
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	x	x
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.		x
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.		x
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	x	
<i>Trifolium repens</i> L.		x
<i>Trichodesma zeylanicum</i> (Burm.f.) R.Br.	x	
<i>Veronica persica</i> Poir.		x

3.1.1. Croissance

Les suivis d'évolution des hauteurs végétatives nous ont permis d'observer des différences de profils et de taux de croissance existant i) entre espèces végétales sur un même site et dans les mêmes conditions climatiques ii) pour une même espèce sur un même site mais sous différentes conditions climatiques et iii) pour une même espèce au même moment mais dans différents contextes pédoclimatiques. Sur la figure 3 sont représentées les espèces suivies sur le site de Bassin-Plat au cours des 2 saisons (Fig. 3 a. et b.). Nous constatons que pour une même saison, les espèces peuvent présenter des croissances en hauteur très différentes, ainsi sur la période « été » à Bassin-Plat, seules *C. halicacabum* et *B. pilosa* présentent une croissance sinusoïdale s'achevant par un plateau. Elles sont dominées par *S. arundinaceum* qui est l'espèce la plus haute tout en gardant une croissance linéaire durant la période de suivi. Lors de la période « hiver » par contre, la majorité des espèces atteignent un plateau de croissance en hauteur, seule *D. virgatus* avec sa croissance linéaire durant la période de suivi dépasse à partir de 80 JAI toutes les autres espèces suivies.

Les croissances semblent plus tardives sur la période « été » comparée à la période « hiver » pour une majorité des espèces. Ceci peut être dû à la pluviométrie moins régulière en début de cycle pour la période « été » (Fig. 3 c et d).

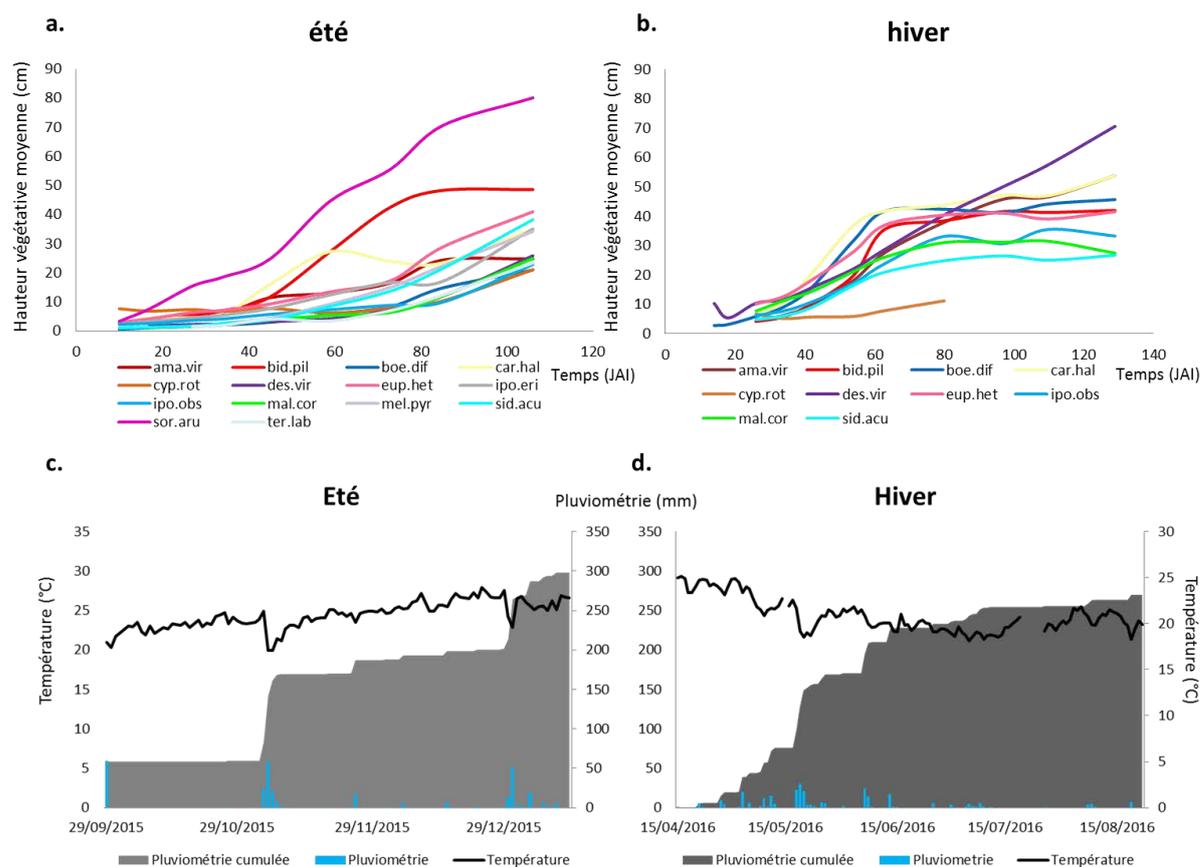


Figure 3 Courbes de croissance végétative au cours du temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) des espèces végétales suivies sur le site de Bassin-Plat en été (a) et hiver (b). Les suivis de température (°C) et de pluviométrie (mm) pour ces 2 périodes sont reportées en (c) pour l'été et (d) pour l'hiver. Ama.vir. : *Amaranthus viridis* ; bid.pil. : *Bidens pilosa* ; boe.dif. : *Boerhavia diffusa* ; car.hal. : *Cardiospermum halicacabum* ; cyp.rot. : *Cyperus rotundus* ; des. Vir : *Desmanthus virgatus* ; eup. het : *Euphorbia heterophylla* ; ipo.eri : *Ipomoea eriocarpa* ; ipo.obs : *Ipomoea obscura* ; mal.cor. : *Malvastrum coromandelianum* ; mel.pyr. : *Melochia pyramidata* ; sid.acu : *Sida acuta* ; sor.aru. : *Sorghum arundinaceum* ; ter.lab. : *Termanus labialis*.

Un zoom sur quelques-unes de ces espèces nous permet de mieux observer ces différences (Fig. 4). Ainsi, pour le même contexte pédoclimatique, *B. pilosa* a atteint son palier de croissance plus rapidement que *Sorghum arundinaceum* ou *Desmanthus virgatus*. *Euphorbia heterophylla* présente également une croissance relativement rapide qui stagne au 60^{ième} jour. Dans le temps de croissance imparti, les hauteurs végétatives de *S. arundinaceum* et de *D. virgatus* sont de type linéaire et dépassent toutes les autres espèces suivies.

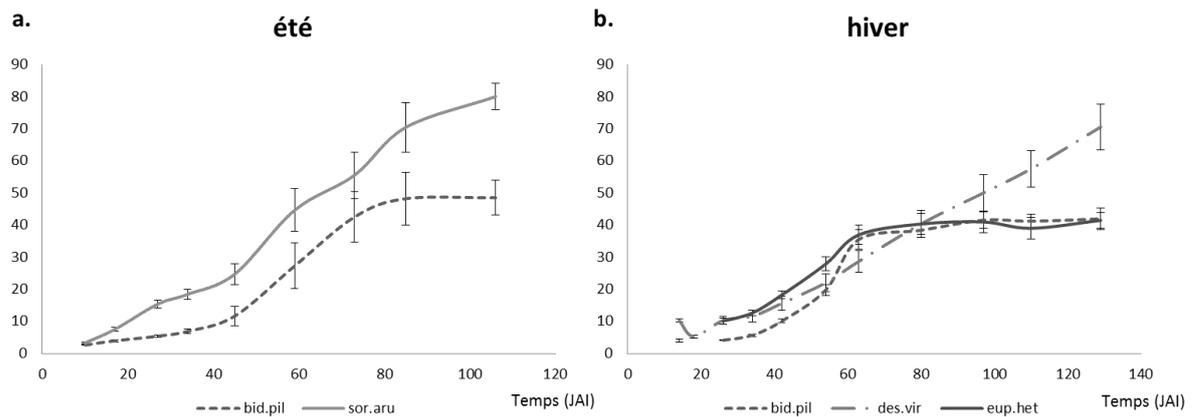


Figure 4. Exemple de comparaison de hauteurs végétatives (cm) simultanées au cours du temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) de a) *Bidens pilosa* (bid.pil) vs *Sorghum arundinaceum* (sor.aru) pendant la période 'été' à Bassin-Plat et b) de *B. pilosa* (bid.pil), *Desmanthus virgatus* (des.vir) et *Euphorbia heterophylla* (eup.het) sur le site de Bassin-Plat pendant la période 'hiver'.

De la même façon, la figure 5 représente l'évolution de la hauteur végétative au cours du temps des espèces végétales suivies sur les trois autres sites (sites Producteur à 230 m, 870 m et 980 m). Ceci nous permet de comparer les vitesses de croissance des espèces entre elles sur un même site et dans les mêmes conditions climatiques. Par exemple, nous constatons sur le site à 230m que *B. pilosa* a une croissance sinusoïdale avec une vitesse de croissance maximale entre 40 et 70 JAI alors que *C. benghalensis* présente sur la même période une croissance linéaire. A 870m les différentes espèces végétales suivies semblent entamer une croissance végétative plus tardive que sur les autres sites, ceci pouvant être dû aux conditions climatiques. La figure 6 regroupe la croissance de *P. lanceolata* lors de la période hiver simultanément sur les 3 sites producteurs. La pluviométrie cumulée de chaque site a été ajoutée et nous constatons qu'au-delà du gradient altitudinal, le taux de croissance de cette espèce végétale en rosette semble lié à la pluviométrie.

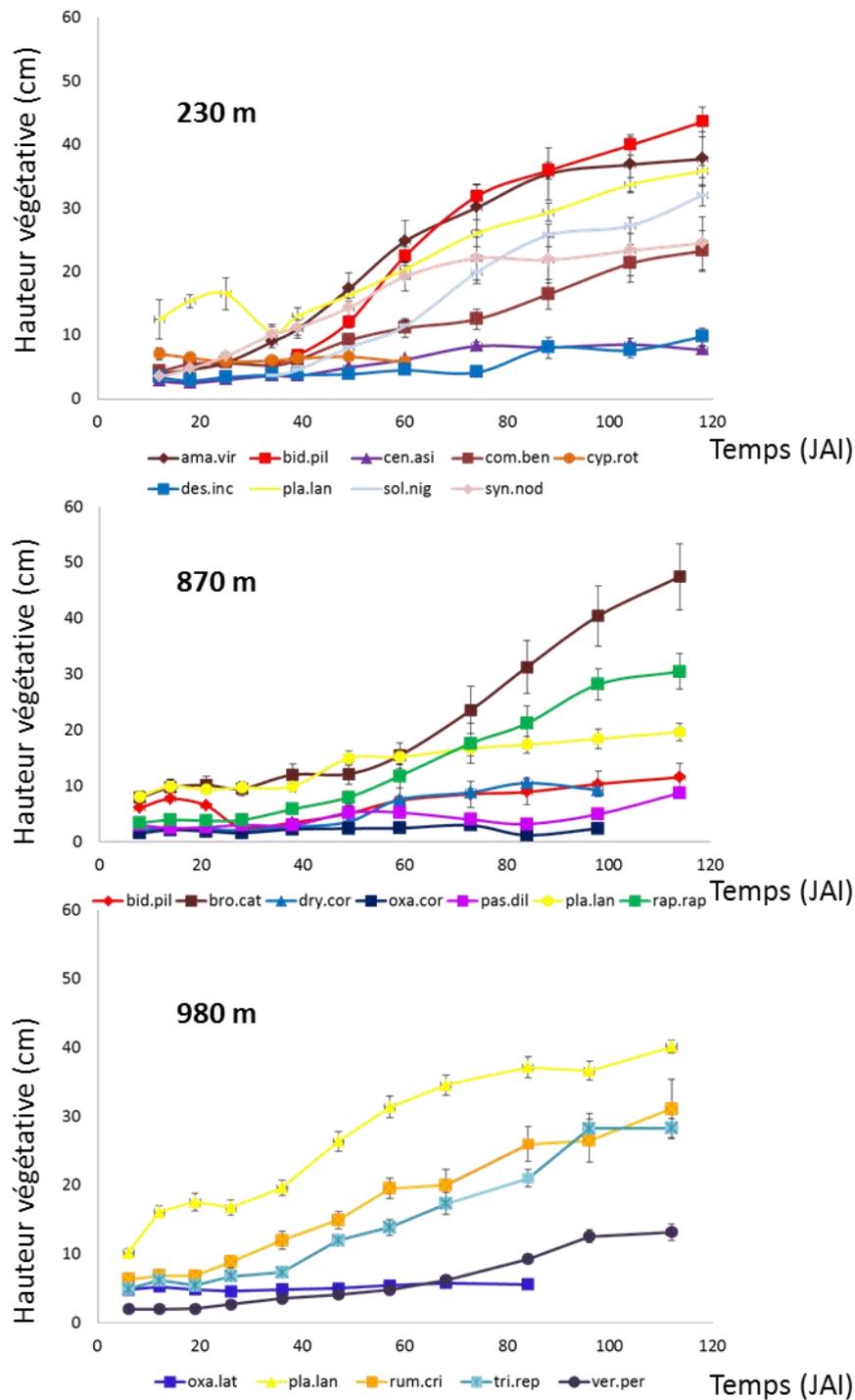


Figure 5. Courbes de croissance végétative au cours du temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) des espèces végétales suivies sur les sites à 230 m, 870 m et 980 m d'altitude lors de la période « hiver ». Ama.vir : *Amaranthus viridis* ; bid.pil : *Bidens pilosa* ; bro.cat : *Bromus catharticus* ; cen. Asi : *Centella asiatica* ; com.ben : *Commelina benghalensis* ; cyp.rot : *Cyperus rotundus* ; des.inc : *Desmodium incanum* ; dry.cor : *Drymaria cordata* ; oxa.cor : *Oxalis corniculata* ; oxa.lat : *Oxalis latifolia* ; pas.dil : *Paspalum dilatatum* ; pla.lan : *Plantago lanceolata* ; rap.rap : *Raphanus raphanistrum* ; rum.cri : *Rumex crispus* ; sol.nig : *Solanum nigrum* ; syn.nod : *Synedrella nodiflora* ; tri.rep : *Trifolium repens* ; ver.per : *Veronica persica*.

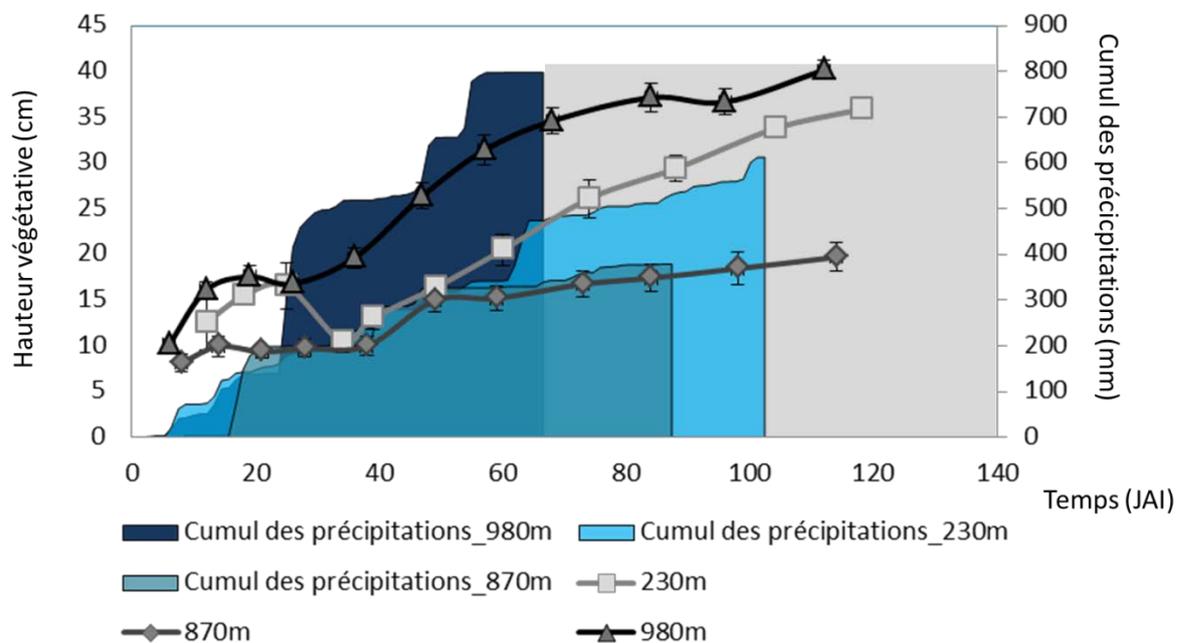


Figure 6. Courbes représentant la hauteur végétative au cours du temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) de *Plantago lanceolata* avec les cumuls de précipitations associés sur trois sites simultanément (gris clair/bleu ciel à 230m, gris moyen/bleu à 870m et noir/bleu foncé à 980m d'altitude). Les résultats de cumul des précipitations ne sont pas disponibles pour l'intégralité de la période (zone grisée).

3.1.2. Phénologie

La figure 7 présente les périodes de temps moyennes nécessaires à la floraison des différentes espèces étudiées sur le site de Bassin-Plat à 150 m (pour les deux sessions 'hiver' et 'été'). Nous constatons l'hétérogénéité des temps nécessaires avec, par exemple pour la période « été », une floraison rapide pour *Malvastrum coromandelianum* et *B. pilosa* comparée aux floraisons plus tardives de *T. labialis* ou de *M. pyramidata*, voire non atteinte dans le temps imparti pour 5 des espèces suivies dont *Cyperus rotundus* et *D. virgatus*. Pour la période « hiver », les temps nécessaires à la floraison semblent sensiblement plus courts. Ceci est cohérent avec les résultats observés pour les courbes de croissance de ces deux périodes illustrés sur la figure 3. La barre en pointillée simule

une intervention sur le couvert végétal (à 60 JAI), elle permet de visualiser l'impact de la temporalité de l'intervention sur la disponibilité de la ressource florale des différentes espèces et sur la multiplication des espèces à reproduction sexuée.

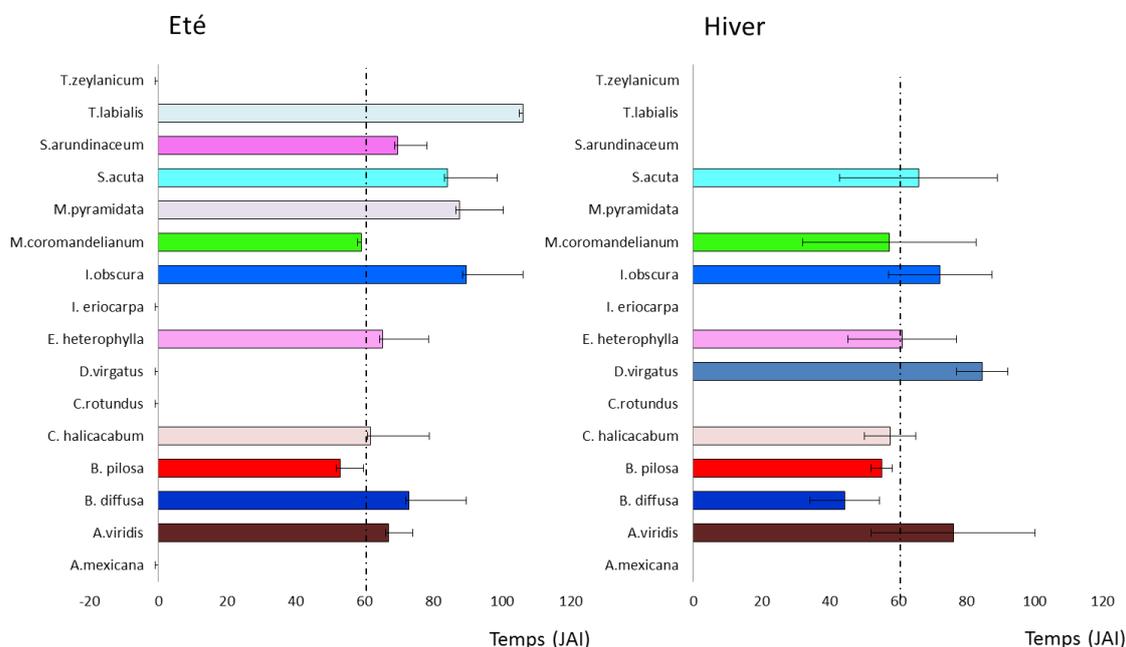


Figure 7. Illustration des périodes minimum nécessaires à la floraison des différentes espèces étudiées sur le site expérimental de Bassin-Plat (150m) en moyenne pour 'été' (à gauche) et 'hiver' (à droite). Les espèces végétales dont les barres ne sont pas représentées n'ont pas fleuri dans le temps de l'expérimentation (en nombre de jours après intervention (JAI)). La barre en pointillés simule une intervention sur le couvert. Les espèces présentées sont : *Argemone mexicana* ; *Amaranthus viridis* ; *Bidens pilosa* ; *Boerhavia diffusa* ; *Cardiospermum halicacabum* ; *Cyperus rotundus* ; *Desmanthus virgatus* ; *Euphorbia heterophylla* ; *Ipomoea eriocarpa* ; *Ipomoea obscura* ; *Malvastrum coromandelianum* ; *Melochia pyramidata* ; *Sida acuta* ; *Sorghum arundinaceum* ; *Termanus labialis* ; *Trichodesma zeylanicum*.

Le tableau 2 renseigne les temps minimum nécessaires à la floraison et à la dispersion des espèces suivies sur les 4 sites pour la période 'été' et 'hiver'. Ce tableau indique qu'il peut y avoir des variabilités pour une espèce sur un même site en fonction de la période et/ou des conditions climatiques. Ainsi *B. pilosa* à 150 m mettra 45 jours à fleurir en 'été' contre 54 en 'hiver' et respectivement 59 jours contre 97 à se disperser. Ces données nous indiquent également que pour une même période, la croissance d'une même espèce sera différente en fonction du site et/ou des conditions pédoclimatiques. Ainsi, par exemple, *Plantago lanceolata*, en hiver, mettra respectivement 25, 31 et 26 jours à fleurir et 88, 59 et 84 jours à disperser ses graines à 230 m, 870 m et 980 m. Pour être généralisées, ces données, tout comme les mesures de croissance, devront faire l'objet de répétitions et d'étude de liens plus précis avec les données climatiques spécifiques à chaque site.

Tableau 2 Temps nécessaires à la floraison et à la maturité des graines des espèces suivies sur les 4 sites d'étude (en nombre de jours après intervention (JAI)). Pour les espèces n'ayant pas atteint les stades de floraison ou de dispersion, le temps total de suivi de l'essai est indiqué entre parenthèses. Les lignes en gras indiquent les espèces suivies dans plusieurs contextes pédoclimatiques.

		JAI min floraison été	JAI min dispersion été	JAI min floraison hiver	JAI min dispersion hiver
150m	<i>A. viridis</i>	59	59	42	97
	<i>A. mexicana</i>	(106)	(106)	(129)	(129)
	<i>B. pilosa</i>	45	59	54	97
	<i>B. diffusa</i>	59	73	34	129
	<i>C. halicacabum</i>	45	85	54	97
	<i>C. rotundus</i>	(106)	(106)	(129)	(129)
	<i>D. virgatus</i>	(106)	(106)	97	129
	<i>E. heterophylla</i>	59	73	34	97
	<i>I. eriocarpa</i>	(106)	(106)	(129)	(129)
	<i>I. obscura</i>	73	(106)	42	129
	<i>M. coromandelianum</i>	59	73	26	97
	<i>M. pyramidata</i>	73	(106)	(129)	(129)
	<i>S. acuta</i>	73	73	42	97
	<i>S. arundinaceum</i>	59	85	(129)	(129)
<i>T. labialis</i>	(106)	(106)	(129)	(129)	
<i>T. zeylanicum</i>	(106)	(106)	(129)	(129)	
230m	<i>A. viridis</i>	(76)	(76)	39	74
	<i>B. pilosa</i>	(76)	(76)	74	74
	<i>C. asiatica</i>	(76)	(76)	(118)	(118)
	<i>C. benghalensis</i>	(76)	(76)	(118)	(118)
	<i>C. dactylon</i>	76	76	(118)	(118)
	<i>C. rotundus</i>	(76)	(76)	(118)	(118)
	<i>D. incanum</i>	(76)	76	88	(118)
	<i>O. corniculata</i>	(76)	(76)	(118)	(118)
	<i>P. lanceolata</i>	(76)	(76)	25	88
	<i>S. nigrum</i>	(76)	(76)	74	(118)
<i>S. nodiflora</i>	76	(76)	34	74	
870m	<i>B. pilosa</i>	(52)	(52)	49	59
	<i>B. catharticus</i>	(52)	(52)	59	114
	<i>D. cordata</i>	(52)	(52)	38	84
	<i>E. indica</i>	52	(52)	(114)	(114)
	<i>G. parviflora</i>	52	(52)	(114)	(114)
	<i>O. corniculata</i>	(52)	(52)	21	98
	<i>O. latifolia</i>	(52)	(52)	49	(114)
	<i>P. lanceolata</i>	52	52	21	59
	<i>R. raphanistrum</i>	52	(52)	38	114
980m	<i>A. vulgaris</i>	(67)	(67)	(112)	(112)
	<i>I. indica</i>	(67)	(67)	(112)	(112)
	<i>O. latifolia</i>	(67)	(67)	(112)	(112)
	<i>P. lanceolata</i>	53	53	36	84
	<i>R. raphanistrum</i>	53	67	(112)	(112)
	<i>R. crispus</i>	(67)	(67)	(112)	(112)
	<i>T. repens</i>	53	67	(112)	(112)
<i>V. persica</i>	(67)	(67)	84	112	

La figure 8 détaille la part des individus fleuris par espèce dans le temps sur la station expérimentale à Bassin-Plat (150m). Ces données permettent d'appréhender la dynamique de disponibilité des ressources florales par espèce et pour un couvert végétal qui serait constitué de ces espèces. Un

nombre plus important d'individus ont fleuri en hiver, ce qui est encore à mettre en lien avec les croissances et floraison plus précoces observées pour cette période (Fig. 3 et 7). En hiver, nous observons également un déclin de la proportion des individus en fleur au cours du dernier mois pouvant indiquer que le pic de floraison global du couvert est passé. Pour la période été, la période n'a pas duré suffisamment longtemps pour atteindre le maximum d'individus en fleur. Il est important de noter que ces résultats ne sont pour le moment pas rapportés à l'abondance des espèces végétales.

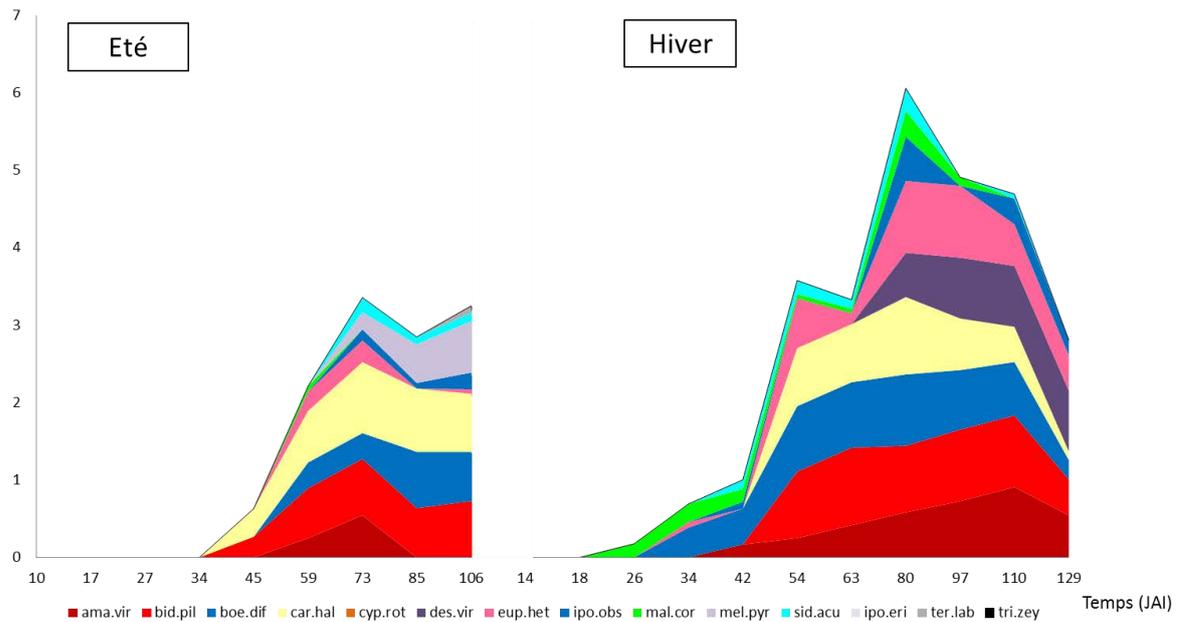


Figure 8. a) Part de floraison des espèces suivies (entre 0 et 1) dans le temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) avec représentation en graphique cumulé en été et en hiver sur le site de la station expérimentale de Bassin-Plat à 150m. Ama.vir. : *Amaranthus viridis* ; bid.pil. : *Bidens pilosa* ; boe.dif. : *Boerhavia diffusa* ; car.hal. : *Cardiospermum halicacabum* ; cyp.rot. : *Cyperus rotundus* ; des.vir. : *Desmanthus virgatus* ; eup.het. : *Euphorbia heterophylla* ; ipo.eri : *Ipomoea eriocarpa* ; ipo.obs : *Ipomoea obscura* ; mal.cor. : *Malvastrum coromandelianum* ; mel.pyr. : *Melochia pyramidata* ; sid.acu : *Sida acuta* ; ter.lab. : *Termanus labialis* ; tri.zey : *Trichodesma zeylanicum*.

3.2. Compétition et stratégies écologiques

La figure 9 représente les suivis de recouvrement des espèces végétales contenues dans les quadrats sur les 4 sites. Seuls les résultats de la période avec la croissance la plus rapide sont représentés (période « hiver »). Ce graphique permet d'observer les dynamiques de recouvrement du sol des espèces une par une et les unes par rapport aux autres. Ainsi nous constatons qu'à 230 m, *Amaranthus viridis* montre une abondance constante alors que le recouvrement total du quadrat augmente. *Raphanus raphanistrum* est abondant sur les sites de 870 m et de 980 m et présente dans

les deux cas une expansion au cours du temps, contrairement à *P. lanceolata* qui se maintient puis décline. *Oxalis latifolia* est relativement présent pendant le premier mois de suivi à 870 m mais disparaît complètement par la suite.

A 150 m (sur le site de Bassin-Plat), *C. halicacabum* est très présent après l'intervention mais devient minoritaire à la fin de la période de suivi, contrairement à *S. arundinaceum* ou *D. virgatus* qui s'étendent. Il est intéressant de voir qu'en l'absence de compétition, *C. halicacabum* ne présentait pas de ralentissement de croissance en hauteur pendant cette même période sur le même site (Figure 3). Les compétitions qui se mettent en place entre ces espèces végétales influent sur leur croissance au sein des communautés.

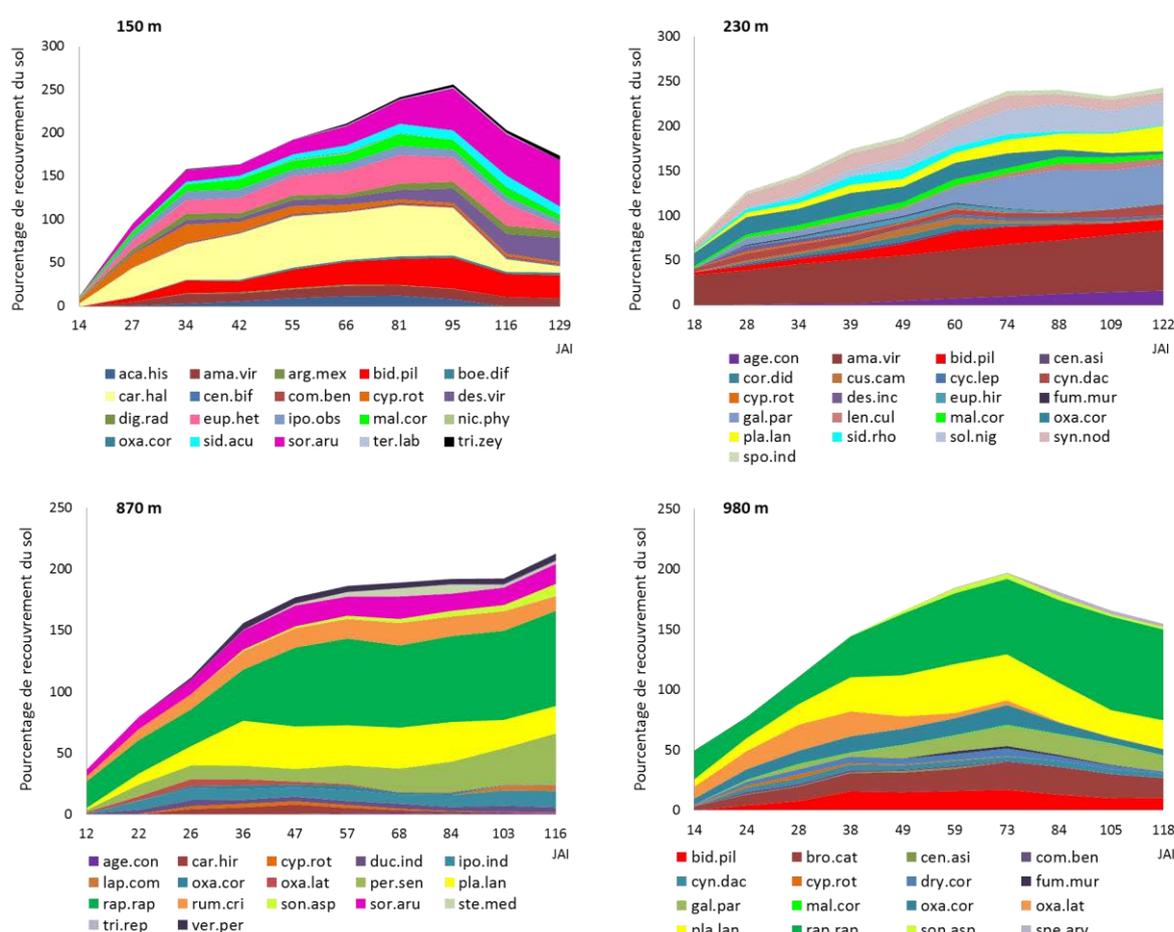


Figure 9. Pourcentage de recouvrement du sol moyen des espèces végétales au sein d'une communauté au cours du temps (en nombre de jours après intervention (JAI)) sur les 4 sites expérimentaux différents (150 m, 315 m, 980 m, 1200 m). Age. Con. : *Ageratum conyzoides* ; Ama.vir. : *Amaranthus viridis* ; Arg.mex : *Argemone mexicana* ; bid.pil. : *Bidens pilosa* ; bro. cat : *Bromus catharticus* ; boe.dif. : *Boerhavia diffusa* ; car.hal. : *Cardiospermum halicacabum* ; car.hir : *Cardamine hirsuta* ; cen.asi : *Centella asiatica* ; com.ben : *Commelina benghalensis* ; cor.did : *Coronopus didimus* ; cus.cam : *Cuscuta Campestris* ; cyc.lep : *Cyclosporum leptophyllum* ; cyn.dac : *Cynodon dactylon* ; cyp.rot. : *Cyperus*

rotundus; des.inc : *Desmodium incanum*; des. Vir : *Desmanthus virgatus*; dry. cor : *Drymaria cordata*; Duc.ind : *Duchesnea indica*; eup.het : *Euphorbia heterophylla*; eup.hir : *Euphorbia hirta*; fum.mur : *Fumaria muralis*; gal.par : *Galinsoga parviflora*; ipo.eri : *Ipomoea eriocarpa*; ipo.ind : *Ipomoea indica*; ipo.obs : *Ipomoea obscura*; lap.com : *Lapsana communis*; len.cul : *Lens culinaris*; mal.cor. : *Malvastrum coromandelianum*; mel.pyr. : *Melochia pyramidata*; oxa. cor : *Oxalis corniculata*; oxa. lat : *Oxalis latifolia*; per. sen : *Persicaria senegalensis*; pla. lan : *Plantago lanceolata*; rap. rap. : *Raphanus raphanistrum*; rum.cri : *Rumex crispus*; sid.acu : *Sida acuta*; sid.rho : *Sida rhombifolia*; sol.nig : *Solanum nigrum*; son. asp : *Sonchus asper*; sor.aru. : *Sorghum arundinaceum*; spe.arv : *Spergula arvensis*; spo.ind : *Sporobolus indicus*; ste.med : *Stellaria media*; syn.nod : *Synedrella nodiflora*; ter.lab. : *Termanus labialis*; tri.rep : *Trifolium repens*; tri. zey : *Trichodesma zeylanicum*; ver.per : *Veronica persica*.

La figure 10 nous permet d'apprécier l'évolution des parts de recouvrement des espèces au sein du couvert de Bassin-Plat (150 m) représenté par des coupes à 3 dates : 14 JAI, 55 JAI et 129 JAI. Ici *S. arundinaceum* prend le dessus au cours du temps avec une installation progressive de *D. virgatus*, prenant la place de *C. halicacabum* prédominant avec *E. heterophylla* au départ. Nous pouvons voir qu'à 14 JAI, *C. rotundus*, avec *C. halicacabum* est relativement très présent sur le couvert. *C. rotundus*, géophyte, a pu être favorisée par le travail du sol réalisé, comme vu précédemment (Gaba *et al.*, 2014). Nous avons reporté sur la même figure les traits des plantes relatifs à la stratégie LHS. Les résultats en lien avec les composantes Régénération (masse des graines) et Compétition (hauteur végétative) sont cohérents avec la littérature. Le lien systématique entre valeurs de SLA et dynamiques de colonisation restent ici par contre difficile à faire, dû peut-être à un pas de temps trop court ou à une gamme de valeurs trop faible. Nous constatons en effet que *C. halicacabum* est de loin l'espèce avec la masse de graine la plus élevée et qu'elle s'installe rapidement (aspect régénération). Les grosses graines ayant déjà été décrites comme amenant à une meilleure persistance dans la banque de semence et à une installation privilégiée lors de compétition (Weiher *et al.*, 1999). Les deux espèces qui s'imposent dans le temps (aspect compétition) sont *D. virgatus* et *S. arundinaceum* avec les hauteurs végétatives maximales les plus importantes et présentant des valeurs de SLA relativement faibles par rapport à *E. heterophylla* ou *M. coromandelianum*, dont les abondances sont élevées rapidement après perturbation mais diminuent au cours du temps.

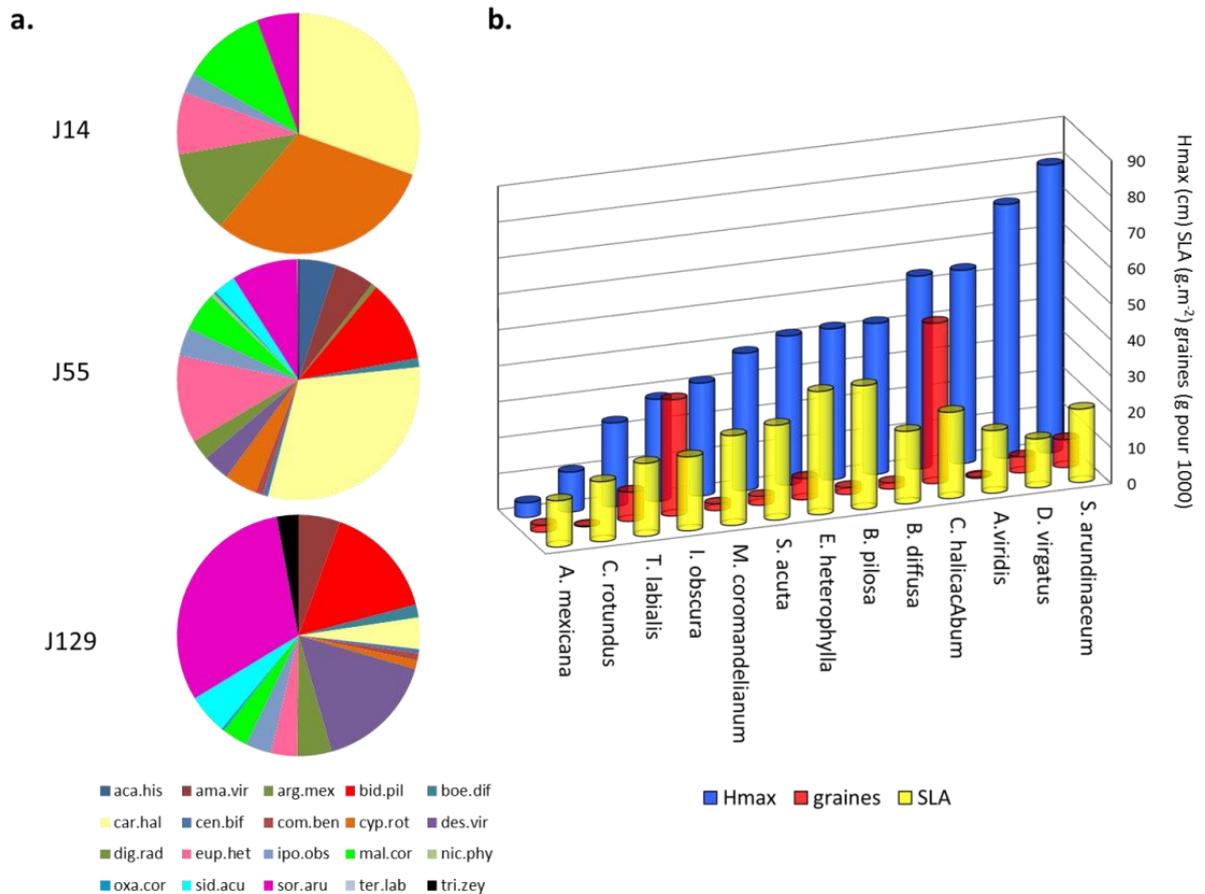


Figure 10 a. Evolution des proportions en termes de recouvrement des espèces végétales b. Valeurs de traits pour les principales espèces : hauteur végétative maximum (Hmax en cm), poids des graines (g pour 1000), et SLA (g.m⁻²).

De la même façon, nous avons placé ces espèces végétales, présentes dans les quadrats de la station expérimentale, parmi d'autres espèces végétales caractérisées sur les autres sites sur le triangle CSR de Grime en suivant la méthodologie de Pierce *et al.* (2013) qui permet à partir des trois variables surface foliaire, SLA et LDMC, d'attribuer des types fonctionnels aux espèces végétales (Fig. 11). Ces trois variables mesurées à Bassin-Plat sont visibles en Annexe 4. Lorsque les espèces étaient présentes dans les quadrats du site expérimental de Bassin-Plat (Fig. 10), elles figurent en bleu sur le schéma. Nous voyons deux groupes pour ces espèces, un groupe plutôt à dominante S, qui comprend *D. radicata*, *S. acuta*, *M. coromandelianum*, *C. rotundus* et *D. virgatus* ; un groupe plus central avec *E. heterophylla*, *A. hispidum* et *A. aspera* ; et un groupe plutôt C-R avec *I. obscura*, *B. diffusa*, *B. pilosa* et *O. corniculata*.

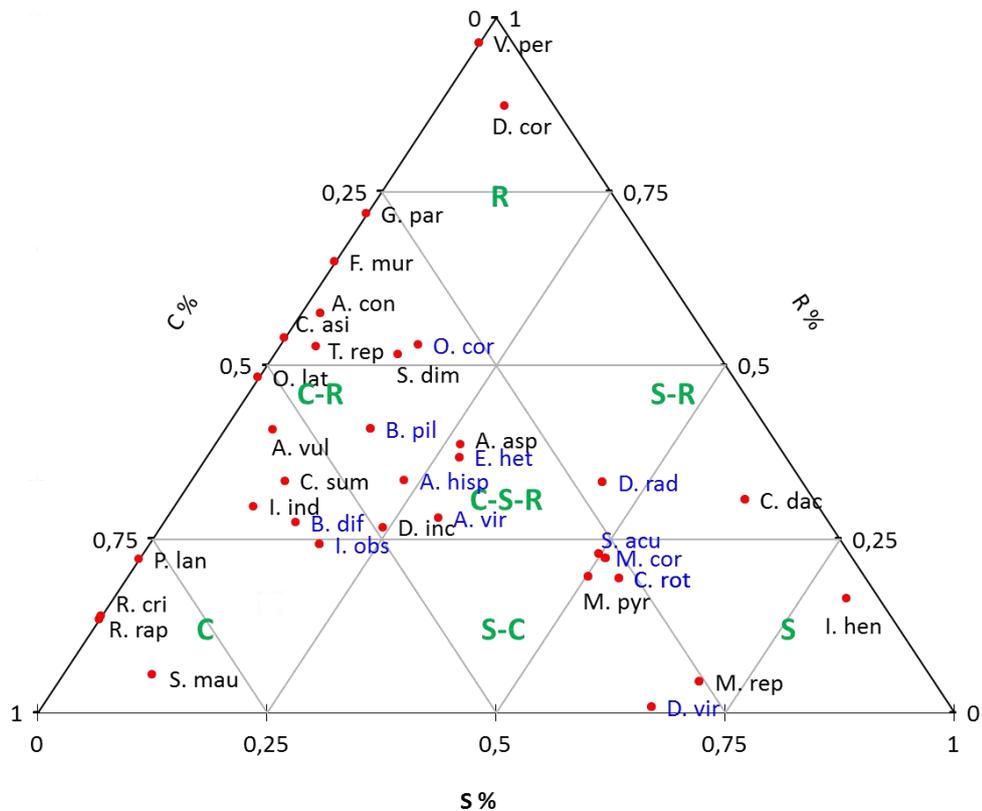


Figure 11. Schéma CSR (Pierce *et al.*, 2013). Les espèces végétales en bleu sont celles qui étaient présentes dans les quadrats de recouvrement de Bassin-Plat figure 10. V.per : *Veronica persica* ; G.par : *Galinsoga parviflora* ; F.mur : *Fumaria muralis* ; A.con : *Ageratum conyzoides* ; C.asi : *Centella asiatica* ; T.rep : *Trifolium repens* ; O.cor : *Oxalis corniculata* ; O.lat : *Oxalis latifolia* ; B.pil : *Bidens pilosa* ; A. asp : *Achyranthes aspera* ; E.het : *Euphorbia heterophylla* ; A. hisp : *Acanthospermum hispidum* ; D.rad : *Digitaria radicata* ; C.sum : *Conyza sumatrensis* ; I.ind : *Ipomoea indica* ; B.dif : *Boerhavia diffusa* ; D.inc : *Desmodium incanum* ; A. vir : *Amaranthus viridis* ; I.obs : *Ipomoea obscura* ; P.lan : *Plantago lanceolata* ; R.cri : *Rumex crispus* ; R.rap : *Raphanus raphanistrum* ; S.acu : *Sida acuta* ; M.cor : *Malvastrum coromandelianum* ; C.rot : *Cyperus rotundus* ; M.pyr : *Melochia pyramidata* ; M.rep : *Melinis repens* ; D.vir : *Desmanthus virgatus* ; C. dac : *Cynodon dactylon* ; D.cor : *Drymaria cordata* ; S.mau : *Solanum mauritanium* ; I.hen : *Indigofera hendecaphylla* ; A.vul : *Artemisia vulgaris* ; S. dim : *Stenotaphrum dimidiatum*.

3.3. Evaluation de la fonctionnalité du couvert dans le temps (pour différents traits possibles)

Nous avons vu que les dynamiques de croissance et les périodes de floraison varient en fonction des espèces et qu'elles peuvent être sous l'influence de la compétition. Dans l'objectif de comparer la fonctionnalité de couverts entre eux et dans le temps vis-à-vis de la lutte biologique, il est important de rapporter ces données en « quantité » de service fourni, de quantifier les attributs de traits d'effet. Ainsi la figure 12 présente la simulation du pourcentage de recouvrement de la surface du sol par les espèces végétales portant potentiellement a) des ressources florales au cours du temps par croisement des données issues des données de recouvrement des cadrats (à 150 m en hiver) et des données issues de la phénologie de ces espèces (part des individus en fleur au cours du temps) et b) des ressources extraflorales. Ici nous faisons l'hypothèse que toutes les plantes en fleur secrètent du nectar et/ou produisent du pollen disponibles pour les auxiliaires des cultures, or de nombreux autres critères devraient être pris en compte en fonction de l'insecte considéré comme la couleur de la fleur ou l'accessibilité à la ressource florale (Ricou *et al.*, 2014). Pour les ressources extraflorales, il a été arbitrairement décidé (pour exemple) qu'elles s'expriment uniquement après 30 JAI. Ce paramètre pour être précis devrait bien sûr faire l'objet d'un suivi par espèce végétale sur le terrain. Les espèces végétales occupant différentes strates en hauteur, le recouvrement du sol cumulé des différentes espèces végétales peut dépasser 100%.

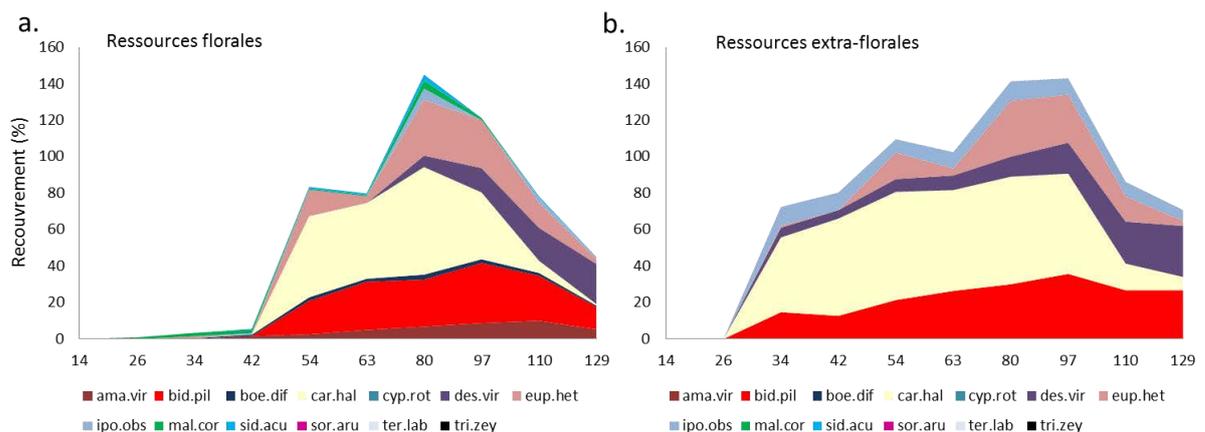


Figure 12. Simulation du pourcentage de recouvrement de la surface du sol par des espèces végétales portant a. de la ressource florale et b. de la ressource extraflorale au cours du temps par croisement des données issues des données de recouvrement des quadrats par les espèces végétales et de la part d'individus en fleur (pour a.) ou de la période d'expression du nectar extrafloral (pour b.). Ama.vir : *Amaranthus viridis* ; bid.pil : *Bidens pilosa* ; boe.dif : *Bidens pilosa* ;

car.hal : *Cardiospermum halicacabum* ; cyp.rot : *Cyperus rotundus* ; des.vir : *Desmanthus virgatus* ; eup.het : *Euphorbia heterophylla* ; ipo.obs : *Ipomoea obscura* ; mal.cor : *Malvastrum coromandelianum* ; sid.acu : *Sida acuta* ; sor.aru : *Sorghum arundinaceum* ; ter.lab : *Teramnus labialis* ; tri.zey : *Trichodesma zeylanicum*.

D'après ces graphiques (Fig. 12), la fourniture en ressource florale du couvert végétal est maximum autour de 80 JAI pour ce contexte pédoclimatique avec ces espèces végétales. La disponibilité en ressources extraflorales est plus précoce et présente un pic plus tardif. Une intervention sur le couvert avant 42 JAI empêcherait l'apport de nourriture florale alors qu'une intervention au-delà de 100 JAI semble pertinente. La prise en compte des dynamiques de fourniture de la ressource sont donc primordiales si le couvert a pour objectif un maintien ou une augmentation de la lutte biologique par conservation en verger.

3.4. Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les communautés végétales

Cette étude a été menée sur le verger expérimental de Bassin-Plat (150 m). Les résultats présentés sont une partie d'une publication en cours de soumission (Rothé *et al.*, 2017 submitted).

3.4.1. Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les taux de croissance des communautés végétales

Les biomasses totales de la couverture végétale ne diffèrent pas avec les modalités de gestion de l'enherbement avant avril 2015 (test de Kruskal-Wallis, $df = 3$; $P > 0,05$) mais diffèrent pour les 4 dates d'échantillonnage suivantes comprises entre avril 2015 et janvier 2016 ($P = 0,002, 0,05, 0,008, 0,005$, respectivement) (figure 13a). Les taux de croissance modifiés des communautés végétales à partir de la deuxième année indiquent que leurs compositions en qualité et / ou quantité d'espèces végétales divergent, nous avons donc décidé de diviser les données en deux périodes pour le reste des analyses: l'année 1 de mars 2014 à mars 2015 et l'année 2 d'avril 2015 à mars 2016. Les biomasses moyennes des communautés végétales de l'année 1 ne montrent aucune différence significative entre les traitements. Pour l'année 2, les biomasses pour les modalités de gestion BM et F ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre mais sont significativement plus importantes que celles de CC et H (Figure 13b, test de Kruskal-Wallis, $df = 3$, $P < 0,001$).

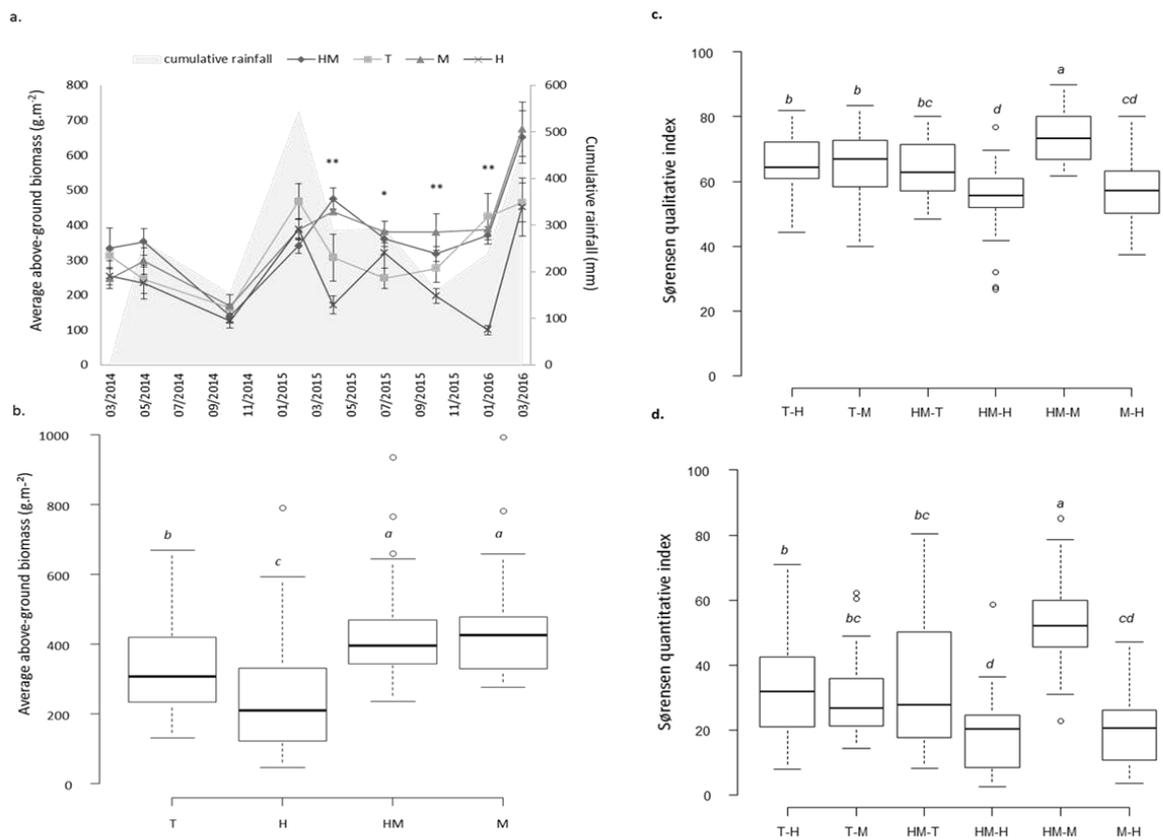


Figure 13. D'après Rothé *et al.* (2017 submitted), la biomasse moyenne au-dessus du sol ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) est affectée par quatre traitements de gestion de l'enherbement (HM = broyeur à marteaux, T = travail du sol, M = fauche et H = herbicide) pour toute la période (a.) et pour l'année 2 uniquement (b.). En a. les astérisques indiquent des différences significatives entre les traitements (test de Kruskal-Wallis, $df = 3$, $P < 0,001$) et les zones grises indiquent les précipitations cumulées entre deux temps de gestion de l'enherbement. En b. les traitements avec des lettres différentes sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis, $df = 3$, $P < 0,001$). L'indice de similarité qualitatif moyen de Sørensen (c.) et l'indice de similarité quantitatif moyen de Sørensen (d.) des couverts végétaux soumis aux quatre traitements de gestion de l'enherbement (HM, T, M et H) pour la période de l'année 2. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (pour les deux indices: Kruskal-Wallis, $df = 5$, $P < 0,001$).

3.4.2. Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur la composition des couverts végétaux

Les compositions des communautés végétales ont évolué au cours de l'expérimentation. Trente-sept espèces ont été identifiées au début de l'essai et 55 espèces ont été enregistrées au cours des deux années expérimentales (43 pour BM, 40 pour F, 42 pour CC et 52 pour H). Les indices de similarité qualitatifs et quantitatifs de Sørensen, calculés sur l'année 2, montrent des différences significatives dans les similitudes entre les paires de traitements (figure 13c et d). L'indice qualitatif

varie entre 54,4%, pour la comparaison BM-H, à 74,1% pour la comparaison BM-F. L'indice quantitatif varie de 19,0%, pour la comparaison BM-H, à 53,4% pour la comparaison BM-F. Les deux mesures ont montré le même ordre de significativité pour les différents groupes. Les indices indiquent que BM et F sont les traitements les plus similaires et que H et BM sont les plus différents. H est plus comparable à CC qu'à F ou BM. Les indices ne sont pas différents indépendamment du traitement par rapport à CC dont la composition du couvert végétal semble intermédiaire par rapport aux autres traitements.

Les indices de diversité 2D ne sont pas significativement différents entre les traitements pour la première année (BM = F = 3,80, CC = 4,19, H = 3,97). Pour la deuxième année, les indices pour CC et BM augmentent (4.94, 4.66 respectivement) et deviennent plus élevés que l'indice de H qui diminue (3.46). L'indice de F n'est pas différent des 3 autres traitements (avec 4.19). Ces résultats indiquent qu'il y a plus d'espèces dominantes pour les traitements CC et BM avec le temps. Par la suite, nous avons limité l'étude aux 18 espèces végétales qui sont suffisantes pour représenter au moins 80% de la biomasse totale du couvert végétal pour chaque parcelle élémentaire à chaque échantillonnage. Les abondances de ces espèces pour l'année 2 sont représentées sur la figure 14. Nous notons qu'elles diffèrent considérablement selon les modes de gestion de l'enherbement utilisés. Ainsi, *Desmanthus virgatus* (L.) Willd. (Fabaceae) est très abondante pour F et BM, alors qu'elle est presque absente pour H et à un niveau intermédiaire pour CC. Au contraire, *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) sera présent régulièrement pour H et CC seulement. *Melinis repens* (Willd.) Zizka (Poaceae) présente l'abondance la plus élevée pour BM et est absente pour H.

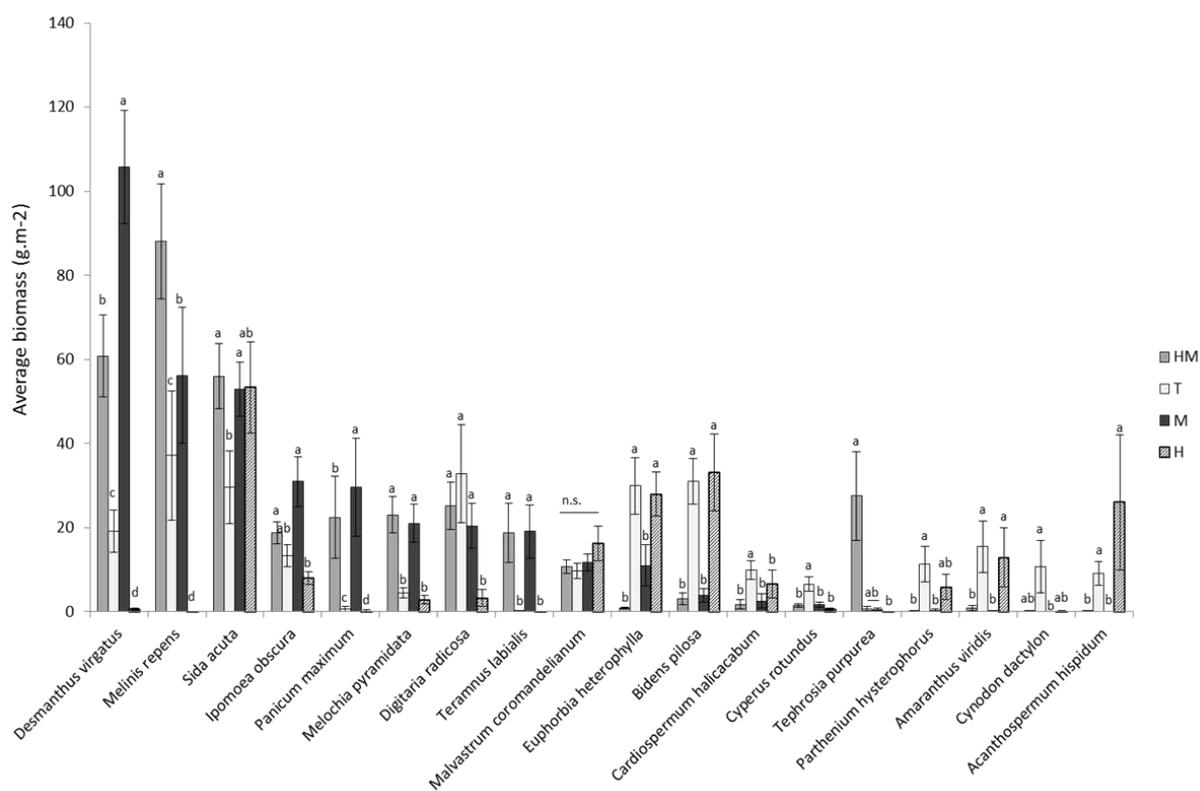


Figure 14. Abondances moyennes au cours de la deuxième année des 18 espèces végétales les plus abondantes (en g.m^{-2}) selon les modes de gestion de l'enherbement utilisés (HM = broyeur à marteaux, T = travail du sol, M = fauche et H = herbicide). Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents.

3.4.3. Impact des modalités de gestion de l'enherbement sur l'abondance des traits de réponse

Les 18 mêmes espèces ont été utilisées pour analyser l'abondance des attributs des traits de réponse (Tableau 3).

Tableau 3 Description des 18 espèces végétales les plus abondantes au cours des 2 années de l'expérimentation. Les attributs qualitatifs (forme de vie, famille, type de reproduction (Repro) et histoire de vie) et la masse de graines (g) ont été obtenus dans la littérature. Les traits quantitatifs ont été mesurés dans la présente étude en utilisant des méthodes standard pour SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$) et LDMC ($\text{g}.\text{kg}^{-1}$).

Espèces	Forme de vie	Famille	SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$)	LDMC ($\text{g}.\text{kg}^{-1}$)	Repro	Histoire de vie
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C	Therophyte	Asteraceae	16,6	152,9	Graine	Annuelle
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Therophyte	Amaranthaceae	17,4	234,4	Graine	Annuelle
<i>Bidens pilosa</i> L.	Therophyte	Asteraceae	34,4	175,8	Graine	Annuelle
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	Phanerophyte	Sapindaceae	24,0	313,1	Graine	Annuelle
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Geophyte	Cyperaceae	16,7	208,0	Végétatif et graine	Pérénne

<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Hemicryptophyte	Poaceae	30,5	363,6	Végétatif et graine	Pérène
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Chamaephyte	Fabaceae	13,6	302,7	Graine	Pérène
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	Hemicryptophyte	Poaceae	24,2	235,9	Végétatif et graine	Annuelle
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Chamaephyte	Euphorbiaceae	34,3	226,5	Graine	Annuelle
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	Therophyte	Convolvulaceae	20,6	167,9	Graine	Annuelle
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Chamaephyte	Malvaceae	25,0	325,1	Graine	Annuelle
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Therophyte	Poaceae	14,0	230,3	Graine	Annuelle
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Chamaephyte	Malvaceae	22,5	311,2	Graine	Pérène
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Hemicryptophyte	Poaceae	14,6	221,1	Végétatif et graine	Pérène
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Therophyte	Asteraceae	18,6	143,0	Graine	Annuelle
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Chamaephyte	Malvaceae	26,4	333,7	Graine	Pérène
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Therophyte	Fabaceae	22,3	240,6	Graine	Pérène
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	Phanerophyte	Fabaceae	20,3	237,7	Végétatif et graine	Pérène

Nous avons transformé les données pour obtenir l'abondance relative des attributs de traits pour chaque traitement (voir la section 1.4.2). Une analyse en composantes principales (ACP) nous permet de voir quels attributs de trait sont les plus représentés dans les différents traitements de gestion de l'enherbement (Figure 15).

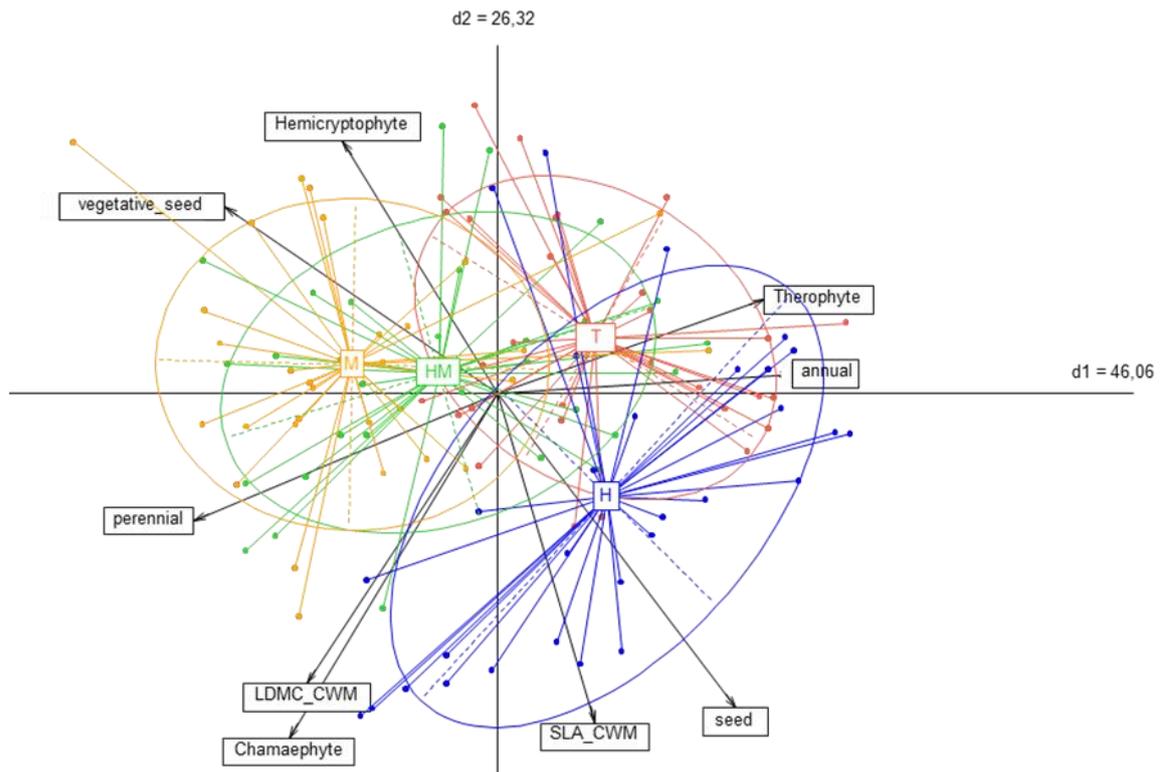


Figure 15. Analyse en composantes principales sur les attributs les plus abondants des différents traits de réponse pertinents (Rothé *et al.*, 2017 submitted). Les traits quantitatifs sont exprimés en valeurs moyennes pondérées dans la communauté (CWM) pour le SLA ($m^2.kg^{-1}$) et le LDMC ($g.kg^{-1}$); les attributs des traits qualitatifs ont été exprimés en abondance relative. (HM = broyeur à marteaux, T = travail du sol, M = fauche, et H = herbicide). Les attributs sont les mêmes que dans le tableau 3 mais ne sont pas traduits, soient Seed : Graine ; perennial : Pérenne ; annual : Annuelle ; vegetative_seed : « végétatif et graine ».

Les données d'abondance relative utilisées pour développer l'ACP sont disponibles en annexe 2. Les 2 premiers axes expliquent plus de 72% d'inertie dans les données. L'axe 1 (46%) sépare les traitements F et BM de CC et H, et la principale différence s'explique par les traits d'histoire de vie, du type de reproduction et de la forme de vie. L'axe 2 (26%) distingue H des autres traitements avec une contribution majeure du SLA et du LDMC, suivis des traits de vie et des traits de reproduction. Ainsi, les espèces pérennes et à reproduction végétative sont plus représentées pour les traitements F et BM, alors que les espèces annuelles à reproduction sexuée prédominent dans les communautés végétales issues de CC et H. Les couverts de F et BM ont une valeur moyenne de SLA inférieure et de LDMC plus forte que ceux de CC et H. Cette différence illustre l'avantage des espèces conservatrices avec une croissance plus lente pour BM et F qui sont des traitements moins destructifs que H et CC qui eux favorisent les espèces à croissance rapide.

Les attributs des traits de réponse ne sont pas représentés équitablement entre les traitements; nous avons comparé leurs abondances absolues entre les modalités de gestion de l'enherbement. Toutes

les abondances absolues des traits et leurs comparaisons statistiques sont résumées dans le tableau 4.

Tableau 4 Abondances des traits affectés par les modalités de gestion de l'enherbement utilisées pendant la période de l'année 2. (BM = broyeur à marteaux, CC = travail du sol, F = fauche, et H = herbicide). Les unités sont en $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ pour les valeurs moyennes pondérées (CWM) du SLA, en $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ pour le CWM du LDMC (LDMC_CWM), en g pour le CWM de la masse des graines (seedmass_CWM) et en $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ pour tous les autres traits. Les valeurs exprimées sont les moyennes \pm les erreurs standards. Pour chaque trait, les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis (KW)). Ch: Chamaephytes, He: Hemicryptophytes, Ge: Geophytes, Th: Therophytes, Ph: Phanerophytes, Am: Amaranthaceae, As: Asteraceae, Co: Convolvulaceae, Cy: Cyperaceae, Eu: Euphorbiaceae, Fa: Fabaceae, Ma: Malvaceae, Po: Poaceae, Sa: Sapindaceae, G: Graine, V_G: « végétatif et graines », A: Annuelle, P: Pérenne.

	Treatment					
	Attribut	KW test	CC	H	BM	F
SLA_CWM		***	21.5 \pm 0.7 ^b	25.2 \pm 0.9^a	18.8 \pm 0.4 ^b	18.4 \pm 0.5 ^b
LDMC_CWM		***	209.1 \pm 7.7 ^b	226.1 \pm 10.7 ^b	258.8 \pm 4.6^a	260.8 \pm 5.0^a
seedmass_CWM		n.s	4.9 \pm 0.6 ^a	5.5 \pm 0.5 ^a	4.6 \pm 0.4 ^a	5.4 \pm 0.6 ^a
Forme de vie	Ch	***	110.4 \pm 13.6 ^b	56.2 \pm 9.2 ^b	179.8 \pm 19.7 ^{ab}	240.5 \pm 19.9^a
	He	***	39.8 \pm 13.7 ^a	4.6 \pm 2.4^b	56.6 \pm 12.8 ^a	59.5 \pm 13.6 ^a
	Ge	***	7.8 \pm 2.0^a	0.6 \pm 0.3 ^b	1.7 \pm 0.5 ^b	1.9 \pm 0.8 ^b
	Th	**	127.1 \pm 19.5 ^{ab}	95.2 \pm 21.9^b	164.6 \pm 22.8 ^a	108.8 \pm 18.3 ^{ab}
	Ph	**	11.8 \pm 2.7^a	8.0 \pm 3.9 ^b	24.3 \pm 8.3 ^{ab}	25.7 \pm 8.1 ^{ab}
	Famille	Am	***	18.4 \pm 7.3^a	15.3 \pm 8.3^a	1.0 \pm 0.7 ^b
As		***	61.2 \pm 8.1^a	77.2 \pm 20.9^a	4.1 \pm 1.9 ^b	5.1 \pm 1.9 ^b
Co		***	15.9 \pm 3.1 ^{ab}	9.5 \pm 1.8 ^b	22.3 \pm 3.0^a	36.8 \pm 7.1^a
Cy		***	7.8 \pm 2.0^a	0.6 \pm 0.3 ^b	1.7 \pm 0.5 ^b	1.9 \pm 0.8 ^b
Eu		***	35.6 \pm 7.9^a	33.2 \pm 6.1^a	1.0 \pm 0.3 ^b	13.1 \pm 5.8 ^b
Fa		***	23.6 \pm 5.9 ^b	0.9 \pm 0.4 ^c	127.2 \pm 15.8^a	149.0 \pm 17.7^a
Ma		***	52.1 \pm 11.2 ^b	86.0 \pm 14.8 ^{ab}	106.6 \pm 12.9^a	101.8 \pm 10.7^a
Po		***	84.0 \pm 20.8 ^b	4.7 \pm 2.4 ^c	161.3 \pm 21.1^a	126.2 \pm 23.6 ^{ab}
Sa		***	11.8 \pm 2.7^a	7.9 \pm 3.9 ^b	2.1 \pm 1.4 ^b	3.0 \pm 2.0 ^b
Type de reproduction	G	n.s	240.0 \pm 18.2 ^a	229.2 \pm 29.9 ^a	274.5 \pm 20.2 ^a	227.1 \pm 16.7 ^a
	V_G	***	70.4 \pm 16.3 ^b	6.1 \pm 2.7 ^c	152.8 \pm 23.6^a	209.9 \pm 22.6^a
Histoire de vie	A	***	221.7 \pm 22.6^a	156.8 \pm 28.9 ^b	155.5 \pm 15.0 ^{ab}	126.2 \pm 17.8 ^b
	P	***	88.8 \pm 14.4 ^b	78.5 \pm 13.9 ^b	271.8 \pm 27.9^a	310.8 \pm 25.6^a

L'abondance des chamaephytes est significativement plus élevée pour F que pour CC ou H. L'abondance des espèces annuelles est plus élevée pour CC que pour les autres traitements et les abondances d'espèces à reproduction sexuée ne sont pas différentes entre les traitements. D'autre part, les espèces à reproduction végétative sont plus abondantes pour BM et F que pour H et CC. Les familles Asteraceae, Amaranthaceae et Euphorbiaceae sont beaucoup plus abondantes pour H et CC

que pour BM et F, alors que les Poaceae et Fabaceae sont plus présentes pour BM et F que pour CC ou H. Le nombre limité d'espèces représentant certaines familles ne nous permet cependant pas de conclure de manière générale sur l'impact possible des méthodes de gestion de l'enherbement sur leurs quantités. Cependant, nous accordons une attention particulière aux Poaceae (comme *Panicum maximum* Jacq. ou *S. arundinaceum*), qui peuvent poser un problème majeur dans les vergers en raison de leur compétitivité. Elles sont fortement diminuées par le traitement H alors que leurs abondances augmentent avec les traitements BM et F.

Le SLA moyen dans la communauté est le plus élevé pour H. Les valeurs moyennes de LDMC dans la communauté sont, elles, plus élevés pour BM et F que pour H ou CC (voir tableau 4). Ces deux variables sont suffisantes pour séparer les échantillons BM et F des échantillons H et CC (voir la figure 16). Leur gamme de variation est plus restreinte pour BM et F que pour CC ou H.

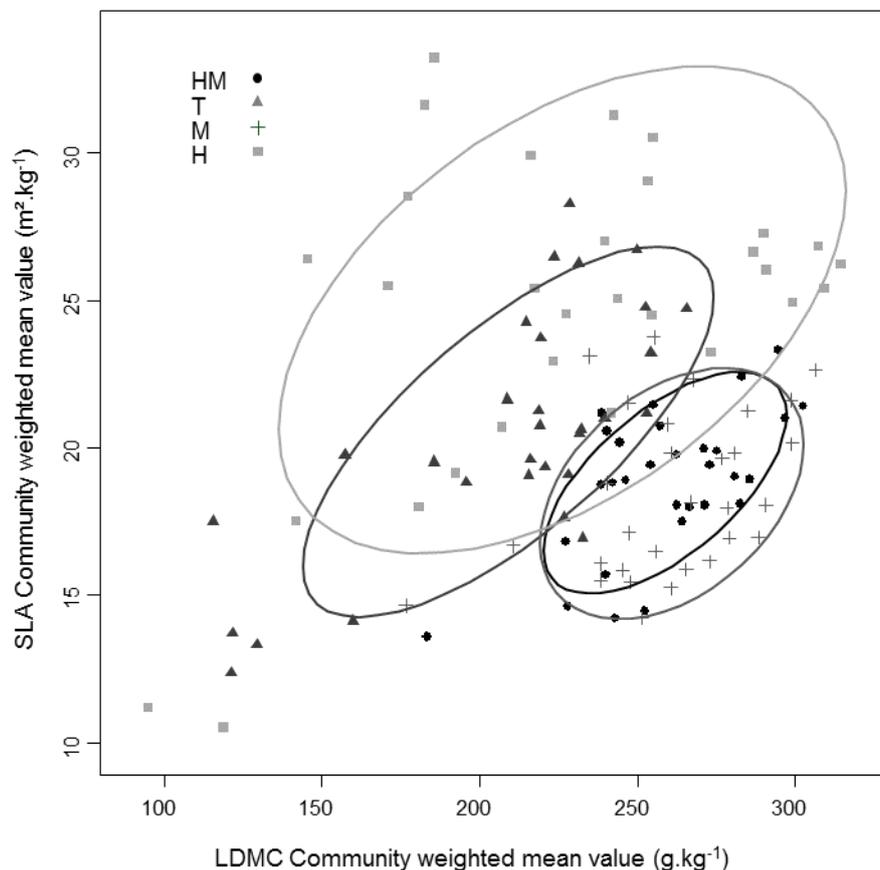


Figure 16. Les moyennes pondérées de la communauté pour le SLA par rapport au LDMC, au cours de l'année 2, dans les communautés végétales soumises aux traitements de gestion de l'enherbement: HM = broyeur à marteaux, T = travail du sol, M = fauche et H = herbicide.

4. Discussion

Nous avons vu qu'il est important dans un premier temps, de tenir compte du pool d'espèces mobilisables dans chaque verger étudié, pool d'espèces soumis aux filtres environnementaux locaux.

Une fois que les espèces végétales disponibles et adaptées au contexte pédoclimatique sont identifiées, il est possible de postuler sur la structuration de la communauté végétale spontanée dans le temps en se basant sur une approche fonctionnelle basée sur les traits de réponse et les stratégies écologiques des plantes.

Nous avons pu observer les différences de dynamiques de recouvrement de plusieurs espèces au sein de communautés végétales (Fig. 9). Certaines, comme *R. raphanistrum*, s'imposent dans le temps pour occuper une surface importante par rapport aux espèces voisines. *R. raphanistrum* est classé comme compétiteur dans le triangle CSR que nous avons reconstitué à partir de la méthode proposée par Pierce *et al.* (2013) (Fig. 11). Elle est mesurée comme 2^{ème} plus haute espèce après *Bromus catharticus* à 870 m. Ce profil d'espèce s'applique également pour *A. viridis* à 230 m, il est la deuxième espèce la plus haute avec *B. pilosa* (Fig. 5) et se montre particulièrement compétitif lors du recouvrement du sol (Fig. 9). La compétitivité de la stratégie CSR et la hauteur végétative maximale utilisée dans le schéma LHS semblent bien aller dans le même sens. Par contre, nous ne retrouvons pas les équivalences entre les stratégies écologiques évoquées par Moog *et al.* (2005) qui consistait à dire que le SLA était positivement corrélé à la rudéralité et négativement à la tolérance au stress dans notre pool d'espèce de la station expérimentale. Ainsi, *B. pilosa* et *E. heterophylla* qui sont des espèces à fort SLA relevées sur la station expérimentale (Fig. 10) ont été respectivement classées CR et CR/CSR sur le triangle de stratégie CSR. *D. cordata* ou *V. persica* présentes sur d'autres sites ont, elles par contre, été classées R tout en présentant de forts SLA (Tableau 3 et Annexe 3). La gamme de valeurs des traits mesurés sur la station expérimentale ne permet pas forcément d'obtenir des groupes très différents d'espèces. *D. virgatus* et *M. repens* sont les espèces les plus excentrées, avec une stratégie classée S/SC. Les données de surface foliaire, SLA et LDMC utilisées sont toutes issues de nos mesures. Contrairement à la hauteur végétative, elles n'ont cependant pas toutes été mesurées à la même période de l'année (et en tout sur trois années différentes) ni sur le même site d'étude en fonction de la disponibilité de la plante. Même si les traits foliaires, dont le SLA, ont été montrés comme suffisamment robustes pour les utiliser sur des études à grandes échelles, et que la variabilité interspécifique semble plus forte que la variabilité intra-spécifique, des variabilités

intersaisons et spatio-temporelles ont pu amener à des erreurs de classements des espèces les unes par rapport aux autres, comme relevé par Garnier *et al.* (2001a).

Nous n'avons pas pu aller au bout du travail en mesurant les valeurs moyennes des composantes CSR et LHS des couverts obtenus pour les différentes modalités de gestion de l'enherbement. Au niveau de la communauté, nous n'avons donc pas pu observer de modification de stratégie écologique avec le type de perturbation par manque de données sur certaines espèces végétales. Il serait intéressant de compléter la base de données caractérisant ces espèces végétales afin de pouvoir effectuer ces comparaisons. Cependant, nous pouvons déjà noter que certaines plantes étaient plus ou moins présentes en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement (Fig. 14), pour les espèces végétales caractérisées par les traits de réponse concernés il a donc été possible de comparer les stratégies. Li and Shipley (2017) avaient calculé les valeurs moyennes pondérées dans la communauté des composantes C, S et R de la stratégie écologique proposée par Grime et montré une augmentation de la valeur de la composante S avec le niveau de stress, de la valeur du R avec le niveau de perturbation sans observer par contre de changement de valeur pour C à priori par manque de forts compétiteurs dans la strate herbacée. Dans notre essai, le stress, principalement hydrique est comparable entre les différentes modalités de gestion de l'enherbement et est relativement élevé particulièrement en été du fait de longues périodes de sécheresse qui ont eu lieu sans irrigation des inter-rangs. L'intensité de la perturbation est par contre différente en fonction de la gestion de l'enherbement avec une destruction totale du couvert pour H vers une conservation du couvert à 10 cm pour la fauche en passant par le labour et le broyage qui sont intermédiaires.

D. virgatus, *M. repens* et *M. pyramidata* sont des espèces qui étaient significativement plus présentes pour BM et F que pour CC et H (Fig. 14). Elles sont classées comme ayant un type fonctionnel S/SC dans la classification CSR réalisée à partir de nos mesures de leurs traits foliaires sur le terrain (Tableau 3). Parmi les espèces qui sont significativement moins représentées pour BM et F par rapport aux couverts de CC ou H se trouve *E. heterophylla* (CR), *B. pilosa* (CR) ou encore *A. hispidum* (C/SC), et *A. viridis* ou *C. dactylon* qui sont eux SC/CSR et S/SR respectivement. Alors que l'on pouvait s'attendre à une augmentation des compétiteurs dans les couverts les moins perturbés (BM et F) et une augmentation de la rudéralité dans les milieux les plus perturbés (CC ou H) nous n'obtenons pas ces résultats. Nous voyons des espèces résistantes au stress pour les modalités BM et F et compétitive à rudérales pour CC ou H. Il est important de noter que pour la période estivale notamment, une forte période de stress hydrique a eu lieu sans qu'il n'y ait d'irrigation des inter-rangs. Dans les modalités BM et F, les enherbements ne sont pas détruits totalement et ne laisse pas de nouvelles niches à coloniser, les espèces qui perdurent entre deux interventions doivent donc être

capable de faire face au stress, notamment à ce fort stress hydrique estival, pour survivre. Ceci pourrait expliquer que les espèces qui sont plus présentes dans les couverts végétaux de ces deux modalités par rapport aux couverts issus de CC et H sont celles qui se sont installées dans le temps, survivant d'une intervention à l'autre malgré les périodes de stress. La compétition pouvant ensuite éventuellement se mettre en place entre les espèces résistantes au stress. Pour les modalités à niveau plus intense de perturbation (CC et H), il est attendu une colonisation des espaces vierges par des espèces à petites graines. Or une masse importante de graine permet le développement de la plante lors de stress (Moog *et al.*, 2005). Ainsi, nous observons sur la station expérimentale une forte prévalence de *C. halicacabum* après un travail du sol, espèce avec la masse de graine la plus importante (Fig. 10), qui disparaît pour laisser la place en autres à *S. arundinaceum*, l'espèce du quadrat atteignant la hauteur végétative la plus importante. La composante régénération (masse des graines) est ici liée à la résistance au stress pour être ensuite supplantée par la compétition (hauteur végétative maximale). Si les différentes modalités de gestion de l'enherbement n'ont pas révélé d'impact sur la valeur moyenne de la masse des graines dans les communautés végétales (Tableau 4), c'est peut-être parce que cet effet est transitoire et n'est plus visible sur les couverts développés faits de communautés végétales déjà structurées par les composantes de résistance au stress et de compétition. Or les suivis et comparaisons des couverts végétaux, destructifs dans notre étude, ne sont effectués que sur des couverts déjà bien développés. Une étude comparative des couverts végétaux issus des différentes modalités de gestion de l'enherbement pourrait être faite sur le même modèle que les suivis de structuration des communautés effectués sur les quatre sites d'étude, c'est-à-dire par une estimation visuelle des taux de recouvrement des espèces végétales au cours du temps.

L'étude des modifications des communautés en réponse aux pratiques de gestion de l'enherbement permettra dans un troisième temps d'anticiper les différents couverts végétaux qu'il est possible d'obtenir dans le temps.

Nous avons montré qu'il était possible de manipuler la composition du couvert végétal à l'aide de méthodes de gestion de l'enherbement. La gestion du couvert végétal, basée sur des règles de décision simples, est déjà une partie courante des opérations d'exploitation des vergers d'agrumes, de sorte que cette approche est particulièrement appropriée pour son utilisation par les producteurs. Dans cette étude, nous soulignons des différences de composition dans les communautés végétales de BM et F par rapport à H d'un point de vue qualitatif, mais aussi quantitatif. Nous avons montré que la biomasse totale différait parmi ces traitements et que ces différences sont significatives dès la deuxième année de l'expérimentation.

Nous avons observé que les familles dominantes, les formes de vie et les histoires de vie du couvert végétal étaient également impactées par les traitements de gestion de l'enherbement appliqués. Nous avons identifié que les couverts F et BM étaient associés à des espèces pérennes, une reproduction végétative, des valeurs moyennes élevées de LDMC et plus de chamaephytes et d'hémicryptophytes que d'autres formes de vie (figure 15 et tableau 4). Le couvert de la modalité H était quant à lui lié à une histoire de vie annuelle, une reproduction sexuée, des valeurs moyennes élevées de SLA et plus de thérophytes que d'autres formes de vie. F et BM tendaient à favoriser les Fabaceae, les Poaceae et les Malvaceae, tandis que H et CC tendaient à favoriser les Asteraceae, les Euphorbiaceae et les Amaranthaceae (tableau 4). Cependant, le nombre d'espèces observées par famille était trop faible pour indiquer une relation définie entre les familles et la gestion de l'enherbement.

Les différences que nous avons observées dans les formes de vie, les valeurs de SLA et de LDMC semblent refléter les adaptations du couvert végétal au niveau et au type de perturbation de la gestion de l'enherbement. Les valeurs SLA et LDMC peuvent être considérées comme reflétant le compromis de résilience en réponse aux perturbations (Bernhardt-Römermann, 2011). La combinaison de LDMC faible et de valeurs élevées de SLA est associée à un retour sur investissement rapide et à des feuilles de courte durée de vie, tandis que la combinaison LDMC élevé et SLA faible est associée à un faible taux de retour sur investissement mais à des feuilles à plus longue durée de vie menant à des valeurs d'interception de lumière comparables une fois ramenées à la durée de vie des feuilles (Westoby, 1998; Wright *et al.*, 2004). Les résultats de notre étude sont cohérents avec cette vision de la stratégie de la plante face à une perturbation intense (H) caractérisée par un faible LDMC et des valeurs élevées de SLA (Fig. 16 et tableau 4). La modalité herbicide favoriserait les plantes à stratégie d'acquisition plutôt que de conservation. En outre, Meiss *et al.* (2008) ont constaté dans une expérience en serre que l'intensité d'une réponse à la fauche dépend de la position de la coupe par rapport à celle des bourgeons de la plante. Dans notre étude, les chamaephytes étaient plus abondantes dans les parcelles fauchées que dans les autres parcelles. Ceci est cohérent étant donné que les plantes dans le traitement de fauche ont été coupées à une hauteur de 10 cm, ce qui aurait permis aux chamaephytes avec leurs bourgeons relativement hauts de se régénérer et de se propager. Les espèces perdurent entre deux interventions de gestion de l'enherbement et se propagent progressivement comme cela a été observé sur les données au champ. Castro and Freitas (2009) ont observé, lors d'une baisse en intensité du pâturage, une augmentation subséquente de la biomasse liée au remplacement des plantes herbacées par des arbustes. De même, Zanin *et al.* (1997) ont montré que lorsque les perturbations s'arrêtaient, les chamaephytes et les hémicryptophytes remplaçaient les thérophytes comme plantes dominantes

dans le couvert. Selon eux, les changements qui se produisent lors de l'arrêt des perturbations chimiques et physiques peuvent être considérés comme une forme de succession écologique. Selon Castro and Freitas (2009), la hauteur de la plante, les valeurs de LDMC et les masses de graines augmentent avec le temps d'abandon des parcelles, alors que les valeurs de SLA diminuent. La théorie des successions se situe sur une échelle temporelle différente, allant de quelques années à plusieurs décennies, mais elles fournissent des informations sur les transitions qui se produisent à partir de couverts perturbés (herbicide, pâturage) vers des couverts moins perturbés (fauche, jachère). Nous observons des phénomènes comparables à l'échelle temporelle de la gestion de l'enherbement dans le verger.

Une approche fonctionnelle de l'efficacité potentielle des couverts végétaux vis-à-vis de la lutte biologique sera abordée dans les chapitres II et III et permettra dans une quatrième étape de choisir les plus adaptés et de les sélectionner par les pratiques de gestion de l'enherbement.

Nous avons pu amorcer dans ce Chapitre I le travail d'évaluation de la fonctionnalité du couvert vis-à-vis de la lutte biologique dans le temps en considérant l'évolution de la part et de l'abondance du couvert végétal portant des ressources florales et des ressources extraflorales. Pour approfondir ce travail sur la fourniture de nourritures alternatives aux auxiliaires, il faudra prendre en compte la spécificité de certains insectes utiles pour certains types de fleur, ou types de pollens et prendre ainsi en compte la qualité de la ressource fournie par le couvert vis-à-vis de ces derniers. De plus l'abondance des traits floraux n'est pas pondérée en fonction de leur abondance par espèce végétale, seule l'abondance de l'espèce végétale elle-même est représentée. Ces connaissances supplémentaires permettront à terme de pouvoir distinguer les espèces ayant un compromis intéressant entre leur compétitivité et l'abondance ou la qualité de leur ressource. Les chapitres suivants aborderont les autres traits d'effet considérés comme pertinents par rapport à la lutte biologique.

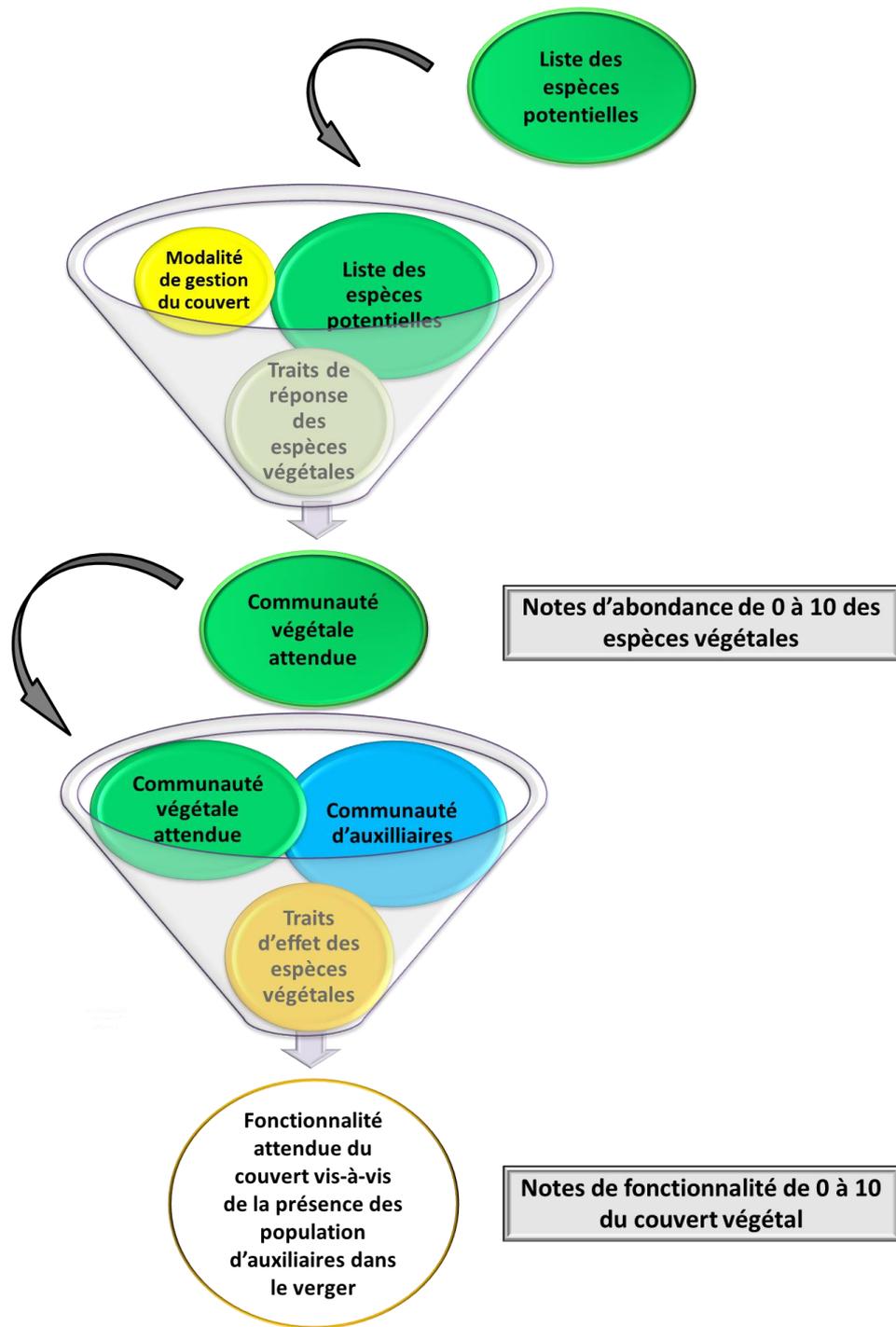


Figure 17. Schéma du fonctionnement de l'outil d'aide à la décision proposé

Conclusion

La structuration des espèces végétales présentes sur un verger en communautés organisées est appréhendable par une approche fonctionnelle sous-jacente aux stratégies écologiques des plantes décrites par Grime et Westoby. Nous avons montré que le mode de gestion des enherbements impactait la composition et l'abondance de ces communautés végétales en favorisant des attributs de traits différents. La biomasse du couvert végétal était plus importante avec les modalités de fauche ou de broyage qu'avec l'herbicide ou le travail du sol. Nos résultats indiquent que les changements de composition de la communauté végétale en réponse aux traitements peuvent être décrits en termes de forme de vie, SLA, LDMC, histoire de vie et type de reproduction. Ce travail est une première étape dans l'optimisation du contrôle biologique par conservation dans les vergers dans le but de réduire l'application de pesticides. Nous avons pu caractériser la dynamique d'abondance de la part du couvert végétal portant des sources potentielles de nourriture alternative pour les auxiliaires, des études complémentaires sont présentées dans les chapitres II et III afin de déterminer comment la gestion de l'enherbement modifie l'abondance des autres traits d'effet en lien avec les populations d'insectes utiles en verger d'agrumes (voir Fig.17).

ANNEXES

Annexe 1 Moyennes des températures minimales, maximales (°C) et de la hauteur des précipitations (mm) pour la station météorologique de la Ligne Paradis. Source : Météo-France (Météo-France, 11/09/2017).

	Température Minimale 1981-2010	Température Maximale 1981-2010	Hauteur de Précipitations 1981-2010
Janvier	22,0 °C	30,9 °C	118,8 mm
Février	22,1 °C	30,7 °C	155,1 mm
Mars	21,4 °C	30,0 °C	127,5 mm
Avril	20,3 °C	29,0 °C	104,8 mm
Mai	18,7 °C	27,2 °C	71,5 mm
Juin	16,8 °C	25,4 °C	69,2 mm
Juillet	15,8 °C	24,5 °C	72,1 mm
Août	15,7 °C	24,8 °C	47,1 mm
Septembre	16,4 °C	25,9 °C	38,8 mm
Octobre	17,4 °C	27,1 °C	29,5 mm
Novembre	18,9 °C	28,5 °C	35,9 mm
Décembre	20,8 °C	29,9 °C	69,8 mm

Annexe 2 Classification en type fonctionnel CSR selon Pierce *et al.* (2013) des espèces dont la surface foliaire, le SLA et le LDMC ont pu être caractérisée. Les espèces présentes dans les cadrats de Bassin-Plat (150m) apparaissent en bleu.

Espèce végétale	Type fonctionnel CSR
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	C/SC
<i>Achyranthes aspera</i> L.	CR/CSR
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	CR
<i>Amaranthus viridis</i> L.	SC/CSR
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	CR
<i>Bidens pilosa</i> L.	CR
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	C/CR
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban	CR
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E.Walker	C/CR
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	S/SR
<i>Cyperus rotundus</i> L.	S/SC
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd	S/SC
<i>Desmodium incanum</i> DC.	C/CSR
<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	SR/CSR
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex R. & S.	R
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	CR/CSR
<i>Fumaria muralis</i> Sond. ex Koch	R/CR
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	R/CR
<i>Indigofera hendecaphylla</i> Jacq.	S
<i>Ipomoea indica</i> (Burm. f.) Merr.	C/CR
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	C/CR
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	S/CSR
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	S/SC
<i>Melochia pyramidata</i> (L.) Britt.	S/SC
<i>Oxalis corniculata</i> L.	R/CR
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	CR
<i>Plantago lanceolata</i> L.	C/CR
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	C
<i>Rumex crispus</i> L.	C
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	S/CSR
<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	C
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> (L.) Brongn.	CR
<i>Trifolium repens</i> L.	CR
<i>Veronica persica</i> Poir.	R

Annexe 3. L'abondance des traits affectés par les traitements de gestion de l'enherbement pendant la période de l'an 2. (HM = moulin à marteaux, T = travail du sol, M = tondre, et H = herbicide). Les unités sont m².kg-1 pour les valeurs moyennes pondérées (CWM) de la région foliaire spécifique (SLA), g.kg-1 pour CWM de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC_CWM). Pour tous les autres traits, l'abondance relative des attributs par trait dans un traitement est exprimée en pourcentages. Les valeurs sont moyennes ± erreurs standard. Pour chaque trait, les moyens suivis par différentes lettres sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis (KW)). Ch: Chamaephytes, He: Hemicryptophytes, Ge: Geophytes, Th: Therophytes, Ph: Phanerophytes, Am: Amaranthaceae, As: Asteraceae, Co: Convolvulaceae, Cy: Cyperaceae, Eu: Euphorbiaceae, Fa: Fabaceae, Ma: Malvaceae, Po: Poaceae, Sa: Sapindaceae, S: Semence, V_S: Vegetative_Seed, A: Annual, P: Pérénne.

		Treatment				
	Attributes	KW test	T	H	HM	M
	SLA_CWM	***	21.5 ± 0.7 ^b	25.2 ± 0.9^a	18.8 ± 0.4 ^b	18.4 ± 0.5 ^b
	LDMC_CWM	***	209.1 ± 7.7 ^b	226.1 ± 10.7 ^b	258.8 ± 4.6 ^a	260.8 ± 5.0 ^a
Relative biomass (%)						
Life form	Ch	**	31.7 ± 2.7 ^b	51.7 ± 5.4 ^a	42.4 ± 4.3 ^{ab}	54.2 ± 3.8 ^a
	He	***	9.1 ± 2.3 ^a	1.1 ± 0.4 ^b	11.8 ± 2.2 ^a	13.0 ± 3.0 ^a
Family	Ge	***	2.3 ± 0.6 ^a	0.5 ± 0.3 ^b	0.5 ± 0.2 ^b	0.5 ± 0.2 ^b
	Th	n.s.	38.0 ± 4.6	33.5 ± 4.9	37.8 ± 4.7	23.7 ± 3.4
	Ph	n.s.	4.9 ± 1.3	2.9 ± 1.3	5.1 ± 1.7	5.2 ± 1.7
	Am	***	6.5 ± 2.6 ^a	4.1 ± 2.0 ^a	0.3 ± 0.2 ^b	0.004 ± 0 ^b
	As	***	20.9 ± 3.6 ^a	26.6 ± 5.2 ^a	1.2 ± 0.6 ^b	1.1 ± 0.4 ^b
	Co	n.s.	5.0 ± 1.1 ^a	5.6 ± 1.1 ^a	5.4 ± 0.7 ^a	7.8 ± 1.3 ^a
	Cy	***	2.3 ± 0.6 ^a	0.5 ± 0.3 ^b	0.5 ± 0.2 ^b	0.5 ± 0.2 ^b
	Eu	***	10.5 ± 2.0 ^a	16.3 ± 3.2 ^a	0.2 ± 0.1 ^b	2.6 ± 1.2 ^b
	Fa	***	6.0 ± 1.2 ^b	0.5 ± 1.2 ^c	27.9 ± 2.7 ^a	31.9 ± 2.7 ^a
	Ma	**	15.5 ± 2.4 ^b	35.0 ± 4.8 ^a	25.8 ± 3.3 ^{ab}	24.5 ± 2.9 ^{ab}
Type of reproduction	Po	***	20.0 ± 4.1 ^b	1.1 ± 0.5 ^c	35.8 ± 4.2 ^a	27.7 ± 4.4 ^{ab}
	Sa	***	4.9 ± 1.3 ^a	2.9 ± 1.3 ^b	0.5 ± 0.4 ^b	0.7 ± 0.4 ^b
	S	***	74.4 ± 3.9 ^b	90.5 ± 2.5 ^a	64.5 ± 3.6 ^{bc}	51.5 ± 2.9 ^c
Life history	V and S	***	17.1 ± 3.0 ^c	2.1 ± 0.6 ^d	33.2 ± 3.6 ^b	45.2 ± 3.1 ^a
	A	***	71.2 ± 3.7 ^a	62.8 ± 5.1 ^a	42.3 ± 3.5 ^b	35.8 ± 3.3 ^b
	P	***	0.2 ± 0.26 ^b	0.3 ± 0.05 ^b	0.5 ± 0.04 ^a	0.6 ± 0.04 ^a

Annexe 4 Données ayant servies à la classification CSR de la figure 11

Espèces	Leaf Area (mm ²)	Leaf Dry Matter Content (%)	Specific Leaf Area (mm ² mg ⁻¹)
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	1994	15,3	16,6
<i>Achyranthes aspera</i> L.	730,1	19,1	27,0
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	694,5	12,5	31,6
<i>Amaranthus dubius</i> Mart. ex Thell.	1740,9	20,9	24,0
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	4832,9	13,7	31,4
<i>Bidens pilosa</i> L.	3150	17,6	34,4
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	1670,8	15,2	20,1
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban	1696,8	11,7	35,4
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E.Walker	224,3	12,9	16,0
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	154,7	36,4	30,5
<i>Cyperus rotundus</i> L.	223,2	20,8	16,7
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd	701,4	30,3	13,6
<i>Desmodium incanum</i> DC.	4378,8	20,1	24,8
<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	300,7	23,6	24,2
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex R. & S.	113,8	14,4	113,8
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	2260,9	22,6	34,3
<i>Fumaria muralis</i> Sond. ex Koch	1295,1	10,7	48,6
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	448,9	9,6	42,8
<i>Indigofera hendecaphylla</i> Jacq.	90,2	29,3	17,1
<i>Ipomoea indica</i> (Burm. f.) Merr.	8179,0	14,7	25,1
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	2858	16,8	20,6
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	1125,9	32,5	25,0
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	203,5	23,0	14,0
<i>Melochia pyramidata</i> (L.) Britt.	1313,2	31,1	22,5
<i>Oxalis corniculata</i> L.	480,4	15,6	30,9
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	1997,9	11,5	30,7
<i>Plantago lanceolata</i> L.	16582,8	9,7	20,5
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	8909,4	8,7	16,4
<i>Rumex crispus</i> L.	94034,3	9,0	18,3
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	1408,7	33,4	26,4
<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	158640,2	15,3	15,2
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> (L.) Brongn.	425,0	14,8	27,2
<i>Trifolium repens</i> L.	1779,6	13,2	36,9
<i>Veronica persica</i> Poir.	89,2	10,3	44,6

Chapitre II

Impact de la composition floristique et fonctionnelle des couverts végétaux issus de contextes pédoclimatiques ou de gestion de l'enherbement différents sur l'abondance et la composition des populations de Phytoseiidae



Chapitre II: Impact de la composition floristique et fonctionnelle des couverts végétaux issus de contextes pédoclimatiques ou de gestion de l'enherbement différents sur l'abondance et la composition des populations de Phytoseiidae

1. Introduction

Les vergers d'agrumes sur l'île de la Réunion sont soumis à de fortes pressions des ravageurs qui affectent les rendements et la qualité des fruits, amenant à une utilisation importante de pesticides. Parmi ces ravageurs, les acariens phytophages causent des dégâts significatifs pour les cultures et sont soumis à des traitements préventifs du fait de la difficulté à les détecter visuellement. Plusieurs espèces de la famille des Phytoseiidae sont connues pour être des prédateurs efficaces d'acariens phytophages, tels que *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) (Abad-Moyano *et al.*, 2009) et *Polyphagotarsonemus latus* (Banks) (Acari: Tarsonemidae) (Gerson, 1992) ou encore des acariens de la famille des Eriophyoidea. Leur utilisation dans la protection des vergers d'agrumes minimiserait l'impact négatif sur les ennemis naturels et par voie de conséquence sur l'environnement des acaricides d'origine chimique largement utilisés. Jusqu'à maintenant, la gestion des adventices dans les vergers visait principalement à éliminer la concurrence de ces dernières sur les ressources de la culture (Hanson *et al.*, 2017). Depuis une quinzaine d'années, de nombreuses études portent sur la gestion de cette zone non cultivée, importante en verger, et de sa contribution à la durabilité des systèmes (Landis *et al.*, 2000) et notamment dans la lutte biologique par conservation. Les couverts végétaux de l'inter-rang peuvent être source de nourriture alternative comme le pollen ou le nectar pour les Phytoseiidae généralistes et permettre donc leur survie en l'absence de proies. Pour certains genres de Phytoseiidae, ces ressources sont même essentielles à leur développement (McMurtry *et al.*, 2013). Nous avons pu voir dans le Chapitre I que la disponibilité des ressources provenant d'un couvert végétal peut être modifiée par la modification de sa composition ou de son abondance sous l'effet de facteurs pédoclimatiques et de la gestion de ces couverts.

Etant donné que l'altitude peut avoir des influences différentes sur les espèces de Phytoseiidae (Croft and Luh, 2004) et que la température peut modifier leur abondance et leur vitesse de développement (Gotoh *et al.*, 2004), nous avons choisi de considérer plusieurs cas de figures en

travaillant dans quatre vergers situés à quatre altitudes et contextes pédoclimatiques distincts. De plus, la sensibilité des Phytoseiidae aux traitements phytosanitaires (Hislop and Prokopy, 1981; Smith and Papacek, 1991; Sato *et al.*, 2001; Prischmann *et al.*, 2005; Sáenz-de-Cabezón Irigaray *et al.*, 2007; Szabó *et al.*, 2013; Argolo *et al.*, 2014) varie avec l'espèce de Phytoseiidae (Argolo *et al.*, 2014). Ceci souligne l'importance de tester différentes conduites de verger pour déterminer la faisabilité d'une amélioration des populations de Phytoseiidae dans différents contextes.

Plusieurs études soulignent un impact immédiat ou à court terme des pratiques de gestion de l'enherbement sur les populations de Phytoseiidae (Addison *et al.*, 2000; Mailloux *et al.*, 2010; Funayama, 2016; Sahraoui *et al.*, 2016). D'autres ont comparé l'impact de la couverture végétale spontanée, du sol nu et d'un couvert monospécifique sur le contrôle biologique des acariens Tetranychidae (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a), mais pas l'impact, sur les populations de Phytoseiidae dans les vergers, de la modification des communautés végétales spontanées par les pratiques de gestion de l'enherbement. Afin d'accroître le contrôle biologique dans les vergers d'agrumes de manière durable, nous focaliserons dans cette étude plus précisément sur l'impact de la fonctionnalité des espèces et des communautés végétales sur l'abondance et la composition des populations de Phytoseiidae. Nous testerons dans un deuxième temps l'impact indirect de quatre méthodes de gestion de l'enherbement sur la capacité des communautés végétales qui en résultent à héberger des populations de Phytoseiidae. Nous utiliserons une approche fonctionnelle pour sa capacité à généraliser les résultats à diverses communautés végétales et à divers groupes d'ennemis naturels (Lavorel *et al.*, 1997). D'un point de vue fonctionnel, il a été démontré que la présence de Phytoseiidae sur une espèce végétale peut être fortement influencée par des traits foliaires tels que la présence de domaties sur la plante (O'Dowd D, 1989; Pemberton and Turner, 1989) ou la densité foliaire des trichomes (Kreiter *et al.*, 2002; Roda *et al.*, 2003; Schmidt, 2014). Nous avons fait le choix dans ce deuxième Chapitre d'étudier ces caractéristiques végétales comme étant les traits d'effet, c'est-à-dire, ayant potentiellement un impact sur la lutte biologique en verger d'agrumes en liant les espèces et communautés végétales aux populations de Phytoseiidae.

Ce travail vise à faire un état des lieux des populations de Phytoseiidae dans quatre vergers d'agrumes situés dans différents contextes pédoclimatiques et sous des conduites de verger différentes dans le Sud de l'île de La Réunion (gestion de l'enherbement et protection phytosanitaire du verger), puis à répondre à plusieurs questions dans un objectif plus global d'améliorer la lutte biologique par conservation en verger d'agrumes. Peut-on favoriser la présence de Phytoseiidae dans les vergers par la composition fonctionnelle des couverts végétaux ? Est-il possible de modifier la composition fonctionnelle ciblée sur l'attractivité vis-à-vis des Phytoseiidae de ces couverts végétaux

par la méthode de gestion de l'enherbement ? Est-ce que les populations de Phytoseiidae de la canopée sont influencées par celles du couvert végétal ?

Nous avons : (i) comparé les populations de Phytoseiidae issus de quatre vergers dans différents contextes pédoclimatiques et sous différentes conduites de verger ; ii) testé les liens entre traits d'effet des espèces végétales et leur capacité à héberger les Phytoseiidae puis iii) étudié l'impact de l'abondance des traits d'effet au sein d'une communauté végétale sur l'abondance des Phytoseiidae dans les quatre vergers puis entre enherbement d'un même site expérimental. Nous avons complété l'analyse par iv) l'étude de l'impact des quatre modalités de gestion de l'enherbement sur la capacité des communautés végétales résultantes à abriter les populations de Phytoseiidae et par v) l'étude de l'impact de la modification des populations de Phytoseiidae dans les couverts végétaux sur les populations de Phytoseiidae dans la canopée des arbres du verger.

2. Matériels et méthodes

2.1. Sites d'étude

Les quatre sites d'étude (voir partie « Présentation des sites d'études et du dispositif expérimental ») ont été mobilisés pour l'étude de l'impact de la composition fonctionnelle des couverts végétaux sur l'abondance et la composition des Phytoseiidae. La description des vergers et de la conduite leurs descriptions Le dispositif expérimental en place sur la station de Bassin-Plat a été le support de l'étude de l'impact des modalités de gestion de l'enherbement sur la composition et l'abondance des Phytoseiidae.

2.2. Abondance et diversité des Phytoseiidae dans quatre vergers

2.2.1. Echantillonnage des espèces végétales et des Phytoseiidae

Sur la parcelle expérimentale de Bassin Plat :

Dix-neuf espèces communes (Tableau 1) ont été échantillonnées deux fois sur le verger expérimental (voir partie « Présentation des sites d'études et du dispositif expérimental »), le 20/02/2017 et le 30/03/2017. Pour chaque échantillon, 30 feuilles ont été prélevées sur au moins trois individus différents. La première session comprenait une biomasse sèche totale de 191.0 g, et la deuxième de 267.1 g. Contrairement aux prélèvements effectués chez les producteurs qui seront détaillés dans la partie suivante, les échantillons de couvert végétal de la station expérimentale n'ont

pas été prélevés aléatoirement. Les dix-neuf espèces végétales les plus abondantes observées préalablement dans les inter-rangs ont été choisies (voir Chapitre I). La biomasse sèche totale des espèces végétales qui ont été prélevées représentait 458.1 g pour une surface indéterminée (car prélevées de façon éparse sur le verger). La quantité de Phytoseiidae ne pourra donc pas toujours être strictement comparée aux autres sites.

Sur les sites Producteur :

Sur chaque site, deux parcelles contenant 20 arbres chacune ont été délimitées (P1 et P2, voir partie « Présentation des sites d'études et du dispositif expérimental »). Deux sessions d'échantillonnage ont eu lieu chez chaque producteur : Le 31/05/2016 et le 29/12/2016 à 230 m ; le 24/05/2016 et le 22/09/2016 à 870 m et le 28/04/2016 et le 18/10/2016 à 980 m.

Pour chaque session d'échantillonnage, et dans chaque parcelle, un quadrat (de 40*40 cm) est lancé 3 fois de suite dans l'enherbement des inter-rangs de la zone centrale. Les espèces végétales sont identifiées, coupées au ras du sol et placées séparément dans un flacon de 2.5 L. Tous les individus d'une même espèce végétale provenant des 3 quadrats d'une même parcelle sont placés dans le même flacon. Il y a donc autant de flacons que d'espèces végétales collectées par parcelle et par session d'échantillonnage.

Tableau 1 Liste des 35 espèces végétales présentes dans au moins un échantillon des différents vergers, les croix représentent les sites où elles ont été échantillonnées.

Espèces végétales	150 m	230 m	870 m	980 m
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	x	0	0	0
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	0	x	x	x
<i>Amaranthus viridis</i> L.	x	x	0	0
<i>Bidens pilosa</i> L.	x	x	x	0
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	0	0	x	x
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	x	0	0	0
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban	0	x	0	0
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	x	x	x	0
<i>Cyperus rotundus</i> L.	x	0	0	x
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd	x	0	0	0
<i>Desmodium incanum</i> DC.	0	x	0	0
<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	x	0	0	0
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex R. & S.	0	x	x	0
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke	0	0	0	x
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	x	0	0	0
<i>Ipomoea indica</i> (Burm.) Merr.	0	x	0	x
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	x	x	0	0
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	x	0	0	0
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	x	x	x	0
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	x	0	x	0
<i>Melochia pyramidata</i> L. (1753)	x	x	x	0
<i>Oxalis corniculata</i> L.	0	x	0	x
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	x	0	0	0
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	x	0	0	0
<i>Plantago lanceolata</i> L.	0	x	x	x
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	0	0	x	x
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	x	0	0	0
<i>Solanum nigrum</i> L.	0	x	x	0

<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill 1769	0	0	x	x
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> Trin.	0	0	0	x
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	0	x	0	0
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	x	0	0	0
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	x	0	0	0
<i>Trifolium repens</i> L.	0	0	x	x
<i>Veronica persica</i> Poir.	0	0	x	x

Le tableau 1 montre les 35 espèces végétales présentes dans au moins un échantillon des différents vergers. Sur le verger expérimental à 150 m, les 19 espèces végétales ont été prélevées de manière ciblée, ces 19 espèces étant les plus abondantes, tandis que chez les producteurs, nous avons prélevés 15 espèces à 230 m, 14 à 870 m et 12 à 980 m, dans les échantillons aléatoires de couvert végétal). Nous constatons qu'aucune espèce n'est présente sur les 4 sites mais que 5 d'entre elles sont présentes sur 3 des 4 sites et 11 sur 2 des 4 sites, les 18 restantes n'étant représentées que dans un verger.

Une fois les Phytoseiidae prélevés (voir le protocole en 2.2.2), la matière végétale est mise à l'étuve pour obtenir le poids de matière sèche (g) de chaque espèce végétale issue des parcelles P1 et P2 pour chaque session de prélèvement. Les biomasses sèches des échantillons totaux pour une même parcelle variaient entre 117.6 g et 233.2 g en fonction de la densité des couverts. Sur les sites Producteurs, aux trois altitudes, les prélèvements ont été faits sur une même surface de 1.92m² par site (3 quadrats de 40 cm² dans 2 parcelles par verger sur 2 sessions d'échantillonnage), pour une biomasse sèche totale de 654.6 g à 230 m, 788.9 g à 870 m et 581.9 g à 980 m.

2.2.2. Identification des Phytoseiidae

Les Phytoseiidae sont extraits de la matière végétale par la méthode 'dipping-checking-washing of leaves' de Boller (1984). Les Phytoseiidae sont ensuite comptés sous un stéréomicroscope (40 x magnification, EZ4 LEICA®), et montés sur lames dans un liquide de Hoyer pour être identifiés sous un microscope à contraste interférentiel calibré (200 x magnification, DM750, LEICA®). La clé de détermination de Chant and McMurtry (2007) a été utilisée pour l'identification des Phytoseiidae.

2.2.3. Caractérisation des traits d'effet des espèces végétales

Les Phytoseiidae sont classés par types, lesquels ont des affinités différentes avec les habitats et les proies (McMurtry *et al.*, 2013) :

- Le **type I** (prédateurs d'acariens spécialisés) est divisé en trois sous-types: I-a et I-b : prédateurs spécialisés d'espèces de *Tetranychidae* et le sous-type I-c- prédateurs spécialisés de *Tydeoidea*.
- Le **type II** est constitué de prédateurs sélectifs des acariens *Tetranychidae*.
- Le **type III** est un groupe énorme et diversifié de prédateurs généralistes. Ils sont regroupés en cinq sous-types basés sur le micro-habitat occupé et sur leur morphologie:
 - III-a- Les prédateurs généralistes vivant sur des feuilles pubescentes
 - III-b-prédateurs généralistes vivant sur des feuilles glabres
 - III-c-Généralistes prédateurs vivant dans des espaces confinés sur les plantes dicotylédones
 - III-d-prédateurs généralistes vivant dans des espaces confinés sur des plantes monocotylédones
 - III-e- prédateurs généralistes de l'habitat du sol et de la litière.
- Le **type IV** est constitué de prédateurs généralistes polliniphages.

Les traits foliaires sont ainsi connus pour influencer la présence de certains Phytoseiidae. La présence de trichomes favorise les genres *Paraphytoseius*, *Phytoseius*, *Typhlodromalus* et *Typhlodromus* de petites tailles qui peuvent ainsi coloniser des habitats non colonisés par de plus gros Phytoseiidae (McMurtry *et al.*, 2013) alors que les *Amblyseius* et *Neoseiulus*, plus gros, semblent privilégier les feuilles glabres. Les type de Phytoseiidae IIIc bénéficieraient de la présence des domaties sans qu'elles soient indispensables à leur présence (Ferreira *et al.*, 2008). Les types des trichomes peuvent aussi modifier la présence de Phytoseiidae (Walter, 1996), leurs forme et structure ont été montrés comme impactant négativement ou positivement (Sato *et al.*, 2011) leur abondance. Les Euseius, Phytoseiidae de type IV, préfèrent quant à eux les feuilles glabres mais peuvent tout de même s'accommoder de trichomes. Les trichomes ont également un autre rôle, celui d'augmenter la rétention du pollen à la surface des feuilles et ainsi de faciliter l'accès des Phytoseiidae à de la nourriture alternative, ils protègent aussi les Phytoseiidae en défavorisant leur prédation (Schmidt, 2014).

Pour chaque espèce végétale, la densité de trichomes (en nombre par cm²) et la présence ou l'absence de domaties ont été observées et renseignées. La densité des trichomes sur les 35 espèces

végétales testées était comprise entre 0 et plus de 2000 trichomes par cm². Les densités de trichomes ont été réparties en 3 classes visuellement par une approche empirique (voir Annexe 1) : « O » pour les faces inférieures glabres, « A » pour les densités allant de 8 à 312 et « B » pour les densités allant de 612 à 2036. Le groupe « A » comprend 17 espèces végétales, le groupe « B » 8 espèces et le groupe « O » 9 espèces. Les résultats sont présentés dans le tableau 2. Seules 5 espèces végétales sur les 35 totales ne présentaient pas de domaties lors des observations.

Tableau 2 Caractérisation fonctionnelle des espèces végétales par les traits foliaires d'effet sélectionnés : Présence ou absence de domaties ; densité de trichomes et classe de densité de trichomes O (glabre), A (modérée) et B (dense).

Espèces végétales	Présence de domaties	Trichomes (classe de densité)	Densité de trichomes (cm ²)
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	Oui	A	312
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Oui	A	83
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Oui	O	0
<i>Bidens pilosa</i> L.	Oui	A	15
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Oui	O	0
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	Oui	A	244
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban	Oui	A	21
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Oui	O	0
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Non	O	0
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd	Non	A	108
<i>Desmodium incanum</i> DC.	Oui	B	910
<i>Digitaria radicata</i> (Presl.) Miq.	Oui	O	0
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex R. & S.	Oui	O	0
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke	Oui	A	96
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Oui	A	304
<i>Ipomoea indica</i> (Burm.) Merr.	Oui	B	837
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	Oui	A	104
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Non	A	123
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Oui	A	188
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Oui	O	0
<i>Melochia pyramidata</i> L. (1753)	Non	O	0

<i>Oxalis corniculata</i> L.	Oui	A	195
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Oui	B	2036
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Oui	B	786
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Oui	A	8
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Oui	A	129
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	Oui	B	1656
<i>Solanum nigrum</i> L.	Non	A	61
<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> Trin.	Oui	O	0
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	Oui	B	813
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Oui	B	1555
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	Oui	B	621
<i>Trifolium repens</i> L.	Oui	A	102
<i>Veronica persica</i> Poir.	Oui	A	298

2.3. Abondance et diversité des Phytoseiidae sur les couverts végétaux des différentes modalités de gestion de l'enherbement du verger expérimental

Quatre sessions d'échantillonnage ont été effectuées sur le dispositif expérimental, à partir de 3 mois après les dernières interventions de gestion de l'enherbement : en mars, août et décembre 2016 et en avril 2017. Le protocole d'échantillonnage pour chaque date est celui expliqué dans Mailloux *et al.* (2010). Il a consisté à lancer au hasard des quadrats en bois de 40 cm² dans les douze parcelles élémentaires (quatre traitements, trois répétitions par traitement). Toutes les plantes de ces quadrats ont ensuite été identifiées et leurs abondances ont été visuellement estimées en pourcentage de la couverture du quadrat. Les Phytoseiidae ont été extraits comme expliqué précédemment dans la partie 2.2.2.

Le nombre de Phytoseiidae est beaucoup plus élevé pour la session d'échantillonnage 4 (563 Phytoseiidae) que pour les Sessions 1 ou 3 (42 et 44, respectivement). La Session 2 (312 Phytoseiidae comptabilisés) n'a pu être utilisée pour l'analyse des impacts des modalités de gestion de l'enherbement à cause d'un décalage dans le temps trop important entre les prélèvements des échantillons des différentes modalités de gestion de l'enherbement ceci en raison de la météo (précipitations). Cela nous a conduits à nous concentrer sur la session d'échantillonnage 4 pour

analyser plus précisément les relations qui peuvent exister entre ces populations de Phytoseiidae, les méthodes de gestion de l'enherbement et l'abondance des espèces végétales (Fig. 5). Les quatre sessions seront mobilisées pour l'étude du lien entre la fonctionnalité des communautés végétales et l'abondance des Phytoseiidae (Fig.7). Uniquement les Session 1, 3 et 4 seront par contre utilisées pour les comparaisons de l'abondance des Phytoseiidae et du nombre d'individus dans chaque genre pour les quatre modalités de gestion de l'enherbement (Tableau 4) du fait du décalage temporel trop important entre les prélèvements des échantillons des différentes modalités de gestion de l'enherbement de la Session 2 pouvant impacter l'abondance des Phytoseiidae qui fluctue avec les conditions climatiques .

Pour chaque espèce végétale, la densité de trichomes (en nombre par cm²) et la présence de domaties ont également été observées et renseignées dans le tableau 1.

2.4. Abondance et diversité des Phytoseiidae sur la canopée des arbres des quatre vergers et lien avec le couvert végétal

Des prélèvements des Phytoseiidae sur la canopée des arbres des parcelles P1 et P2 ont été faites simultanément par l'échantillonnage de 20 feuilles x 3 arbres par parcelle pour les producteurs, soient 60 feuilles*2 parcelles*2 sessions = 240 feuilles. Sur le verger expérimental, 20 feuilles x 2 arbres par bloc ont été prélevés sur les blocs A,B et C (voir partie « Présentation des sites d'étude et du dispositif expérimental ») lors de deux sessions d'échantillonnage le 27/03/2017 et le 21/06/2017, soient 40 feuilles*3 blocs* 2 sessions = 240 feuilles.

2.5. Analyses des résultats et traitements statistiques

Les tableaux de contingence et leur représentation ainsi que les analyses en composantes principales (ACP) ont été élaborés à l'aide du logiciel R (Team, 2015). Ce logiciel a également été utilisé pour l'évaluation des effets des modalités de gestion de l'enherbement sur les abondances des traits d'effet, ainsi que sur les impacts des espèces végétales sur les populations de Phytoseiidae. Seuls les attributs majeurs des traits d'effet ont été inclus dans les analyses. En raison de l'hétéroscédasticité des variances des données, nous avons utilisé le test non paramétrique de

Kruskal-Wallis avec la méthode de Bonferroni pour ajuster les valeurs de la probabilité p pour comparer les relations entre les traitements de gestion de l'enherbement et les abondances des attributs de traits de réponse des espèces végétales ainsi que des populations de Phytoseiidae.

3. Résultats

3.1. Espèces et genres de Phytoseiidae recensés sur les 4 sites

La figure 1 représente les genres de Phytoseiidae en fonction des sites sur lesquels ils ont été trouvés pour chaque individu recensé.

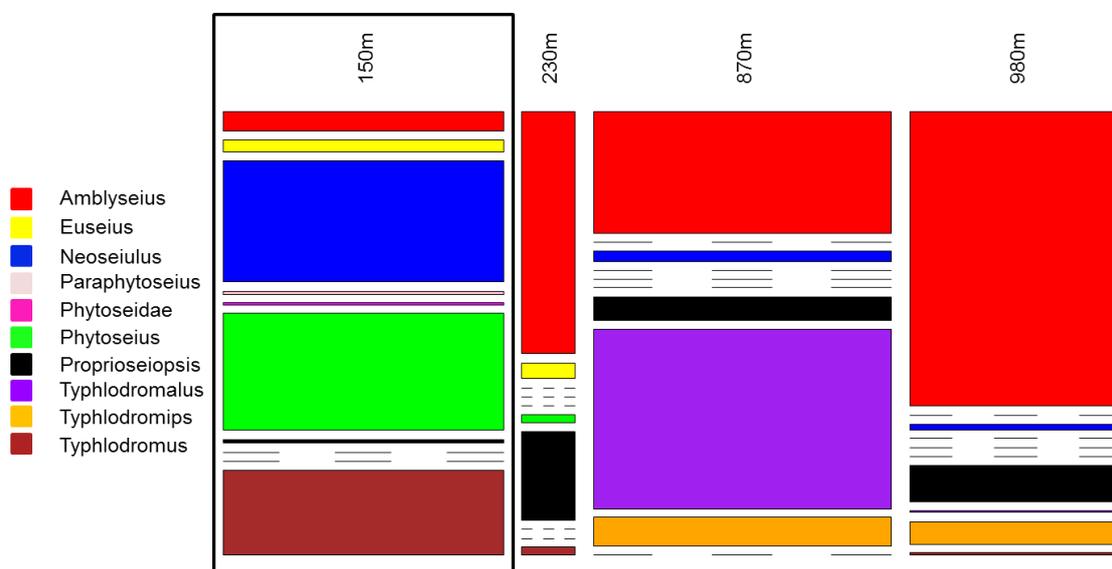


Figure 1. Représentation des genres de Phytoseiidae en fonction des sites sur lesquels ils ont été recensés. La largeur des colonnes représente la proportion d'individus rencontrés sur un site par rapport au nombre d'individus total et la hauteur des rectangles au sein de chaque colonne représente la proportion relative de chaque genre de Phytoseiidae (code couleur) par site. Trois tirets à la place d'un rectangle signifient que le genre de Phytoseiidae n'a pas été trouvé sur le site concerné. Le site à 150 m est encadré car l'abondance des Phytoseiidae trouvé à cet endroit ne peut être comparée à celles des sites Producteurs car les acariens ont été prélevés suivant des protocoles différents.

On constate qu'il y a beaucoup plus de Phytoseiidae recensés sur la parcelle située à 870 m, suivie de celle située à 980 m, que sur le verger situé à 230 m. Les abondances de Phytoseiidae présents sur le verger expérimental à 150 m (encadré sur la Fig. 1) ne peuvent être comparées aux abondances retrouvées sur les sites producteurs car les échantillons n'ont pas eu lieu sur la même surface de couvert végétal (voir partie 2.2.1). On peut tout de même noter qu'à 150 m, les Phytoseiidae

prélevés sur une biomasse végétale de 458.1 g (représentant les 19 espèces végétales ciblées) sont au nombre de 235, soit 51.3 Phytoseiidae pour 100 g de biomasse sèche, ce qui est bien plus dense que le site Producteur le plus riche, à 870 m, avec 253 Phytoseiidae pour 788.9 g de couvert végétal, soit 32.1 Phytoseiidae pour 100 g de biomasse sèche. Les Phytoseiidae sont donc particulièrement abondants sur la parcelle expérimentale. Nous avons décidé de conserver les résultats du verger expérimental sur la figure 1 car cette figure permet une visualisation facile des genres de Phytoseiidae présents sur les quatre sites et de leur abondance relative au sein de chaque site (représentée par la hauteur des rectangles de couleur au sein de chaque colonne). Neufs genres de Phytoseiidae étaient présents dans l'ensemble des prélèvements, dont 8 à 150 m, 5 à 230 m et à 870 m et 6 à 980 m. On constate une prédominance des *Amblyseius* sur les sites à 230 m et 980 m. Les *Amblyseius* sont bien représentés à 870 m mais sont cependant moins nombreux que les *Typhlodromalus* qui prennent le dessus. Ces derniers sont presque exclusivement retrouvés à 870 m (124 individus) avec seulement 1 individu retrouvé à 980 m. On trouve des *Typhlodromips* également à 870 et 980 m uniquement alors que les *Euseius* et *Phytoseius* n'ont été au contraire identifiés qu'à 150 et 230 m. Les *Proprioseiopsis* ont été retrouvés sur les 4 sites dans le même ordre de grandeur (tableau 3). Sur la station expérimentale, les genres majoritaires sont *Neoseiulus*, *Phytoseius*, *Typhlodromus*. Ces 3 genres majoritaires à 150 m sont largement dominés, quand ils sont présents, sur les couverts des 3 autres sites suivis.

Le Tableau 3 détaille le nombre total des individus par espèce de Phytoseiidae au sein des 9 genres retrouvés sur les quatre sites d'étude. Vingt-trois espèces de Phytoseiidae au total ont été distinguées, dont 14 ont été trouvées sur la station expérimentale, 7 sur le verger à 230 m, 8 sur le verger à 870 m et 7 sur le verger à 980 m. Les *Typhlodromips* n'ont toutefois pas été identifiés au stade de l'espèce. Certaines espèces sont encore en cours d'identification.

Plus en détails, nous observons bien moins de Phytoseiidae à 230 m (45) qu'à 980 m (179) ou qu'à 870 m (253) chez les producteurs et les Phytoseiidae sont retrouvés en abondance sur le verger expérimental.

Les espèces de Phytoseiidae retrouvées sur les végétaux, appartiennent toutes au type III constitué de généralistes, hormis *Neoseiulus longispinosus*, spécialiste de type II et *Euseius ovaloides*, généraliste de type IV avec une préférence marquée pour le pollen.

Tableau 3. Abondance des genres (en gras) et espèces de Phytoseiidae en nombre d'individus prélevés par site.

Espèce de Phytoseiidae/Site	150m	230m	870m	980m	Total
Amblyseius spp. total	12	30	85	145	
<i>Amblyseius largoensis</i>			75	145	220
<i>Amblyseius</i> spp. (3 espèces non identifiées)	12	30	10		52
Euseius ovaloides	8	2			10
Neoseiulus spp. total	79		7	3	89
<i>Neoseiulus bayviewensis</i>	23				23
<i>Neoseiulus californicus</i>	3				3
<i>Neoseiulus longispinosus</i>	10				10
<i>Neoseiulus scapilatus</i>			7	3	10
<i>Neoseiulus</i> sp. (4 espèces non identifiées)	43				43
Paraphytoseius orientalis	2				2
Phytoseius spp. total	76	1			77
<i>Phytoseius haroldi</i>	74	1			75
<i>Phytoseius</i> sp.	2				2
Proprioseiopsis spp. total	3	11	17	18	49
<i>Proprioseiopsis mexicanus</i>	3	10	11	11	35
<i>Proprioseiopsis ovatus</i>			6	7	13
<i>Proprioseiopsis</i> sp.		1			1
Typhlodromalus spinosus			124	1	125
Typhlodromips spp.			20	11	31
Typhlodromus spp. total	54	1		1	56
<i>Typhlodromus (Anthoseius) moraesii</i>	54				54
<i>Typhlodromus (Anthoseius) transvaalensis</i>		1		1	2
Total	235	45	253	179	712

3.2. Liens entre genre de Phytoseiidae et espèce végétale

Nous avons cherché à voir si la composition des couverts végétaux avait une influence sur les populations de Phytoseiidae. La figure 2 donne une vision synthétique des Phytoseiidae recensés en fonction de leur genre et de l'espèce végétale sur laquelle ils ont été retrouvés. Cette figure permet de voir avec la largeur des colonnes, la proportion des genres des Phytoseiidae totaux recensés. La couleur et la hauteur des rectangles permettent de voir rapidement la proportion des espèces

végétales sur lesquelles ces genres ont été prélevés. Ainsi, on constate qu'*Amblyseius*, le genre majoritaire comme décrit précédemment, a été trouvé principalement sur quatre plantes : *Raphanus raphanistrum*, *Plantago lanceolata*, *Ageratum conyzoides* et *Bidens pilosa* tout comme *Typhlodromalus*, le deuxième genre le plus important. De manière générale, ces espèces végétales abritent une grande diversité de Phytoseiidae avec au moins cinq genres différents. Les genres *Neoseiulus*, *Phytoseius* et *Typhlodromus* sont plus équitablement répartis sur les espèces végétales. *Euseius* et *Paraphytoseius*, au contraire, ne sont retrouvés que sur maximum trois espèces végétales mais ils sont en trop faible effectif pour permettre une comparaison de leur répartition sur les différentes espèces végétales. Sur les 35 espèces végétales prélevées, seules deux ne présentaient pas de Phytoseiidae : *Cyperus rotundus* et *Centella asiatica*.

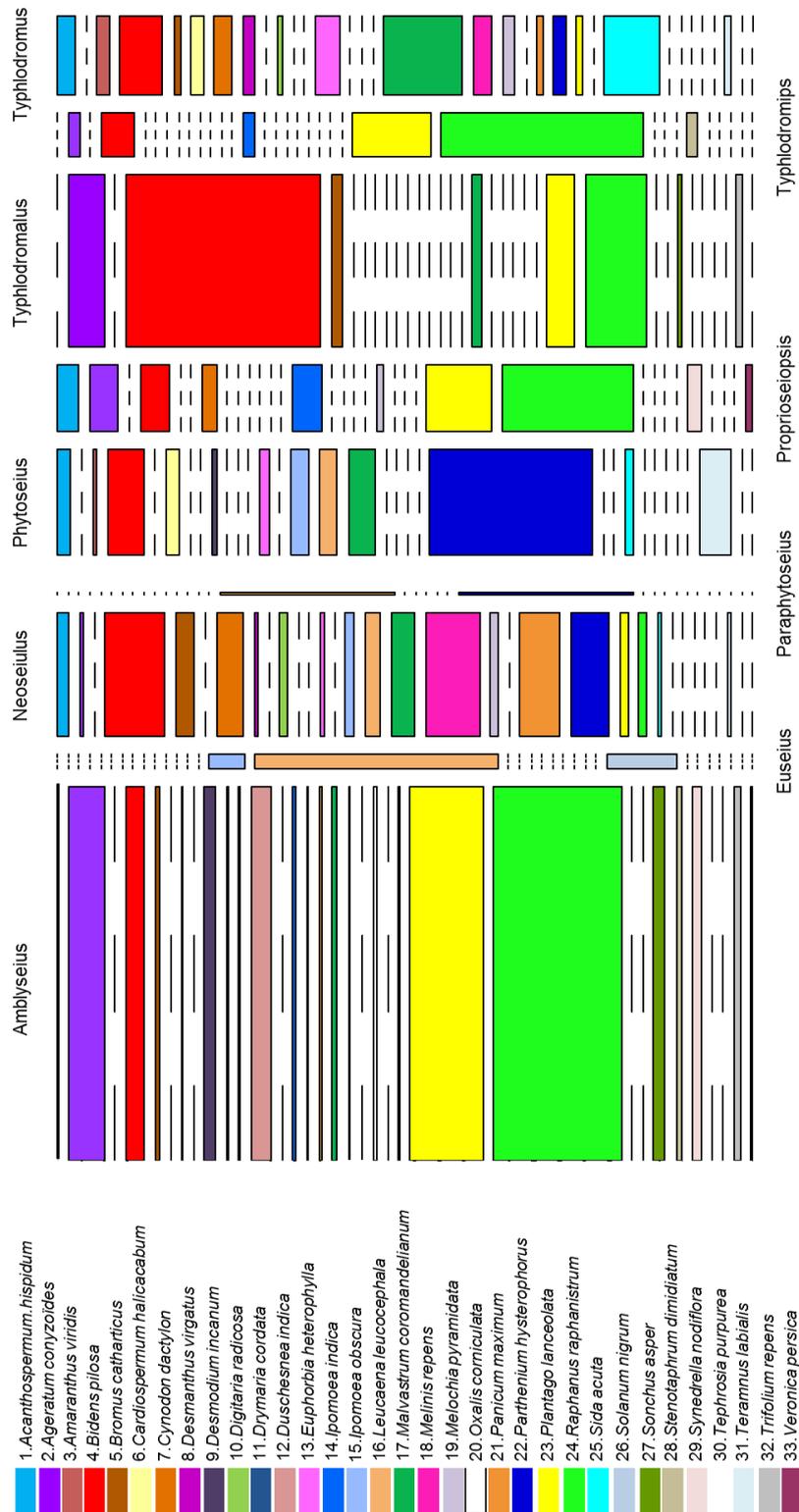


Figure 2. Représentation des genres de Phytoseiidae en fonction des espèces végétales sur lesquels ils ont été recensés. La largeur des colonnes donne la proportion des genres des Phytoseiidae totaux recensés sur les 4 sites. La couleur et la hauteur des rectangles représentent la proportion des espèces végétales sur lesquelles ces genres ont été prélevés.

3.3. Liens entre genre de Phytoseiidae et traits foliaires

De nombreux articles décrivant la présence de Phytoseiidae sur différentes plantes de nos relevés existent dans la littérature (de Moraes *et al.*, 1993; Ferragut and Peña-Estévez, 2003; Zannou *et al.*, 2007; Mailloux *et al.*, 2010; Childers and Denmark, 2011; Haneef and Sadanandan, 2013; Sahraoui *et al.*, 2014; Sahraoui *et al.*, 2016), la question que nous nous posons à ce stade est de savoir si l'on peut généraliser les liens des Phytoseiidae à leur plante hôte par des liens avec les traits des espèces végétales ? Nous avons utilisé la caractérisation fonctionnelle des espèces végétales inventoriées dans nos quadrats (voir tableau 1 Partie 2.2) pour étudier l'impact des couverts végétaux sur la présence et l'abondance des Phytoseiidae. La figure 3 illustre la contingence entre la présence des Phytoseiidae de chaque genre et les attributs de traits des espèces végétales sur lesquels ils ont été trouvés. Sur la partie haute de la figure, nous observons que la majorité des Phytoseiidae au sein d'un genre sont présents sur les espèces végétales avec domaties mis à part le genre *Euseius*. Les genres *Typhlodromalus* et *Typhlodromips* n'ont pas été observés sur des espèces sans domaties. La partie basse du graphique montre la répartition des genres sur les espèces végétales avec différentes classes de densités de trichomes foliaires. Nous constatons une préférence pour les plantes avec une classe de densité de trichomes « A » pour les *Amblyseius*, *Euseius*, *Proprioseiopsis*, *Typhlodromalus* et *Typhlodromips*. Les *Typhlodromus* et *Neoseiulus* et dans une moindre mesure les *Paraphytoseius* ne semblent pas présenter de préférences marquées pour une classe de densité de trichomes en particulier. Enfin, les *Phytoseius* tendent à être plus présents sur les espèces végétales présentant une classe de densité de trichomes « B ».

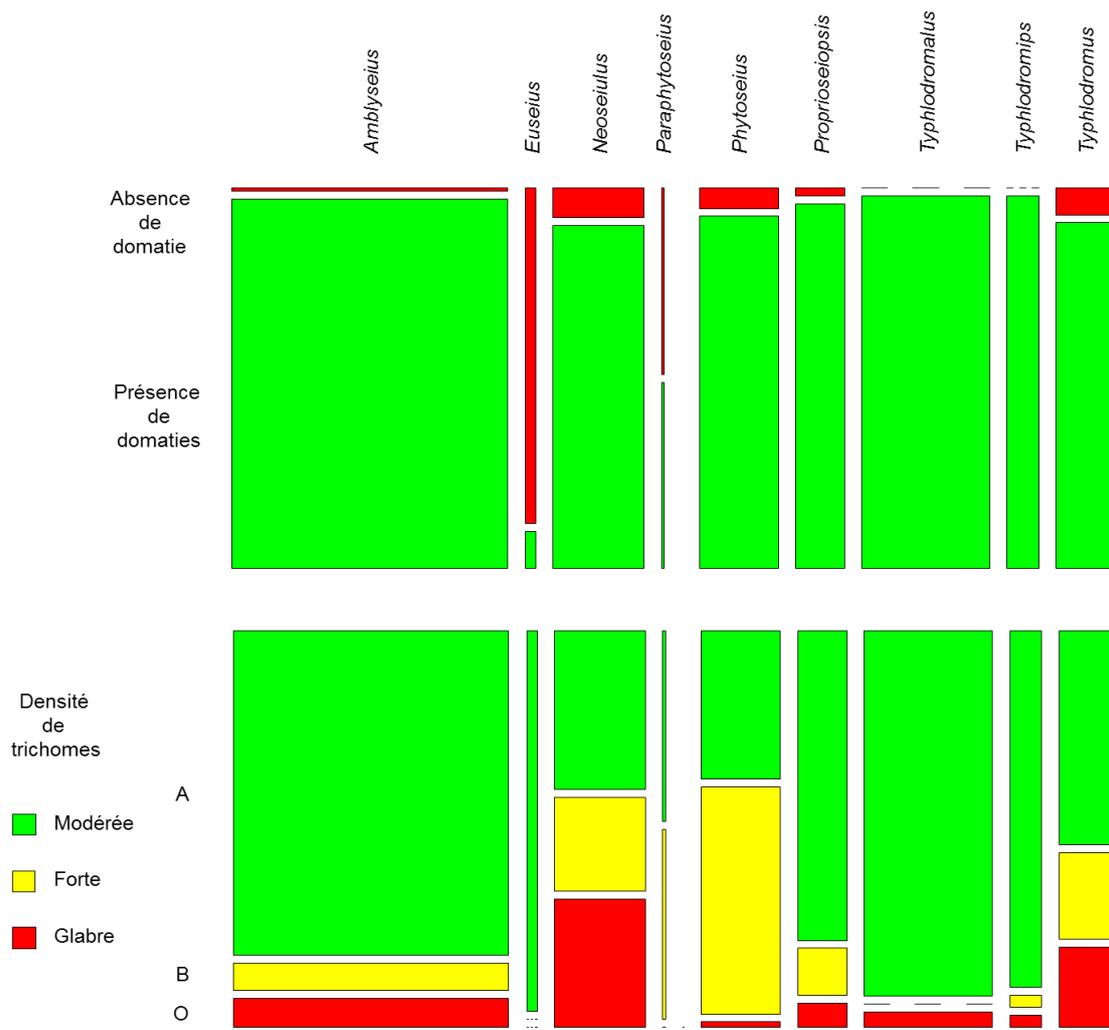


Figure 3. Tableau de contingence entre la présence de Phytoseiidae pour chaque genre et les attributs de traits des espèces végétales sur lesquels ils ont été trouvés. La largeur des colonnes représente la proportion d'individus rencontrés pour un genre par rapport au nombre d'individus total et la hauteur des rectangles au sein de chaque colonne représente la proportion relative des espèces végétales hébergeant des Phytoseiidae qui portent l'attribut de trait « Absence de domatie » ou « Présence de domaties » en haut ; et une densité de trichomes « A », « B » ou « O » en bas (code couleur). Trois tirets à la place d'un rectangle signifie qu'aucun Phytoseiidae n'a été trouvé sur les espèces végétales portant l'attribut de trait dans le genre concerné.

Afin de ne pas négliger le fait que certaines espèces végétales étaient plus représentées que d'autres dans les quadrats, nous avons regardé conjointement les quantités en biomasse d'espèces végétales de chaque classe de densité de trichomes (« A », « B », « O ») et l'« Absence » de domatie ou la présence de « Domaties ») et le nombre de Phytoséiides prélevés. Les résultats sont présentés figure 4. La partie basse de la figure montre que plus il y a de plantes avec une classe de densité de trichomes « A », plus il y a de Phytoseiidae, alors que ni la quantité de plantes avec une classe de densité de trichomes « B » ni la biomasse végétale totale ne suivent cette même tendance. L'abondance de Phytoseiidae est significativement corrélée avec l'abondance des plantes présentant

une densité de trichomes de classe A (corrélation de Spearman : $r=0.82$; $p = 0.001$) et négativement corrélée avec l'abondance des plantes présentant une densité de trichomes de classe B ($r = -0.72$; $p = 0.009$). Par contre, la quantité de plantes glabres (« O ») ou portant des domaties ne semble pas être un critère influençant l'abondance des Phytoseiidae dans nos couverts (n.s.).

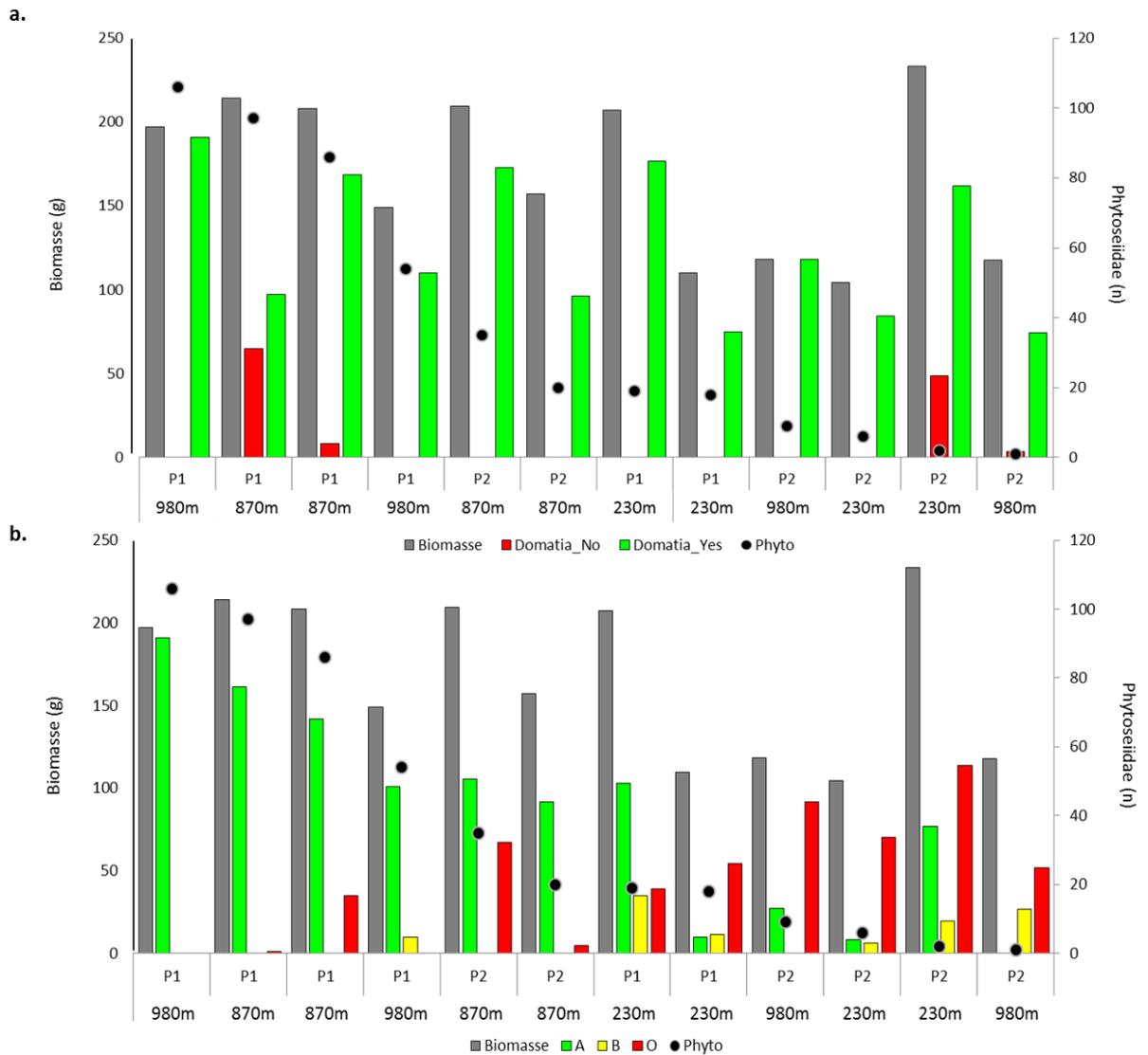


Figure 4. Comparaison entre l'abondance des Phytoseiidae (ronds noirs) classés par abondance décroissante et a.) l'abondance des espèces végétales sans domaties (Domatia_No, en rouge) ou avec domaties (Domatia_Yes, en vert) et b.) l'abondance des espèces végétales portant une densité de trichomes de classe « A » (vert), « B » (jaune) ou « O » (rouge). Pour les deux graphiques, les biomasses végétales totales contenues dans chaque quadrat sont représentées par les barres grises.

3.4. Liens entre Phytoseiidae et modalité de gestion de l'enherbement

Sur les 4 séances d'échantillonnage, 961 Phytoseiidae ont été prélevés, dont 563 pour la Session 4. La figure 5 montre une ACP effectuée avec le pourcentage de sol recouvert par chaque espèce végétale présente et le nombre de Phytoseiidae retrouvés dans les quadrats de cette Session (voir partie 2.3). Les modalités de gestion de l'enherbement ont été ajoutées en variables supplémentaires qualitatives (ellipses colorées) pour confirmer la cohérence de cette session d'échantillonnage par rapport aux tendances observées dans les communautés végétales de l'année 2 (voir Chapitre 1, Partie 2.4.). Les abondances des traits utilisés dans le Chapitre 1 pour étudier les réponses des communautés végétales aux méthodes de gestion de l'enherbement (SLA, LDMC, famille, forme de vie, histoire de vie et type de reproduction) ont été définies comme variables quantitatives supplémentaires. Le premier axe (22,87% d'inertie) est principalement élaboré avec le pourcentage de couverture du sol des variables *Acanthospermum hispidum* DC (Asteraceae) et *Desmanthus virgatus*. Il est corrélé positivement avec les valeurs de LDMC de la communauté, le taux de recouvrement de *D. virgatus* et de *Melochia pyramidata* L. (Malvaceae) et le type de reproduction "végétatif et graines". Cet axe est corrélé négativement avec les valeurs moyennes de SLA dans la communauté, *Euphorbia heterophylla* L. (Euphorbiaceae) et *A. hispidum*. Cet axe montre une interaction avec les traitements de gestion des mauvaises herbes ($r= 0.80$; $p= 0.004$), il sépare BM et F avec CC et H. L'axe 2 (21.6%) est principalement déterminé par la variable d'abondance des Phytoseiidae et ne se rapporte pas aux traitements de gestion de l'enherbement. Il est corrélé positivement au taux de recouvrement de *Malvastrum coromandelianum* L. Garcke (Malvaceae) et de *Tephrosia purpurea* (L.) Pers. (Fabaceae), avec le type de reproduction "Graine" et avec les abondances des attributs de forme de vie Chamaephyte et Therophyte. Cet axe est corrélé négativement avec l'abondance du type de reproduction "végétatif et graines", de la forme de vie Hemicryptophytes, de *Panicum maximum* (Jacq.) (Poaceae) et avec l'abondance des Phytoseiidae.

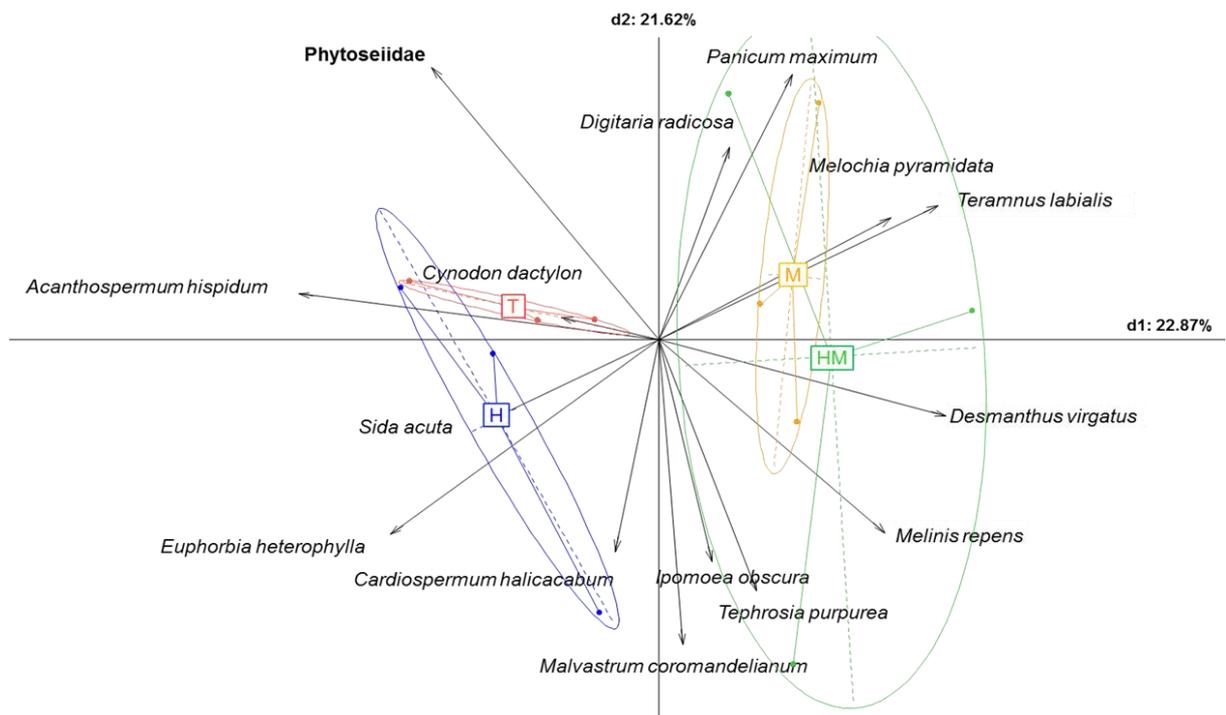


Figure 5. Représentation de l'analyse en composantes principales avec l'abondance des espèces végétales (en pourcentage de recouvrement du sol) et l'abondance des Phytoseiidae ($n.m^{-2}$) issue de Rothé *et al.* (2017 submitted). Les méthodes de gestion des enherbements sont définies comme variables supplémentaires et illustrées par des ellipses colorées: HM : broyeur à marteaux; T : Travail du sol; M : fauche; H: Herbicide.

Il n'apparaît aucune relation évidente entre le nombre total de Phytoseiidae et les traitements de gestion de l'enherbement. La figure 5 suggère qu'il n'y a pas de relation entre le nombre total de Phytoseiidae et l'abondance d'une espèce végétale, mis à part une tendance pour *P. maximum* et une co-variation inverse avec *M. coromandelianum* et *T. purpurea*. Nous avons testé sans succès les corrélations pouvant exister entre les quantités de Phytoseiidae et l'abondance des espèces végétales présentes dans les quadrats.

Afin de comparer plus précisément la capacité de ces espèces végétales à héberger les Phytoseiidae, nous avons effectué deux séances d'échantillonnage de Phytoseiidae sur des espèces végétales majoritaires, une par une. Les résultats sont présentés sur la figure 6, montrant le nombre de Phytoseiidae pour 100 g de chaque plante. Les Phytoseiidae sont présents sur toutes les espèces testées sauf sur *Cyperus rotundus* L. (Cyperaceae). Cette présence peut être plus ou moins importante et n'est pas constante d'une session à l'autre pour une même espèce végétale. En effet, la densité de Phytoseiidae est comparable entre les deux sessions d'échantillonnage uniquement pour *Bidens pilosa*, *M. repens*, *Parthenium hysterophorus* L. (Asteraceae), *A. hispidum* et dans une moindre mesure pour *P. maximum* et enfin *C. rotundus* dont ils sont absents. Nous n'observons pas de relation entre les familles de Phytoseiidae et les espèces végétales (données non présentées).

Contrairement à ce qu'on aurait pu attendre à la suite des observations sur les différents sites (Partie 3.4), nous ne montrons pas de relations directes entre la densité de Phytoseiidae sur une espèce végétale, la densité de trichomes de ses feuilles ou le fait qu'elle porte des domaties. Nous pouvons voir sur la figure 6 que des plantes comme *E. heterophylla*, avec des domaties observées et une densité de trichomes modérée (correspondant à la densité de type « A » de la première partie), n'héberge pas autant de Phytoseiidae que *C. dactylon* ou *M. repens*, espèces glabres avec une classe de trichomes « O », et pas plus que *D. virgatus*, ayant une faible densité de trichomes (type « A ») et une absence de domaties observées. Des domaties ont été observées sur *S. acuta* et *T. purpurea*, alors que ces espèces végétales n'ont pas accueilli de Phytoseiidae pendant la deuxième session d'échantillonnage. *C. Rotundus* n'a pas de trichomes visibles ni de domaties et n'héberge pas de Phytoseiidae, contrairement à *M. Pyramidata* qui présente les mêmes caractéristiques mais héberge des Phytoseiidae même s'ils sont en nombre relativement faible par rapport à d'autres espèces végétales.

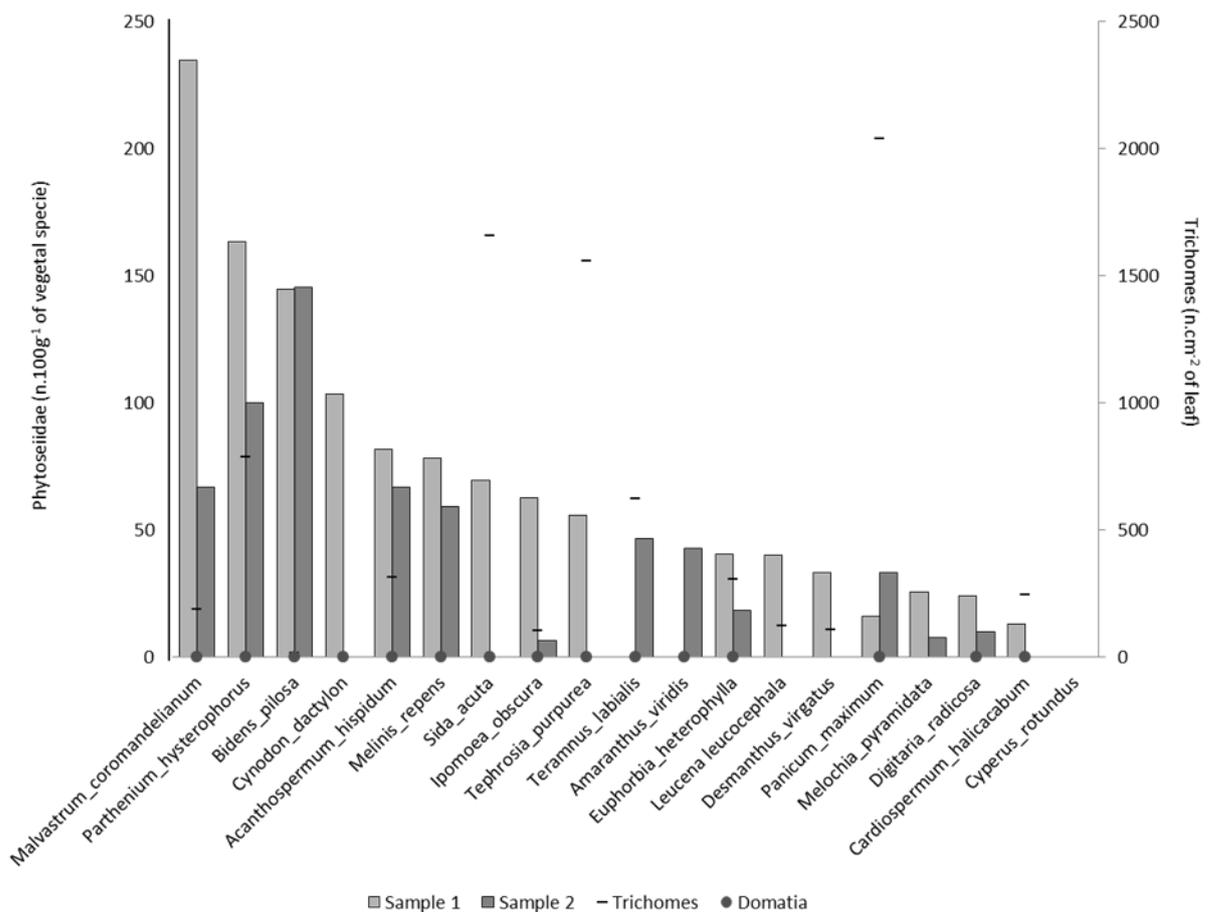


Figure 6. Les barres représentent le nombre de Phytoseiidae pour 100 g de chaque espèce végétale pour les sessions d'échantillonnage 1 et 2. Les ronds noirs lorsqu'ils sont présents indiquent que des domaties ont été observées sur la

plante et les tirets représentent la densité des trichomes (se référant à l'axe secondaire) sur la surface inférieure de la feuille de l'espèce végétale.

Nous nous sommes ensuite placés au niveau des communautés végétales, en considérant les abondances des attributs de traits fonctionnels d'effet « densité de trichomes » et « présence de domaties » pour chaque parcelle élémentaire échantillonnée sur les quatre sessions de prélèvements, soient 3 blocs * 4 modalités * 4 sessions = 48 prélèvements de couvert végétal (voir partie 2.3).

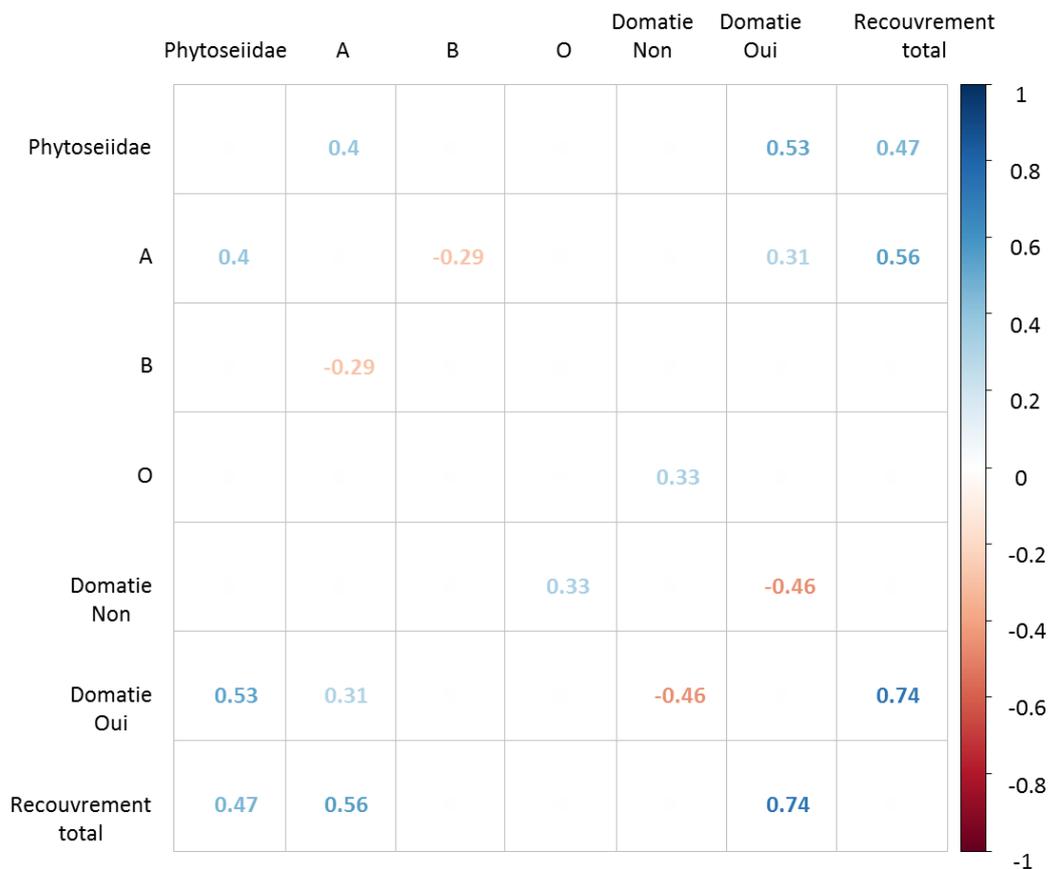


Figure 7. Représentation d'une matrice de corrélation (Spearman) entre l'abondance des Phytoseiidae et l'abondance des attributs de traits fonctionnels d'effet des échantillons de couvert végétal du verger expérimental. Les chiffres dans les cases représentent le r des corrélations significatives ($p > 0.05$).

Globalement dans les couverts végétaux, des corrélations positives ont été mises en évidence entre l'abondance des Phytoseiidae et la présence d'espèces végétales portant des domaties ($r=0.53$; $p=1.10^{-4}$) et l'abondance des espèces végétales portant une densité de trichomes de classe A ($r=0.40$; $p=5.10^{-3}$). Ces deux attributs sont également liés sans être systématiquement associés, ils présentent une corrélation positive ($r=0.31$; $p=3.10^{-2}$). De la même façon, l'abondance d'espèces végétales sans trichomes (« O ») et sans domaties présentent une corrélation positive ($r=0.33$;

p=0.02). La biomasse totale du couvert (non représentée sur ce graphique) n'est pas corrélée à l'abondance des Phytoseiidae, par contre le taux de recouvrement total du sol présente des corrélations positives avec l'abondance des Phytoseiidae ($r=0.47$; $p= 8.10^{-4}$), l'abondance des espèces végétales portant une densité de trichomes de classe « A » ($r=0.56$; $p=4.10^{-5}$) et l'abondance des espèces végétales présentant des domaties ($r=0.74$; $p=2.10^{-9}$).

Le tableau 4 présente l'abondance des genres de Phytoseiidae pour chaque modalité de gestion de l'enherbement pour l'ensemble des sessions 1, 3 et 4 (voir partie 2.3) comportant un total de 649 Phytoseiidae. Les espèces les plus abondantes dans chaque genre étaient : *Amblyseius largoensis* (Muma); *Euseius ovaloides* (Blommers); *Kuzinellus bourbonensis* Kreiter & Ueckermann; 2 espèces de *Neoseiulus* non identifiées, *Phytoseius haroldi* Ueckermann & Kreiter; *Proprioseiopsis ovatus* (Garman); *Typhlodromus (Anthoseius) moraesii* Kreiter & Ueckermann. Les 3 genres les plus abondants sont: *Typhlodromus (Anthoseius)* (35,7%); *Phytoseius* (30,4%) et *Neoseiulus* (20,2%). Les Phytoseiidae identifiés sont tous généralistes.

Tableau 4. Genre et nombre de Phytoseiidae en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement \pm l'écart-type pour trois sessions d'échantillonnage. BM: broyeur à marteaux; CC: Travail du sol; F: fauche; H: Herbicide

Genre Phytoseiidae	Nombre de Phytoseiidae			
	BM	CC	F	H
<i>Amblyseius spp.</i>	3 \pm 0.7	4 \pm 1.0	2 \pm 0.4	0
<i>Euseius sp.</i>	3 \pm 0.7	5 \pm 0.3	16 \pm 1.3	2 \pm 0.4
<i>Kuzinellus sp.</i>	1 \pm 0.3	2 \pm 0.4	4 \pm 1.3	4 \pm 0.9
<i>Neoseiulus spp.</i>	35 \pm 5.7	50 \pm 5.5	22 \pm 3.2	24 \pm 3.1
<i>Phytoseius spp.</i>	73 \pm 4.6	20 \pm 1.7	45 \pm 2.4	59 \pm 4.2
<i>Proprioseiopsis spp.</i>	0	40 \pm 3.1	1 \pm 0.3	2 \pm 0.4
<i>Typhlodromus (Anthoseius) spp.</i>	24 \pm 2.4	70 \pm 2.6	34 \pm 2.3	104 \pm 3.4
Phytoseiidae (total)	139 \pm 28.9	191 \pm 25.0	124 \pm 19.7	195 \pm 31.4

Les traitements CC et H contiennent globalement plus de Phytoseiidae que F et BM, mais la tendance ne dépasse pas le seuil de significativité (test de Kruskal Wallis (KW) : $ddl=3$; $p=0.29$). Les distributions de Phytoseiidae par genre sont très variables entre les répétitions d'un traitement, ce qui rend impossible la mise en évidence des différences possibles de genres de Phytoseiidae entre les

traitements, comme cela aurait suggéré le nombre de *Proprioseiopsis spp.* presque exclusivement trouvé sur la couverture du traitement CC.

Pour ces trois sessions d'échantillonnage, les abondances des attributs de traits « A » pour la densité de trichomes n'étaient pas différentes entre les modalités de gestion de l'enherbement (KW : ddl=3 ; p=0.54), tout comme l'abondance des espèces végétales portant des domaties (KW : ddl=3 ; p=0.70). Par contre l'attribut de traits « B » était significativement moins abondant pour la modalité CC que pour les autres modalités (KW : ddl=3 ; p=0.004) et l'attribut « O » était significativement moins abondant pour la modalité H que pour les autres modalités (KW : ddl=3 ; p=0.0004). Le recouvrement total du sol n'est pas significativement différent entre les modalités de gestion de l'enherbement (KW : ddl=3 ; p=0.50).

3.5. Liens entre strates : du couvert végétal à la canopée

L'objectif final de cette étude étant d'augmenter la lutte biologique contre les ravageurs des agrumes, il est important de vérifier que les Phytoseiidae de la strate herbacée peuvent se retrouver sur les arbres où leur action est attendue, d'autant plus que ces relations ne sont pas systématiques (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a; Sahraoui *et al.*, 2014; Sahraoui *et al.*, 2016). Les prélèvements effectués sur les arbres ont permis de comparer les espèces de Phytoseiidae présentes sur le couvert à celles présentes dans les canopées des arbres des quatre vergers.

Le tableau 5 résume les espèces de Phytoseiidae qui ont été identifiées sur la canopée des différents sites.

Tableau 5. Populations de Phytoseiidae par espèce retrouvées dans la canopée des arbres des vergers des quatre sites (pour 240 feuilles d'agrumes par site) : à 150 m, 230 m, 870 m, et 980 m.

Dans la canopée	150m	230m	870m	980m	Total
<i>Amblyseius largoensis</i>	1		7	79	87
<i>Amblyseius sp.1</i>		8			8
<i>Euseius ovaloides</i>	4	1			5
<i>Phytoseiidae sp.</i>	2				2
<i>Proprioseiopsis ovatus</i>			2		2
Total général	7	9	9	79	104

Nous constatons que pour un même nombre de feuilles prélevées (240 feuilles par site, voir partie 2.4), le verger situé à 980 m présente beaucoup plus de Phytoseiidae sur la canopée des arbres avec des populations exclusivement composées d'*Amblyseius largoensis*. Le genre *Amblyseius* est présent dans les arbres de tous les sites, et est majoritaire dans les vergers à 230 m, 870 m et 980 m avec des abondances toutefois très différentes. Sur la station expérimentale à 150 m, le nombre de Phytoseiidae est très faible et le genre majoritaire est *Euseius*, avec cependant moins de 0.02 Phytoseiidae par feuille. La comparaison de l'abondance et de la diversité des Phytoseiidae entre le couvert végétal et la canopée a été faite pour les 3 sites producteurs. Les arbres du verger expérimental à 150 m sont placés entre les inter-rangs portant les différentes modalités de gestion de l'enherbement, nous n'avons donc pas pu faire la comparaison de l'abondance et de la diversité des Phytoseiidae entre le couvert végétal et la canopée pour ce site. Pour les sites producteurs, les espèces de *Phytoseiidae* présentes dans la canopée ont toujours été simultanément présentes dans les couverts végétaux. Par contre, les espèces de Phytoseiidae représentées dans les couverts n'ont pas systématiquement été retrouvées dans les arbres. La figure 8 montre de plus qu'il n'y a pas de lien entre les abondances de Phytoseiidae présents dans les couverts végétaux (dans 0.48 m²) et l'abondance des Phytoseiidae présents dans les canopées (pour 60 feuilles ; voir partie 2.4) ($R^2 = 0.02$). Les *Amblyseius* étant le genre largement majoritaire dans la canopée (voir tableau 5), nous avons également comparé l'abondance de ce genre entre les strates couvert végétal / canopée sans pouvoir mettre en évidence de lien entre les deux non plus (figure 8) ($R^2 = 0.19$).

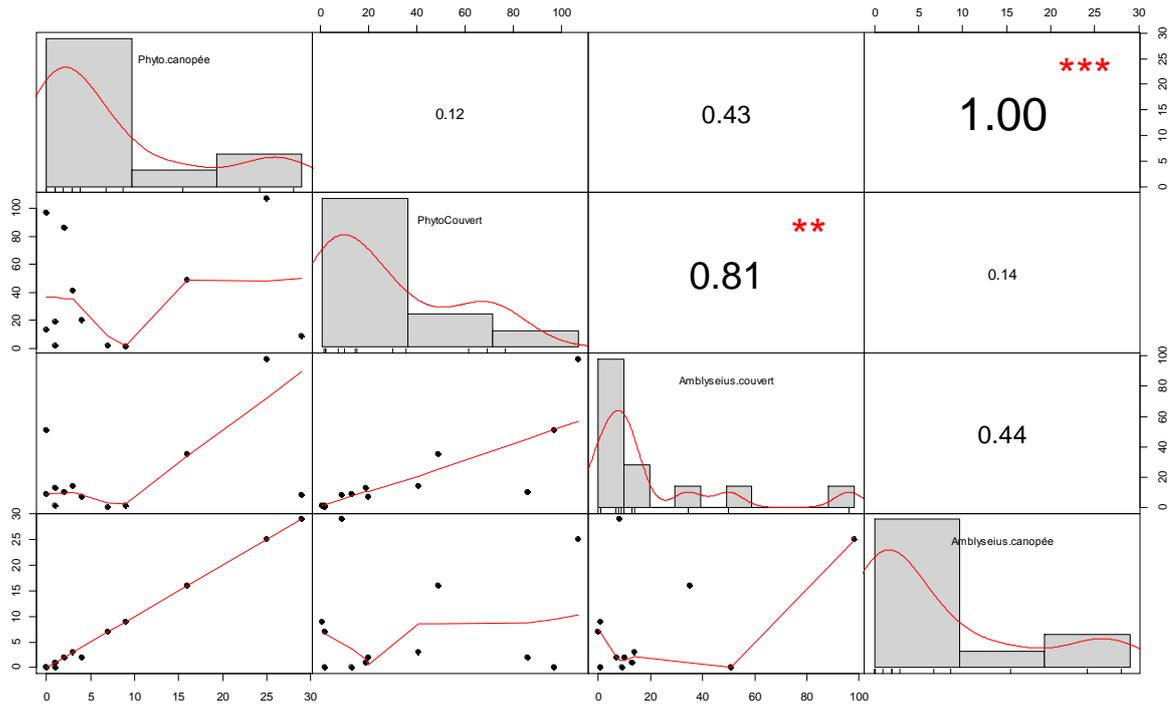


Figure 8. Représentation des abondances de Phytoseiidae (nombre d'individus) et du cas particulier d'*Amblyseius* (nombre d'individus) sur la canopée des arbres des 2 parcelles de chacun des 3 vergers Producteurs pour les 2 sessions d'échantillonnage en fonction du nombre de Phytoseiidae présents sur une surface de 0.48m² de couvert végétal. La partie en haut à droite du graphique représentent les résultats de corrélations de Spearman avec le R en chiffres et la significativité : ** : p<0.01 ; *** : p>0.001.

4. Discussion

L'étude des Phytoseiidae issus des couverts végétaux des quatre vergers (partie 3.2) a révélée des différences marquées d'abondance et de composition au sein des populations. Ces vergers étaient situés suivant un gradient altitudinal de 150 m à 980 m dans différents contextes pédoclimatiques et sous différentes gestion de l'enherbement et différents traitements de lutte chimique. Ces résultats peuvent être dus à la combinaison de différents facteurs difficiles à isoler. En effet, l'altitude peut influencer différemment sur les espèces de Phytoseiidae (Croft and Luh, 2004) pouvant expliquer les présences et absences différentes des genres de Phytoseiidae répertoriés sur les sites de différentes altitudes. Plus précisément, en lien avec l'altitude, la température va également modifier l'abondance et la vitesse de développement des Phytoseiidae. *Amblyseius (Neoseiulus) californicus* présente par exemple un taux de reproduction maximal entre 21 et 28 °C au Japon pour diminuer ensuite au-delà de ces températures (Gotoh *et al.*, 2004). Dans nos résultats, le genre *Amblyseius* a été trouvé en abondance croissante avec l'altitude. De nombreuses autres études ont également montré qu'il y avait une sensibilité des Phytoseiidae aux traitements phytosanitaires (Hislop and Prokopy, 1981; Smith and Papacek, 1991; Sato *et al.*, 2001; Prischmann *et al.*, 2005; Sáenz-de-Cabezón Irigaray *et al.*, 2007; Szabó *et al.*, 2013; Argolo *et al.*, 2014) et que cette sensibilité pouvait varier avec l'espèce de Phytoseiidae (Argolo *et al.*, 2014). Par exemple, *Euseius stipulatus* semble plus résistant que *Neoseiulus californicus* ou encore *Phytoseiulus permilis*. Le soufre a un effet fort et direct sur les populations de Phytoseiidae (Prischmann *et al.*, 2005) alors que le cuivre lui n'affecte pas du tout les populations d'*Amblyseius victoriensis* (Smith and Papacek, 1991), ou présente un effet faible à modéré sur *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) en laboratoire (Mao *et al.*, 2011). Dans une étude menée sur les vignes, le cuivre semblait avoir des impacts moins clairs en tout cas sur *Amblyseius andersoni*. Les effets du mancozebe ou oxychlorure de cuivre, comme utilisé sur le site à 980 m, peuvent aussi varier avec la variété de l'espèce végétale cultivée (Pozzebon *et al.*, 2002).

Nous observons des populations réduites de Phytoseiidae sur le verger à 230 m, verger ayant reçu un traitement au soufre et un traitement à l'huile essentielle d'orange douce contre les aleurodes en 2016 (année du prélèvement). Une abondance intermédiaire de Phytoseiidae est observée sur le verger à 980m qui lui a reçu plusieurs traitements, au cuivre uniquement. Les populations de Phytoseiidae les plus abondantes sont observées sur le verger à 870m ainsi que sur le verger de la station expérimentale qui n'ont pas reçu de traitements sur les arbres l'année du prélèvement. Le verger à 870 m a seulement été protégé contre la mouche des fruits par du Spinosad dans des pièges

accrochés aux arbres. Les différences de proportion entre les genres et espèces de Phytoseiidae observées sur les différents sites pourraient aussi être rapprochées des applications des différents produits phytosanitaires. Le verger de la station expérimentale ne recevant aucun traitement présente 14 espèces de Phytoseiidae sur les 23 trouvés sur l'ensemble des quatre sites contre 8 à 870 m et 7 à 230 m et 980 m. Sur les couverts de ce verger, *Typhlodromus* (Anthoseius) (35,7%), *Phytoseius* (30,4%) et *Neoseiulus* (20,2%) étaient les trois genres dominants de Phytoseiidae de toutes les séances d'échantillonnage sans différence entre les traitements de gestion de l'enherbement. On constate que le genre *Neoseiulus* est fortement retrouvé sur ce site, alors qu'il se trouve en faible quantité à 870 m et 980 m voire totalement absent pour le verger situé à 230 m. De même le genre *Phytoseius* n'est présent que sur le verger expérimental. On sait qu'au moins certaines espèces de *Neoseiulus* et *Phytoseius* sont plus sensibles aux traitements à l'huile végétale qu'*Euseius* et que les populations de *Phytoseius* peuvent même être réduites par le Spinosad, ce qui fait de ces espèces de meilleurs indicateurs (Argolo *et al.*, 2014).

D'une manière générale, nous constatons que l'abondance des populations de Phytoseiidae présentes dans un même couvert végétal varient considérablement entre les différentes sessions d'échantillonnage et sont certainement soumises à des facteurs environnementaux plus importants, comme en témoignent les effets des saisons observés par de Villiers and Pringle (2011), au-delà des effets des attributs de couverture végétale. Childers and Denmark (2011) ont également montré que la présence de Phytoseiidae sur une plante pouvait varier d'un mois à l'autre au cours de la même année. Cet effet apparaît également dans l'importante variation d'abondance de Phytoseiidae trouvée sur les espèces végétales isolées entre les deux sessions d'échantillonnage.

Les Phytoseiidae ont été trouvés dans des proportions plus ou moins grandes sur 33 des 35 plantes testées entre les quatre sites dont 17 sur 18 espèces du verger expérimental. Ceci est conforme à l'étude de Childers and Denmark (2011) qui a montré qu'une grande majorité des espèces végétales (71 / 82 espèces végétales testées) portaient des Phytoseiidae. Dans notre étude, seul *C. rotundus* et *C. asiatica* ne portaient pas de Phytoseiidae. D'autres auteurs ont déjà identifié des Phytoseiidae sur *C. rotundus* (Sahraoui *et al.*, 2014), cependant de Villiers and Pringle (2011) n'avait pas non plus détecté de Phytoseiidae sur une espèce similaire : *Cyperus esculentus* L.. Au contraire, nos résultats indiquent que des espèces du verger expérimental telles que *B. pilosa*, *M. repens*, *P. hysterophorus* ou *A. hispidum* semblent particulièrement aptes à accueillir ces prédateurs naturels, ainsi qu'*Ageratum conyzoides*, *Raphanus raphanistrum* ou encore *Plantago lanceolata*.

D'un point de vue fonctionnel, il a été démontré que la présence de Phytoseiidae peut être influencée par des traits foliaires tels que les domaties (O'Dowd D, 1989; Pemberton et Turner, 1989)

ou la densité foliaire des trichomes (Kreiter et al., 2002; Roda et al., 2003 ; Schmidt, 2014). Nous avons pu mettre en évidence dans les vergers Producteurs, que les phytoseiidae se trouvaient en plus grand nombre sur les plantes avec une densité de trichomes modérée (« A ») ainsi que sur les plantes ayant des domaties. En se plaçant à l'échelle de la communauté végétale, avec prise en compte des abondances relatives des espèces végétales, nous avons obtenu une corrélation positive entre l'abondance de la biomasse végétale portant des densités de trichomes modérées et l'abondance des Phytoseiidae sans qu'il n'y ait de liens avec la biomasse des couverts prélevés. Les plantes testées présentaient pour une grande majorité des domaties, aucune corrélation avec leurs abondances et celle des Phytoseiidae n'aurait donc pu être trouvée sur ces vergers.

Du fait de l'importance des facteurs pouvant influencer la composition des populations de Phytoseiidae et leur abondance, tester leur présence dans différentes communautés végétales en un même lieu soumis aux mêmes conditions pédoclimatiques et phytosanitaires a permis de focaliser sur l'impact des couverts végétaux en particulier.

Sur le verger expérimental, les densités absolues de trichomes et la présence de domaties, espèce végétale par espèce végétale n'expliquent pas dans l'absolu les différences d'abondance de Phytoseiidae hébergés. Par contre, dans les communautés végétales, nous constatons encore une fois une corrélation positive entre l'abondance de la biomasse végétale portant des densités de trichomes modérées et l'abondance des Phytoseiidae. Cette corrélation positive existe également entre l'abondance des Phytoseiidae et l'abondance des espèces végétales portant des domaties. Il faut noter cependant que contrairement à ce qui avait été observé chez les Producteurs, l'abondance totale des couverts était également corrélée avec la présence des Phytoseiidae (exprimées en taux de recouvrement du sol pour la station expérimentale).

Bien que nous ayons trouvé des différences substantielles dans l'abondance des traits de réponse résultant de différentes méthodes de gestion de l'enherbement, avec des biomasses plus élevées en réponse à BM et F par rapport à H et CC (voir Chapitre I), nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre les couverts végétaux en verger et l'abondance des populations de Phytoseiidae.

Les pratiques culturales ont des impacts immédiats différents sur les populations de Phytoseiidae. Le labour semble ainsi favoriser leur migration de la strate herbacée vers les arbres (Sahraoui *et al.*, 2016) tandis que la fauche mensuelle dans les vergers de pommiers entraîne une diminution du contrôle de *T. urticae* par Phytoseiidae potentiellement due à une pénurie de nourriture alternative issue des cultures de couverture (Funayama, 2016). On sait que les pulvérisations d'herbicides entraînent au moins une diminution temporaire des populations de Phytoseiidae (Hislop and

Prokopy, 1981). Notre étude révèle que la modification de la végétation spontanée au moyen de pratiques de gestion ne semble pas affecter les taux de population de Phytoseiidae, qui restent les mêmes quel que soient les traitements utilisés. Or nos expérimentations ne visaient pas à mesurer l'impact des pratiques de gestion elles-mêmes mais la fonctionnalité des couverts issus de ces pratiques de gestion vis-à-vis des Phytoseiidae. C'est la raison pour laquelle nos supports sont des couverts végétaux développés souvent plus de trois mois après l'intervention.

Du point de vue fonctionnel, l'importance de la diversité fonctionnelle prédomine sur la diversité en soi (Petchey and Gaston, 2002; Mokany *et al.*, 2008), ce qui peut expliquer que même si les couvertures végétales diffèrent en composition, elles peuvent avoir la même fonctionnalité et le même impact sur la densité des prédateurs. Nous l'avons évoqué lors du Chapitre I, les relations entre les traits de réponse et les traits d'effet pour ce qui est de la lutte biologique ne sont pas évidentes dans l'état actuel des connaissances. Nous faisons l'hypothèse que dans un contexte de perturbation régulière et plus ou moins intense des couverts végétaux, les espèces annuelles à reproduction sexuée produiront plus de fleurs que les espèces à reproduction végétative et que de telles fleurs pourraient servir de nourriture alternative pour les ennemis naturels, tels que les Phytoseiidae. Cependant, la biomasse des espèces annuelles à reproduction sexuée ne différerait pas parmi les quatre modalités de gestion de l'enherbement (Chapitre I). D'autre part, les chamaephytes et les hémicryptophytes, qui étaient plus abondants pour BM et F que pour H ou CC (Chapitre I), pourraient fournir un meilleur abri plus dense pour les Phytoseiidae qui évitent l'exposition directe à la lumière du soleil (McMurtry *et al.*, 2013) que les abris plus clairsemés fournis par les thérophytes dressés, abondants après un traitement herbicide. Dans ce Chapitre, nous avons focalisé sur les traits d'effet des espèces végétales portant sur la densité des trichomes et la présence de domaties. Pour ces trois sessions d'échantillonnage, les abondances des attributs de traits « A » pour la densité de trichomes n'étaient pas différentes entre les modalités de gestion de l'enherbement, tout comme l'abondance des espèces végétales portant des domaties. Par contre l'attribut de traits « B » était significativement moins abondant pour la modalité CC que pour les autres modalités et l'attribut « O » était significativement moins abondant pour la modalité H que pour les autres modalités. Même si nous n'avons pas pu montrer une différence entre les 4 modalités de gestion pour l'abondance de la présence de l'attribut de trait « densité A », le fait d'avoir moins d'espèces végétales avec une densité de trichomes « B » ou « O » pourrait expliquer la tendance d'avoir plus de Phytoseiidae pour les modalités H (195) et CC (191) que pour F (124) ou BM (139).

Aucun lien entre ces traits d'effet et les traits de réponse n'ont été à ce jour établis à notre connaissance à part le cas particulier de la protection de la plante contre l'herbivorie par les

trichomes glandulaires (Tian *et al.*, 2012). Trouver des relations entre les traits de réponse et les traits d'effet, si elles existent, devrait améliorer notre compréhension des propriétés de la communauté et de la façon dont les communautés affectent leur environnement (Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008). En l'absence de relations trouvées dans notre cas, nous sommes dans la situation où il faut réajuster la manipulation des couverts végétaux par essai / erreur pour obtenir une modification des traits d'effet en vue d'obtenir le résultat recherché pour l'agrosystème (Laughlin, 2014).

L'objectif étant d'améliorer la lutte biologique en verger d'agrumes, il est important dans une deuxième étape de vérifier que l'impact des couverts végétaux sur les populations de Phytoseiidae se répercute sur les canopées des arbres du verger où l'action de ces prédateurs est attendue.

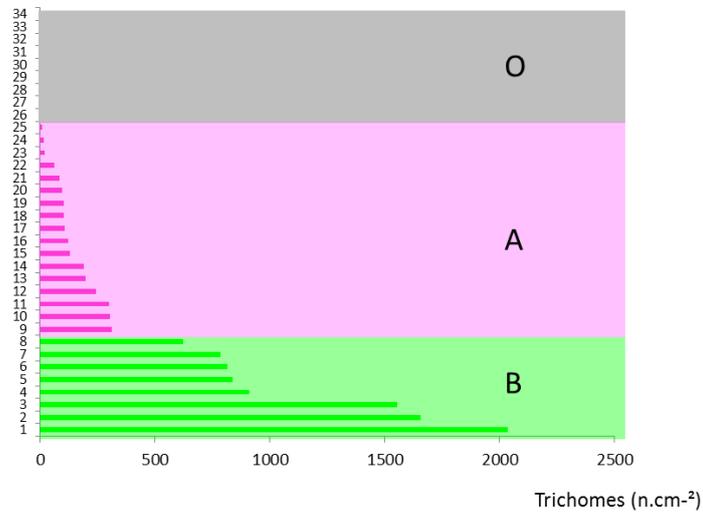
Nous n'avons pas observé de liens entre l'abondance des Phytoseiidae dans la canopée et celle des Phytoseiidae dans le couvert. Nous avons tout de même observé que si une espèce était présente dans la canopée, elle était aussi présente dans le couvert, l'inverse n'étant pas vrai. L'augmentation des populations de Phytoseiidae sur la couverture végétale du verger n'a pas été systématiquement associée à une amélioration du contrôle biologique sur les arbres testés (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a; Sahraoui *et al.*, 2014; Sahraoui *et al.*, 2016), il est donc d'autant plus important de compléter les résultats de suivi d'abondance par des mesures sur l'efficacité du contrôle biologique dans la canopée. Sahraoui *et al.* (2014) ont montré dans leur étude que certains genres de Phytoseiidae de la couverture au sol peuvent difficilement être adaptés pour survivre dans la canopée. A l'inverse, ils ont constaté qu'*Euseius stipulatus* (Athias-Henriot) prédomine sur la canopée, alors qu'il n'était guère présent sur le sol. Ce généraliste très compétitif (Abad-Moyano *et al.*, 2010b), en grand nombre dans la canopée, est moins efficace que le spécialiste *Phytoseiulus persimilis* (type I) et freine le contrôle biologique en réduisant l'abondance de ce dernier (Abad-Moyano *et al.*, 2010a). Une couverture avec un pollen de mauvaise qualité, préjudiciable à la survie des généralistes, peut être favorable à un spécialiste moins compétitif. L'augmentation de l'abondance des spécialistes, plus susceptibles de se nourrir de proies que les généralistes, peut ainsi améliorer la qualité du contrôle biologique par exemple contre Tetranychidae (Pina *et al.*, 2012). En effet, certaines études indiquent un possible déclin de l'efficacité du contrôle biologique en raison d'une augmentation des généralistes, au détriment des spécialistes (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a). On peut alors soulever la question de savoir si le fait de tester des couvertures végétales moins diversifiées, en sélectionnant des espèces végétales qui semblent être les plus adaptées aux prédateurs cibles, est réellement justifié (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a; Sahraoui *et al.*, 2016). Ainsi *Neoseiulus longispinosus* est un spécialiste de type II, les seuls spécialistes présents dans les couverts végétaux du verger de la station

expérimentale, il aurait été intéressant de le retrouver dans la canopée. D'un autre côté, les prédateurs généralistes d'acariens sont moins sensibles au manque de proies que les spécialistes, en raison de leur capacité à utiliser des aliments alternatifs (McMurtry, 1992), ce qui permet une plus grande stabilité des populations au fil du temps. Colloff *et al.* (2013) ont montré que la présence de généralistes en grand nombre dans une couverture du sol adaptée à leur hébergement pourrait tout de même suffire à conduire à un contrôle économiquement avantageux contre les thrips. En résumé, les prédateurs spécialistes sont plus efficaces lors de la présence des proies mais les généralistes, pouvant résister à l'absence de celles-ci, peuvent se montrer plus intéressants à long-terme.

Par la présence constante de Phytoseiidae, indépendamment du couvert végétal des différentes pratiques de gestion de l'enherbement testées, nos résultats nous incitent à envisager de modifier la communauté végétale selon des critères supplémentaires, comme son attractivité vis-à-vis d'autres ennemis naturels, un paramètre important pour assurer un contrôle biologique plus global sur le verger d'agrumes. Par exemple, *D. virgatus*, qui possède une quantité importante de nectar extrafloral, est favorisé dans une couverture au sol modérément perturbée maintenue par la fauche et pourrait fournir de la nourriture alternative pour les coccinelles et les chrysopes qui jouent un rôle dans la régulation des pucerons tout en abritant des Phytoseiidae généralistes. Dans le même ordre d'idées, nos résultats montrent que *B. pilosa* héberge un grand nombre de Phytoseiidae et qu'il est significativement plus présent dans H et CC. Cette espèce est connue pour favoriser les Syrphidae et apporter de la nourriture aux Coccinellidae (Amaral *et al.*, 2013), de sorte qu'il pourrait être utilisé pour maintenir la présence d'ennemis naturels dans les environnements les plus perturbés. Nous travaillons sur des couverts développés, il faudra toutefois prendre en compte dans l'évaluation de la fonctionnalité des couverts végétaux vis-à-vis des Phytoseiidae dans le temps, les impacts directs des méthodes de gestion de l'enherbement pouvant s'exercer sur ces populations de prédateurs ainsi que les dynamiques de croissance différentes des couverts comme vu au Chapitre I.

Annexe

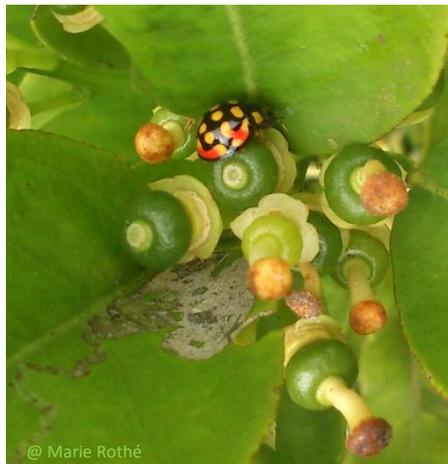
Annexe 1



Annexe 1. Densité de trichomes en n.cm⁻² sur la face inférieure des 35 espèces végétales caractérisées et leur répartition dans les classes : « O » pour les faces inférieures glabres, « A » pour les densités allant de 8 à 312 et « B » pour les densités allant de 612 à 2036. Le groupe A comprend 17 espèces, le groupe B 8 espèces et le groupe O 9 espèces.

Chapitre III

Etude de l'impact de l'abondance et de la composition fonctionnelle des couverts végétaux sur les populations de Coccinellidae en verger d'agrumes



Chapitre III: Etude de l'impact de l'abondance et de la composition fonctionnelle des couverts végétaux sur les populations de Coccinellidae en verger d'agrumes

1. Introduction

Parmi les ravageurs nuisibles au verger d'agrumes, les Pucerons engendrent des dégâts sérieux allant de l'affaiblissement de l'arbre, par spoliation de sève, à la mort de celui-ci en cas de transmission de maladie virale. *Toxoptera citricida* Kirkaldy est considéré comme le plus nuisible. En plus d'être largement majoritaire à La Réunion, il est également vecteur du virus CTV (Citrus Tristeza Virus) amenant au dépérissement progressif, et plus ou moins rapide, des arbres selon les associations porte-greffe/variété. D'autres espèces de pucerons se retrouvent dans les vergers d'agrumes : *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe), *Aphis spiraecola* Patch, *Aphis fabae* Scopoli et *Aphis gossypii* Glover (Quilici *et al.*, 2003). Les Pucerons ont de nombreux prédateurs et parasitoïdes au sein d'un verger d'agrumes : ils sont consommés par des larves de Syrphidae, de Chrysopidae, d'Hemerobidae et peuvent être parasités par des micro-hyménoptères (Aphelinidae ou plus rarement Aphidiinae). Les Coccinellidae représentent également un cortège de prédateurs conséquent en verger avec consommation des colonies de Pucerons par les larves mais également par les adultes. Les Coccinelles sont plus ou moins consommatrices de Pucerons suivant les espèces, une larve pouvant consommer plus de 40 Pucerons par jour (Iperti, 1999).

Le contrôle des Pucerons par les Coccinelles aphidiphages ou polyphages est étudié depuis de nombreuses années (Wratten, 1976). Les lâchers d'adultes donnent des résultats probants en milieu fermé mais ne sont pas concluants en plein champ où les effets positifs de diminution des populations de Pucerons qu'ils montrent ne sont que transitoires (Obrycki *et al.*, 2009). Ces études en plein champ sur un verger de lime (Lommen *et al.*, 2013), et sur culture d'aubergines (Seko *et al.*, 2008) ont toutefois été réalisées avec des mutants aux ailes atrophiées. Ce contrôle dit « *top-down* » permet de limiter les populations de nuisibles par augmentation des populations de leurs ennemis naturels. Il prend également place en lutte biologique par conservation où les prédateurs naturels peuvent être attirés ou retenus par des habitats adjacents ou au sein de la parcelle, leur fournissant refuge et nourriture alternative (Eber, 2001; Gurr *et al.*, 2003). Il est donc d'autant plus important de créer ou de libérer des zones habitat pour les ennemis naturels volants où ils peuvent se réfugier, se

nourrir, voire se reproduire lors de perturbations ou de raréfaction des proies dans la zone de culture. En effet, l'hypothèse est qu'en cas de réapparition des ravageurs, ces populations d'auxiliaires sont plus rapidement mobilisables si elles restent à proximité de la culture.

Les nourritures complémentaires et/ou alternatives, comme le pollen, le nectar, ou encore le miellat, sont des composantes essentielles de l'alimentation de nombreuses Coccinelles prédatrices (Lundgren, 2009) qui interviennent notamment dans la dispersion et la reproduction. Les populations de Coccinelles peuvent être augmentées par la quantité et qualité de cette nourriture fournie par les couverts végétaux (Obrycki *et al.*, 2009). Ces caractéristiques peuvent être considérées de manière générale comme des traits des plantes qui vont avoir des effets sur le comportement de la faune incluant les ennemis naturels (Bottrell *et al.*, 1998). Elles vont, par leurs interactions clés avec l'entomofaune, modifier les réseaux trophiques et l'activité des auxiliaires (Cortesero *et al.*, 2000). Les groupes fonctionnels d'effet regroupent les espèces qui exercent un effet similaire sur une ou plusieurs fonctions de l'écosystème (Suding *et al.*, 2008). Si l'on se base sur l'hypothèse du « mass ratio » (Grime, 1998), la structure fonctionnelle de l'écosystème sera déterminée par les espèces végétales dominantes (Garnier and Navas, 2012). L'approche fonctionnelle par les traits d'effet des services apportés par ces couverts végétaux en verger d'agrumes vis-à-vis des populations de Coccinelles est donc particulièrement intéressante pour essayer de prédire leur efficacité dans l'augmentation des populations de prédateurs.

Nous avons pu montrer dans le premier chapitre de la thèse que les modes de gestion de l'enherbement impactaient la composition et l'abondance des couverts végétaux spontanés. Nous avons ensuite constaté dans un deuxième chapitre que la composition de ces couverts testés ne modifiait pas l'abondance des Phytoseiidae, prédateurs présents sur tous les enherbements testés, mais que l'abondance de ces prédateurs pouvait tout de même être impactée par l'abondance de certains attributs de traits d'effet au sein d'un couvert végétal (densité de trichomes modérée, présence de domaties). Nous cherchons maintenant à savoir si les différents couverts issus des modes de gestion de l'enherbement testés, l'abondance de leurs traits fonctionnels d'effet ou encore l'environnement adjacent, impactent les populations de Coccinelles dans ces couverts végétaux ainsi que dans les canopées du verger d'agrumes expérimental.

Le verger expérimental subit des attaques régulières de populations importantes de Pucerons. Nous avons donc choisi d'étudier l'ensemble des populations de Coccinelles sur le site, tout en sachant qu'elles sont très largement composées de Coccinelles aphidiphages. Les espèces majoritairement présentes sont *Scymnus constrictus* Mulsant et *Exochomus laeviusculus* Weise. La première est préférentiellement aphidiphage mais peut également consommer des Psylles et des Aleurodes

(Quilici *et al.*, 2003). La seconde est polyphage, elle se nourrit de Pucerons (toutes les espèces présentes sur agrumes) mais également de Psylles, de Cochenilles, d'Aleurodes et occasionnellement d'Acariens. Nous avons suivi les populations de Coccinelles et de Pucerons en bordure de la parcelle et sur les arbres du verger simultanément, puis nous avons procédé à un piégeage de ces Coccinelles sur le couvert végétal des inter-rangs. Une caractérisation fonctionnelle du couvert végétal vis-à-vis de ces Coccinelles a été effectuée. Nos critères de choix pour les traits d'effet se sont portés sur la fourniture de nourriture alternative et de sites de ponte, ainsi que sur la facilitation de leurs déplacements et de l'activité de prédation. Les couverts végétaux issus des quatre modalités de gestion de l'enherbement portent ces traits d'effet en abondances contrastées et sont ainsi considérés comme fonctionnellement différents vis-à-vis de leur capacité à attirer ou héberger ces auxiliaires. Ces différences au sein des couverts végétaux ont permis de comparer l'influence des traits d'effet sur l'abondance des Coccinelles.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site expérimental

Le verger de la Station expérimentale de Bassin-Plat (Saint-Pierre) a été le support de cette étude. Il est décrit en détail dans la partie 2 du préambule « Sites d'étude et dispositif expérimental ».

2.2. Evaluation du couvert végétal et piégeage

2.2.1. Evaluation du couvert végétal

Les suivis des couverts végétaux sur les parcelles élémentaires ont été réalisés le 24/03/2016 et le 02/08/2016 (année 1) et le 28/03/2017 (année 2), avant les opérations de gestion de l'enherbement. A ces dates, deux quadrats (40 cm²) ont été lancés aléatoirement dans chacune des parcelles élémentaires. Les plantes au sein de chaque quadrat ont été coupées au ras du sol, triées par espèce, séchées à 80°C pendant 48 h, et pesées pour la détermination de leur biomasse sèche aérienne. Pour l'année 1, les Coccinelles ont été piégées avant et après l'intervention de gestion de l'enherbement du 02/05/2016. **La caractérisation du couvert a été faite sur une abondance moyenne des espèces végétales des couverts développés de mars et août (couverts adultes**

présents avant et après le piégeage). Pour l'année 2, la caractérisation du couvert a été faite à partir des données du couvert développé de mars 2017.

2.2.2. Caractérisation fonctionnelle des espèces végétales

Dix-neuf espèces végétales majoritaires ont été étudiées. Il s'agit des 18 espèces végétales étudiées dans le Chapitre 1 (voir Chapitre 1 tableau1) plus *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.. Cette espèce, qui n'était pas dans le 19 plus abondantes, a été rajoutée car les observations sur le terrain montrent qu'elle est particulièrement attractive pour les Coccinellidae. L'identification des espèces a été effectuée à partir de la flore des Mascareignes (Autrey *et al.*, 2008), d'un ouvrage sur les adventices de la Réunion (Le Bourgeois, 1999) et des outils et bases de données (Le Bourgeois *et al.*, 2008). La classification phylogénétique fait référence à celle de l'APG III (2009). Sur la base de la littérature, nous avons sélectionné des traits d'effet pouvant avoir une influence positive sur les populations de Coccinellidae. Les traits qui n'ont pas pu être renseignés à partir de la littérature ont été observés directement et le cas échéant mesurés sur 10 individus adultes de chaque espèce. Les traits considérés sont résumés dans le tableau 1 puis décrits.

Tableau 1. Traits d'effet choisis pour caractériser les couverts végétaux, fonction étudiée et références associées

Trait d'effet	Fonction	Références
Marge foliaire	Maintien de l'insecte	(Vohland, 1995; Cortesero <i>et al.</i> , 2000)
Densité des trichomes	Mobilité, prédation, nourriture par rétention de pollen	(Roda <i>et al.</i> , 2003; Inbar and Gerling, 2008; Lundgren, 2009)
Anémochorie	Nourriture	(Lundgren, 2009)
Familles	Attractivité, nourriture	(Ricci <i>et al.</i> , 2005; Medeiros <i>et al.</i> , 2010; Dong <i>et al.</i> , 2012; Diepenbrock and Finke, 2013)
Taille inflorescence	Attractivité	(Goulson, 1999; Sivinski <i>et al.</i> , 2011)
Taille fleur	Attractivité	(Ollivier, 2015)
Nectar extrafloral	Nourriture	(Lundgren, 2009; Obrycki <i>et al.</i> , 2009; Weber and Lundgren, 2009; Almeida <i>et al.</i> , 2011; Amaral <i>et al.</i> , 2013; Choate and Lundgren, 2013)
Capacité d'hébergement des pucerons des agrumes	Nourriture, diminution de la prédation intra et interspécifique des Coccinellidae	(Amaral <i>et al.</i> , 2015)

- **le type de marge foliaire** peut conditionner le maintien d'un insecte sur la plante (Vohland, 1995; Cortesero *et al.*, 2000). Les feuilles aux bords irréguliers, possédant plus de structures d'accroches préviendraient la chute des Coccinelles (Grevstad and Klepetka, 1992). Nous les avons caractérisées par observation directe de 10 individus de chaque espèce.
- **La densité des trichomes** sur les feuilles a été déterminée par des comptages à la loupe binoculaire (Grossissement x 13 à 56, Leica EZ4®) sur la face supérieure des feuilles. La densité de trichomes a été décrite comme potentiellement négative pour les Coccinelles lorsqu'elle est trop importante (Shah, 1982) même si pour certaines larves de Coccinelles, la présence de poils sur la plante constitue un atout en leur permettant d'échapper à la prédation (Inbar and Gerling, 2008). La pilosité des espèces végétales pourrait cependant servir à retenir le pollen se disséminant sur la parcelle (Roda *et al.*, 2003), pollen connu pour être une nourriture alternative pour les Coccinelles (Lundgren, 2009).
- Nous avons précisé si les plantes étaient **anémochoriques** ou non grâce à la base de données IDAO (Le Bourgeois *et al.*, 2008). Il a en effet été montré que la présence d'espèces végétales dont le pollen se disperse avec le vent pouvait être favorable aux Coccinelles (Lundgren, 2009).
- **Les différentes familles** végétales sont plus ou moins attractives pour les Coccinellidae (Medeiros *et al.*, 2010). Il a à cet égard été montré que les Poaceae avaient des effets positifs sur la présence des Coccinelles (Dong *et al.*, 2012; Diepenbrock and Finke, 2013), tout comme les Asteraceae ou encore les Apiaceae (Ricci *et al.*, 2005).
- **L'inflorescence** peut servir à la reconnaissance visuelle pour les parasitoïdes (Sivinski *et al.*, 2011) ou les pollinisateurs (Goulson, 1999). Nous avons choisi d'étudier l'influence de ce paramètre sur les Coccinellidae. Les taille des fleurs et des inflorescences ont été mesurées et catégorisées antérieurement à l'étude (Ollivier, 2015). Les inflorescences solitaires ou de type capitules isolées ont été qualifiées de « grandes » si leur diamètre était supérieur à 20mm. Les inflorescences de type grappe, cyme, épi, ombelle et corymbe ont été considérées comme grandes.
- **La taille des fleurs** a également fait l'objet de mesures sous la loupe binoculaire à l'aide d'un pied à coulisse digital car elle peut conditionner l'accès aux ressources florales pour certains insectes. Elles ont été considérées comme grandes au-delà de 0.6mm (Ollivier, 2015).
- **La présence de nectar extrafloral (NEF)** a été déterminée par observation. Cette ressource est connue pour servir de nourriture alternative aux Coccinelles (Lundgren, 2009; Obrycki *et al.*, 2009; Weber and Lundgren, 2009; Almeida *et al.*, 2011; Amaral *et al.*, 2013; Choate and Lundgren, 2013).

- Nous avons classé les plantes sur **leur capacité à héberger les Pucerons des agrumes** recensés sur la parcelle expérimentale *T. citricidus*, *T. aurantii*, *A. spiraecola*, *A. fabae* et *A. gossypii* selon (Blackman). Nous avons complété cette base de données par nos propres observations pour *Melochia pyramidata* L., *Ipomoea obscura* (L.) Ker Gawl. et *Teramnus labialis* (L.f.) Spreng. car ces espèces n'étaient pas référencées. L'hétérogénéité spatiale des espèces végétales réduit la prédation intragilde et le cannibalisme d'autant plus que l'habitat est complexe et riche en proies (Amaral et al., 2015).

Tableau 2. Caractérisation des espèces majoritaires inventoriées dans les quadrats. Pucerons des agrumes : indique si la plante est connue pour être hôte de *A. gossypii*, *A. spiraecola* ; *A. citricola* ; *T. citridus* ou *T. aurantii*. Famille indique la famille de l'espèce végétale (Ast. Astéraceae ; Ama. Amaranthaceae ; Con. Convolvulaceae ; Cyp. Cyperaceae ; Eup. Euphorbiaceae ; Fab. Fabaceae ; Mal. Malvaceae ; Poa. Poaceae. NEF : indique la présence ou l'absence de nectar extrafloral ; Trichomes : indique la classe des densité de trichomes à laquelle la plante appartient (voir matériels et méthode) ; Fleur : petite indique si la taille de la fleur est inférieure ou égale (Petite) ou supérieure (Grande) à 6mm ; Inflorescence indique si la taille de l'inflorescence est inférieure ou égale (Petite) ou supérieure (Grande) à 2cm ; marge des feuilles indique si la marge de la feuille est « entière » (lisse ou ondulée) ou « non » (dentée ; crénelée ; denticulée ; irrégulière ; crénelée).

	Pucerons des agrumes	Anémo- chorie	Famille	NEF	Trichomes	Fleur ± 0.6mm	Inflorescence ±2cm	marge des feuilles
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C	Oui	Non	Ast.	Non	A	Petite	Petite	Non
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Oui	Oui	Ama.	Non	O	Petite	Grande	Entière
<i>Bidens pilosa</i> L.	Oui	Non	Ast.	Oui	A	Grande	Petite	Non
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	Oui	Oui	Sap.	Oui	A	Petite	Petite	Non
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Oui	Non	Poa.	Non	O	Petite	Grande	Entière
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Oui	Non	Cyp.	Non	O	Petite	Grande	Entière
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Non	Non	Fab.	Oui	A	Grande	Grande	Entière
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	Non	Oui	Poa.	Non	O	Petite	Grande	Entière
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Oui	Non	Eup.	Oui	A	Petite	Grande	Entière
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	Non	Oui	Con.	Oui	A	Grande	Grande	Entière
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Non	Oui	Fab.	Oui	A	Grande	Grande	Non

(suite)	Pucerons des agrumes	Anémo- chorie	Famille	NEF	Trichomes	Fleur ± 0.6mm	Inflorescence ±2cm	marge des feuilles
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Oui	Non	Mal.	Non	A	Grande	Petite	Non
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Non	Oui	Poa.	Non	O	Petite	Grande	Entière
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Non	Non	Mal.	Non	O	Grande	Petite	Non
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Non	Non	Poa.	Non	B	Petite	Grande	Entière
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Oui	Non	Mal.	Non	B	Grande	Petite	Non
<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf, 1917	Non	Oui	Poa.	Non	O	Grande	Grande	Entière
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Non	Non	Fab.	Non	B	Grande	Petite	Entière
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	Non	Non	Fab.	Non	B	Grande	Petite	Entière

L'abondance de ces traits d'effet est exprimée en pourcentage de la biomasse totale des quadrats prélevés sur la parcelle à une date donnée représentée par les espèces portant le trait dans chaque parcelle élémentaire.

2.3. Evaluation de l'abondance des Coccinelles et de leur proies

Des suivis des populations de Coccinelles ont été réalisés à différentes périodes entre novembre 2014 et avril 2017 sur les différents éléments du paysage (voir « Sites d'étude et dispositif expérimental » partie 2).

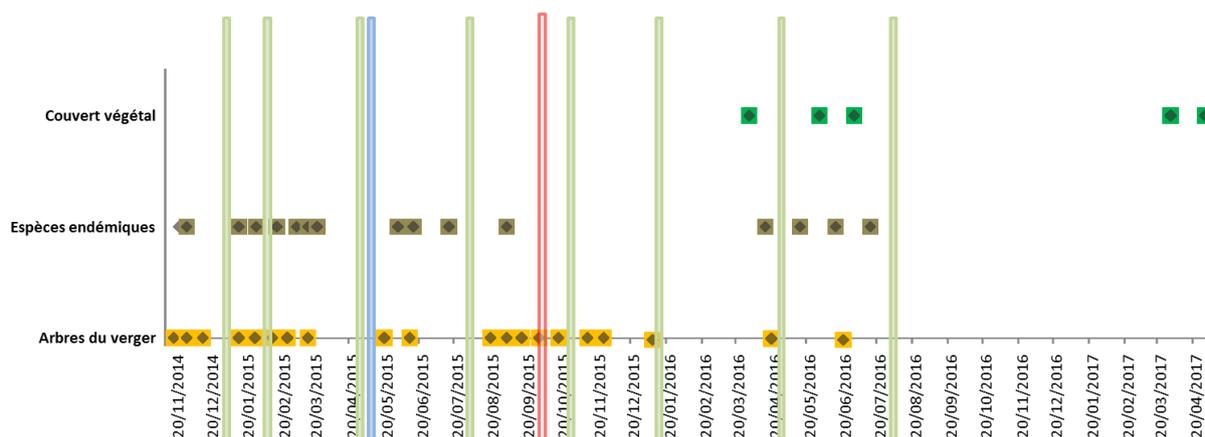


Figure 1. Chronologie des suivis sur les arbres du verger (jaune), la bordure d'espèces endémiques (gris) et du couvert (piégeage avec les pièges cornets en vert) ainsi que des opérations culturales de gestion de l'enherbement (barres vert clair) et du traitement fongicide (barre bleue) et du traitement contre les Pucerons (barre rouge).

2.3.1. Sur les espèces végétales endémiques

Les espèces végétales endémiques de la bordure de la parcelle (voir « Sites d'étude et dispositif expérimental » partie 2.3) ont été suivies à raison de quatre individus pour chacune des cinq espèces sur 12 dates entre novembre 2014 et septembre 2015. Une notation systématique de la présence de Coccinelles, adultes ou larves, et de la présence de Pucerons sur chacun des 20 plantes a été effectuée à chaque date. Pour l'évaluation de l'impact de la bordure sur les populations de Coccinelles sur la parcelle expérimentale, nous avons utilisé les pourcentages d'individus de la bordure hébergeant des Coccinelles ou des Pucerons.

2.3.2. Sur les arbres du verger

Les arbres de la parcelle (voir « Sites d'étude et dispositif expérimental », partie 2.2) ont été suivis à raison de 10 rameaux par arbre et quatre arbres par bloc (soit 12 arbres pour 120 rameaux) sur 15 dates entre janvier 2015 et avril 2016. Un comptage systématique des Coccinelles, adultes et larves, a été effectué. Le nombre des Pucerons a été évalué sur chaque rameau avec une précision variable allant d'un comptage exact pour un nombre d'individus allant jusque 25, puis par estimation visuelle sans comptage avec une précision estimée à ± 25 individus au-delà de 25 individus. Les nombres d'individus ont ensuite été additionnés par bloc pour chaque date.

2.3.3. Sur le couvert végétal

Pour cette étude, nous avons choisi d'utiliser le piège cornet (Figure 2) que nous avons fabriqué et installé suivant un protocole décrit par Sarthou (2009). Il permet un piégeage plus localisé que la tente malaise ordinairement utilisée pour ce type d'étude (Sheikh *et al.*, 2016), en réduisant la

quantité d'insectes récoltés. En effet, un piégeage plus localisé se prête mieux aux expérimentations visant à évaluer l'impact d'un aménagement spécifique sur les populations d'insectes volants, les différences de populations observées pouvant être plus facilement associées à l'environnement proche (Sarhou, 2009).



Figure 2. Pièges cornet unidirectionnels en place sur la parcelle

Deux pièges ont été placés tête-bêche sur chaque parcelle élémentaire (voir « Sites d'étude et dispositif expérimental », partie 2.2), les insectes ont été récoltés chaque semaine, identifiés et comptés. Les piégeages ont duré 5 semaines pour 2016 comme pour 2017. Les sessions de piégeage pour l'année 1 ont eu lieu du 20/04/2016 au 27/04/2016 juste avant l'opération de gestion de l'enherbement puis du 06/06/2016 au 04/07/2016 après intervention sur le couvert ras puis en croissance (voir Figure 1). A l'issue des résultats de l'année 1, nous avons décidé pour la deuxième année de n'étudier les populations de Coccinelles que sur un couvert développé afin d'obtenir un nombre d'individus piégés en 5 semaines suffisant pour étudier les influences éventuelles dues aux différences de composition en traits fonctionnels des communautés végétales différenciées par le mode de gestion de l'enherbement.

La session de piégeage de l'année 2 a eu lieu du 06/04/2017 au 12/05/2017 sur un couvert développé (voir Figure 1). Les résultats présentés dans cette étude sont le cumul du nombre de Coccinelles piégées sur les 5 semaines par parcelle élémentaire avec un couple de pièges.

2.4. Analyses des données

Les données d'abondances des Coccinelles sont exprimées en pourcentage du nombre d'individus piégés pour chaque couple de pièges (sur chaque parcelle élémentaire) par rapport au nombre total d'individus présents sur la parcelle. Ceci nous permet d'observer la répartition et l'évolution de la population de Coccinelles sur la parcelle expérimentale et de comparer les deux années de prélèvement même si les abondances globales de Coccinelles diffèrent.

Les tests sur les effets de la modalité de gestion de l'enherbement sur les populations de Coccinellidae (partie 3.1.1) ont été effectués par une analyse de variance suivie d'un test *post-hoc* de comparaisons multiples de Tukey, après vérification de la normalité des données avec un test de Shapiro et de l'homoscédasticité des variances par un test de Bartlett.

Les tests d'abondance de Coccinelles en fonction du degré de développement du couvert végétal (partie 3.1.2) ont été effectués à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis car les données ne vérifiaient pas les conditions de normalité. Les abondances de Coccinelles étaient exprimées, pour cette analyse uniquement, en nombre d'individus piégés pour chaque couple de pièges (sur chaque parcelle élémentaire).

Les corrélations entre l'abondance des Coccinelles et l'abondance des espèces végétales (partie 3.1.3) ont été testées avec le test non paramétrique de Spearman. Les liens entre l'abondance des traits d'effet et l'abondance des Coccinelles (partie 3.1.4) ont également été testés avec le test non paramétrique de Kruskal-Wallis, suivi d'une analyse en composante principale (ACP) et du test de corrélation non paramétrique de Spearman.

Enfin, les abondances de Coccinelles et de Pucerons sur les blocs de la parcelle et les espèces endémiques (partie 3.2) ont été comparées avec le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

Toutes ces analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R (Team, 2015).

3. Résultats

3.1. Présence de Coccinellidae sur la parcelle et ses bordures

3.1.1. Abondance de Coccinellidae et gestion de l'enherbement

Les piégeages effectués présentent des abondances différentes de Coccinelles avec 146 Coccinelles piégées la première année et 544 la deuxième année.

Pour la deuxième année, la répartition des Coccinellidae a pu être détaillée jusqu'à l'espèce. Ceci n'a pas toujours été possible pour la première année.

La première année, les Scymninae représentaient 81,9% des effectifs (eux-mêmes composés à 96% de *Scymnus constrictus* et 4% de *Nephus* spp), les Chilocorinae 17,9% (avec la seule espèce *Exochomus laeviusculus*) et les Coccinellidae 0,8% (avec la seule espèce *Cheilomenes sulphurea*).

Les résultats de la deuxième année sont présentés dans le Tableau 3. Douze espèces ont été capturées.

Tableau 3. Espèces de Coccinellidae piégées l'Année 2 (2017), avec leur proportion sur la parcelle expérimentale pour 5 semaines et leur préférence alimentaire quand elle est connue.

Sous-famille	Espèce	Proportion (%)	Préférence alimentaire
Scymninae	<i>Scymnus constrictus</i>	73,5	Aphidiphage
	<i>Nephus voeltzkowi</i>	3,9	Coccidiphage
	<i>Nephus oblongosignatus</i>	1,8	Coccidiphage
	<i>Clithostethus arcuatus</i>	0,2	Aleurodiphage
	<i>Stethorus histrio</i>	0,2	Acariphage
Coccidulinae	<i>Lindorus lophantae</i>	0,2	Aphidiphage
Chilocorinae	sp1*	1,1	?
	<i>Chilocorus nigritus</i>	1,1	Aphidiphage
	<i>Exochomus laeviusculus</i>	16,5	Aphidiphage
	<i>Platynapsis capicola</i>	0,6	Aphidiphage
Coccinellinae	<i>Psyllobora variegata</i>	0,4	Mycophage
	<i>Cheilomenes sulphurea</i>	0,6	Aphidiphage

* Relève des genres *Brumus* ou *Brumoides*, qui doivent faire l'objet d'une révision, car les clés actuelles ne permettent pas l'identification (Raphaëlle Mouttet, com. pers.)

La première année, 96,8 % des Coccinelles piégées sont aphidiphages et elles le sont à 92.5 % la deuxième année. Parmi elles, il y a en moyenne sur les deux années 78% de *Scymnus constrictus* et 17% de *Exochomus laeviusculus*, les autres espèces étant largement minoritaires. Malgré la

différence d'abondance des populations de Coccinellidae piégées entre les deux années, elles présentent malgré tout des répartitions sur la parcelle similaires (Fig. 3). La corrélation entre les effectifs de Coccinellidae interceptés entre les deux sessions de piégeage sur les parcelles élémentaires est significative (Pearson, $R=0,76$; $p<0.01$).

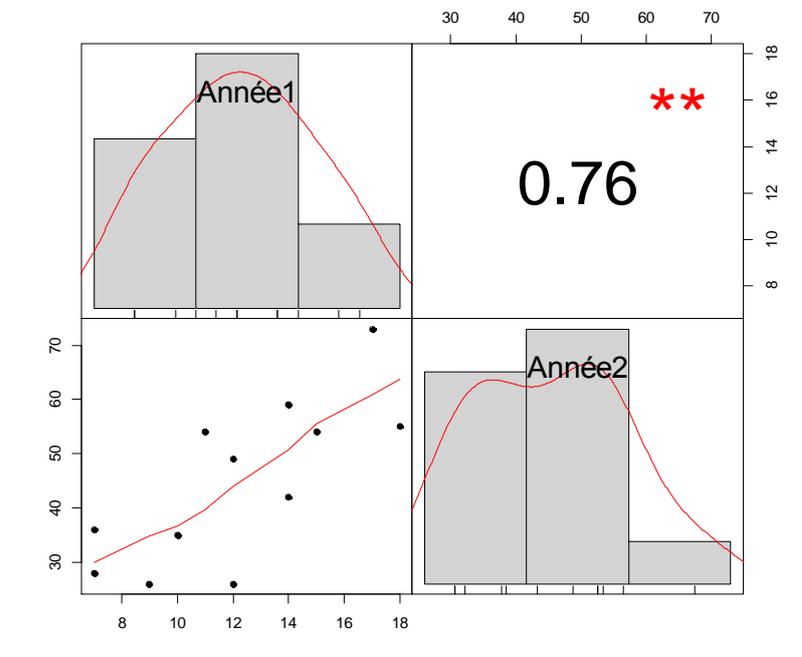


Figure 3. Corrélation entre les quantités de Coccinellidae interceptées (en nombre d'individus) par les couples de pièges entre les deux sessions de piégeage. Chaque point correspond à un couple de pièges situé sur une même parcelle élémentaire l'Année 1 et l'Année 2.

Etant donné la similitude de répartition des Coccinelles dans les différents pièges entre les deux années, nous avons par la suite exprimé la répartition des Coccinelles piégées à une date donnée sur la parcelle en pourcentage du total de Coccinelles piégées à cette date. Après vérification de la normalité des données (test de Shapiro ; $W = 0.9$; n.s.), puis de l'homoscédasticité des variances par un test de Bartlett pour les modalités de gestion ($K\text{-squared} = 1.3541$, $ddl = 3$, $p = 0.7163$) et les blocs ($K\text{-squared} = 0.9876$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0.6103$), nous avons testé par une analyse de variance (ANOVA) l'effet des modalités de gestion de l'enherbement ($ddl=3$; $p=0.2$) et du bloc ($ddl=2$; $p=0.001$). Nous avons ensuite appliqué un test *post-hoc* de comparaisons multiples (Tukey) afin d'obtenir les différences existant entre les groupes de Coccinelles pour chaque couple de modalités de gestion de l'enherbement et de blocs (Figure 4 a). Les résultats, cumulés sur les deux années, montrent qu'il y a moins de Coccinelles piégées pour la modalité H que pour les modalités BM, CC ou F. Ces résultats restent toutefois marginalement significatifs ($p=0.095$). La répartition des Coccinelles sur la parcelle expérimentale est en revanche significativement dépendante du bloc sur lequel elles ont été piégées.

Nous observons un gradient décroissant de la quantité de Coccinelles du Bloc A vers le Bloc C, avec significativement plus de Coccinelles pour le bloc A par rapport aux blocs B et C (Figure 4 b).

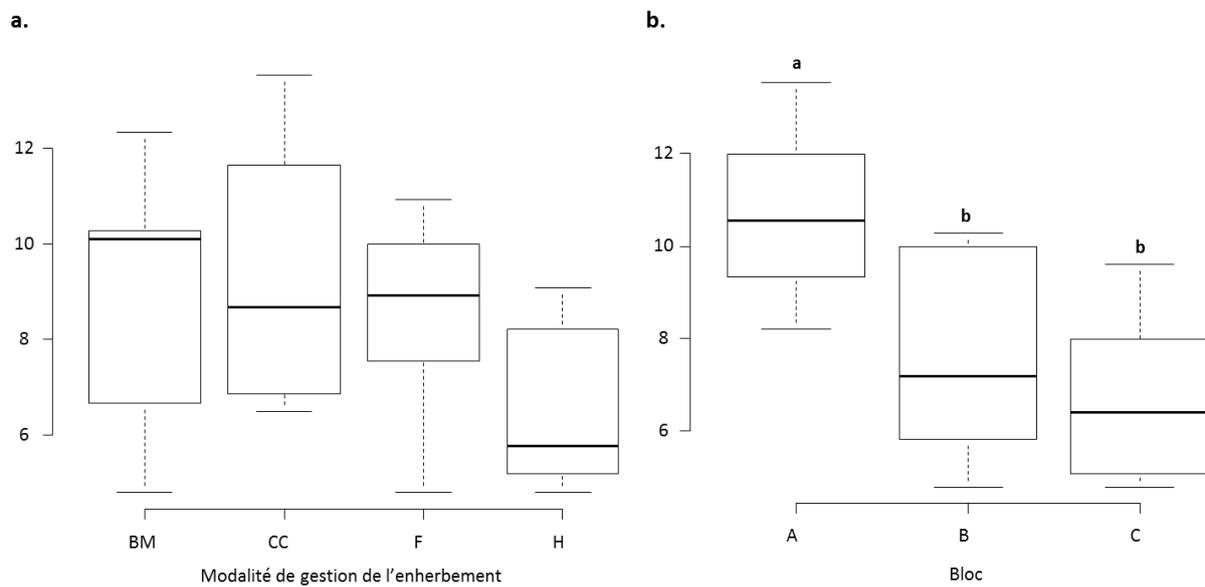


Figure 4. Répartitions moyennes des Coccinelles sur la parcelle expérimentale en fonction a. de la modalité de gestion de l'enherbement utilisée et b. de la situation géographique sur la parcelle. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (Analyse multivariée suivi d'un test de comparaisons multiples, seuil $p < 0.05$).

3.1.2. Abondance des Coccinellidae et développement des couverts végétaux

Les prélèvements de l'année 1 ont été faits avant et après intervention sur le couvert végétal. Pour chaque traitement, les données soumises à des tests de rang (test non paramétrique Kruskal-Wallis ; Figure 5) ont permis de mettre en évidence que les Coccinelles piégées étaient significativement plus nombreuses en présence d'un couvert développé qu'en présence d'un couvert ras ou en début de croissance, et ce pour toutes les modalités à l'exception de la modalité BM (Pelletier, 2016).

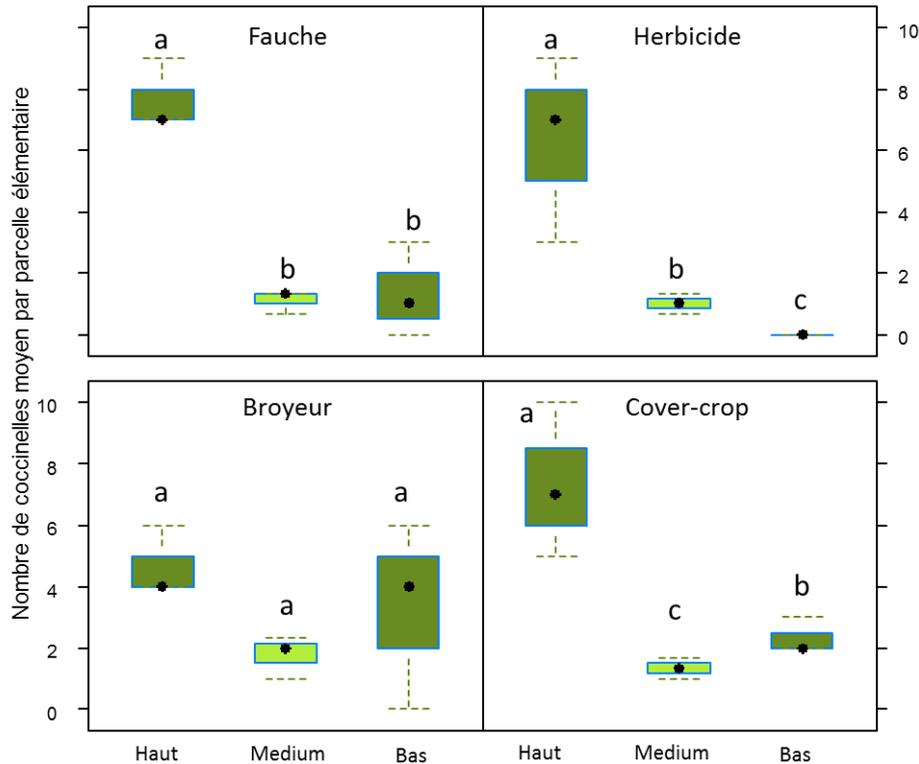


Figure 5. Effectifs de Coccinelles piégées lors de l'année 1 en fonction de la croissance des couverts végétaux (adapté à partir de Pelletier (2016)). Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis ; $p < 0.05$). « Haut » correspond au couvert développé, « Medium » au couvert en croissance et « Bas » au couvert juste après une intervention de gestion.

3.1.3. Abondance des Coccinellidae et espèces végétales

Les espèces végétales n'ayant pas toutes le même potentiel de fourniture de nourriture alternative, abri ou site de ponte, nous avons cherché à savoir si des liens existaient entre les abondances des Coccinelles relevées dans les différents pièges de la parcelle expérimentale et l'abondance des espèces végétales des couverts sur lesquels ces pièges étaient placés. La figure 6 présente l'intégralité des 24 couples de pièges relevés (12 par année) par ordre décroissant du pourcentage de Coccinelles relevées (zone grisée en arrière-plan). Les abondances des 19 espèces végétales majoritaires ont été représentées sur les histogrammes cumulés (voir Partie 1.3 ; tableau 2) plus *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. A première vue, il n'y a pas de liens entre la présence d'une espèce ou d'un groupe d'espèces végétales et l'abondance des Coccinelles. Des tests de corrélation ont tout de même été effectués mais ne sont pas significatifs (corrélation non paramétrique de Spearman, n.s.). On constate qu'il n'y a pas d'effet de l'abondance totale de la biomasse végétale contenue dans les quadrats (hauteur totale de chaque barre) sur la présence des Coccinelles.

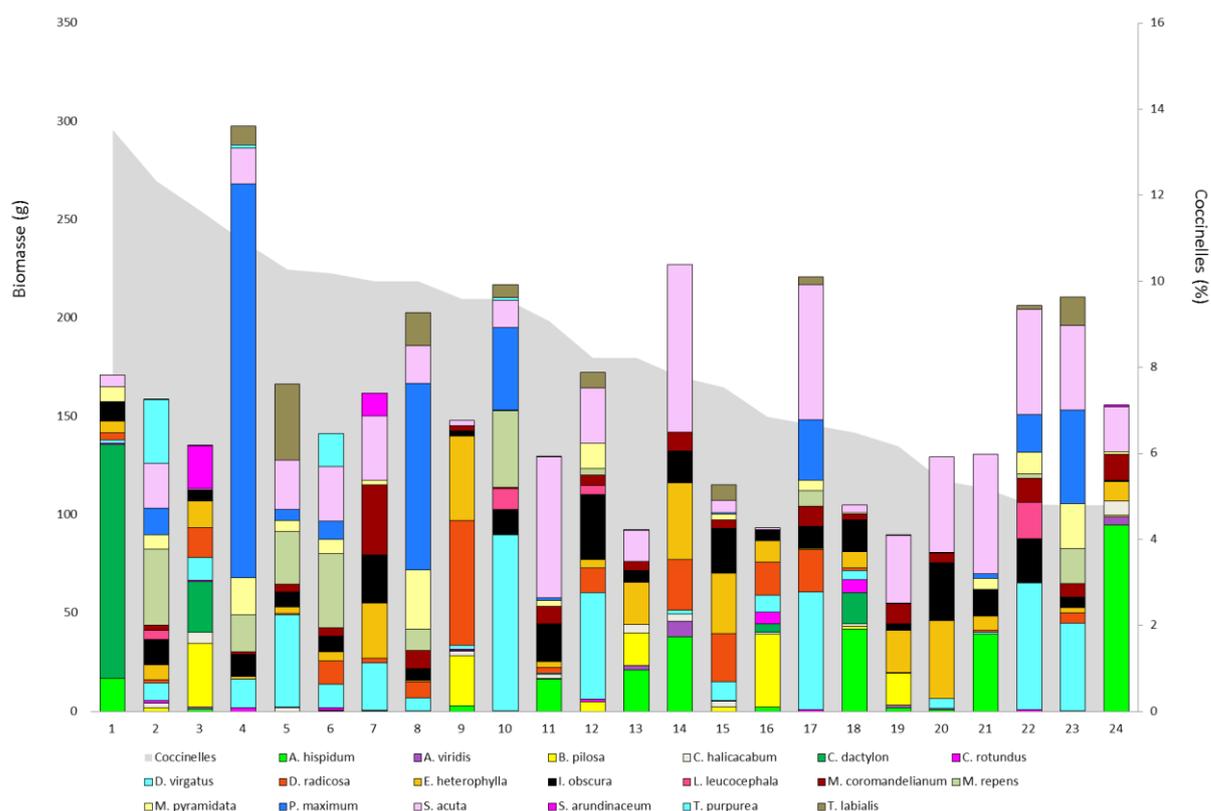


Figure 6. Pourcentage de Coccinelles par couple de pièges (zone grisée sur l'axe secondaire) et biomasses végétales cumulées des différentes espèces composant les couverts au sein des quadrats (axe principal, en grammes).

3.1.4. Abondance des Coccinellidae et traits d'effet

Sur la base de la littérature, nous avons caractérisé les espèces végétales majoritaires par leurs traits d'effet (Tableau 2) que nous estimons potentiellement pertinents pour expliquer la présence des Coccinelles dans les quadrats (voir § matériels et méthodes).

Les abondances des traits d'effet ne varient pas avec les blocs. Les résultats pour l'effet des modes de gestion de l'enherbement sur l'abondance des différents traits d'effet sont résumés dans le tableau 4. La première ligne rappelle la répartition des Coccinelles sur la parcelle expérimentale, puis en gras apparaissent les variables de traits d'effet présentant une influence significative de la modalité de gestion de l'enherbement. Ainsi nous observons que l'abondance des plantes anémochoriques, glabres, les Cyperaceae, les Poaceae, les espèces à grande inflorescence ainsi que la densité des couverts (Biomasse) sont significativement moins présentes pour la modalité H que pour BM, F ou CC. Les Fabaceae sont significativement moins présentes pour CC et H que pour BM et F et les espèces à pilosité dense sont significativement moins présentes pour CC et H que pour BM. A l'inverse, Les Asteraceae et Amaranthaceae sont plus présentes pour H et CC que pour BM ou F.

Tableau 4. Résumé des résultats des tests de Kruskal-Wallis réalisés sur l'impact des modalités de gestion de l'enherbement sur les répartitions d'abondance des traits d'effet, de la densité du couvert (Biomasse) (en pourcentage de la biomasse totale échantillonnée sur la parcelle à chaque date) et des Coccinelles (en pourcentage du nombre total échantillonné sur la parcelle à chaque date). Les lettres différentes indiquent que les groupes d'une même ligne sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis ; $p < 0.05$).

	BM	CC	F	H
Coccinelles	9,0±2,8ns	9,3±2,8ns	8,5±2,2ns	6,5±1,8ns
Anémochorie	1,9±0,7a	1,8±1,1ab	2,2±0,5ab	0,8±0,4b
Hôte de Pucerons	7,1±4,5ns	10,3±4,6ns	9,2±4,2ns	6,7±2,5ns
Trichome classe A	2,6±1,0ns	3,4±1,1ns	4,1±1,5ns	3,5±1,3ns
Trichome classe B	1,6±1,6a	0,0±0,0c	2,1±3,7ab	0,0±0,0bc
Glabre	4,4±0,6a	3,5±2,1ab	3,0±0,8ab	2,2±1,1b
Asteraceae	0,0±0,0b	1,6±0,4a	0,1±0,1b	1,6±1,6a
Amaranthaceae	0,0±0,0b	0,1±0,1a	0,0±0,0b	0,1±0,1a
Convolvulaceae	0,4±0,1ns	0,4±0,3ns	1,0±0,4ns	0,6±0,5ns
Cyperaceae	0,0±0,0a	0,1±0,1a	0,0±0,0a	0,0±0,0b
Euphorbiaceae	0,1±0,1ns	1,0±0,8ns	0,5±0,7ns	0,8±0,6ns
Fabaceae	2,4±1,1a	0,2±0,2b	2,6±1,8a	0,1±0,1b
Malvaceae	2,5±1,0ns	2,6±1,9ns	2,4±1,4ns	4,1±1,6ns
Poaceae	3,1±1,3a	2,5±1,9a	3,0±3,8a	0,1±0,1b
Sapindaceae	0,0±0,0ns	0,1±0,1ns	0,0±0,1ns	0,1±0,1ns
Marge non lisse	2,6±0,9ns	2,6±1,9ns	2,4±1,4ns	4,1±1,6ns
NEF	2,0±1,0ns	2,5±1,1ns	3,9±1,5ns	1,8±1,0ns
Grande Fleur	5,4±1,5a	2,6±1,6b	5,8±2,2a	3,3±1,2ab
Grande Inflorescence	5,1±1,0a	1,0±1,7a	2,0±1,3a	2,4±1,0b
Biomasse	8,6±1,5a	6,9±2,3ab	9,1±2,9a	5,7±1,2b

Nous avons ensuite réalisé une analyse en composantes principales afin de dégager les variables liées à la répartition des Coccinelles sur la parcelle (figure 7). L'axe 1 explique 29.0% de l'inertie, il est majoritairement expliqué par « Grande Inflorescence », « Biomasse » et « Poaceae ». Il est positivement corrélé aux modalités F et BM et négativement à H (variables supplémentaires). Cet axe est positivement corrélé à Grande Inflorescence ($r=0.9$; $p=2e-09$), Biomasse ($r=0.8$; $p=1e-05$), Poaceae ($r=0.7$; $p=4e-05$), Fabaceae ($r=0.7$; $p=2e-04$), densité de trichomes de Classe « B » ($r=0.7$; $p=6e-04$), Glabre ($r=0.6$, $p=2e-03$), Grande Fleur ($r=0.5$, $p=5e-03$), Anémochorie ($r=0.4$; $p=3e-02$) et Coccinelles ($r=0.4$; $p=4e-02$) et négativement corrélé à Asteraceae ($r=-0.8$; $p=2e-6$), Sapindaceae ($r=-0.6$; $p=2e-3$), Amaranthaceae ($r=-0.5$; $p=1e-02$), Euphorbiaceae ($r=-0.5$; $p=2e-02$) et marge non lisse ($r=-0.4$; $p=4e-2$). L'axe 2 explique 20.2% de l'inertie, il est majoritairement expliqué par les

variables « Grande Fleur », « densité de trichomes de Classe A » et « Malvaceae ». Il est positivement corrélé à Grande Fleur ($r=0.8$, $p=6e-06$), densité de trichomes de Classe « A » ($r=0.7$, $p=1e-04$), Malvaceae ($r=0.7$, $p=2e-04$), NEF ($r=0.6$, $p=3e-03$), Convolvulaceae ($r=0.6$, $p=5e-03$), marge non lisse ($r=0.6$, $p=4e-03$), Fabaceae ($r=0.4$, $p=3e-02$) et négativement à Hôte de Pucerons ($r=-0.6$, $p=4e-03$), Poaceae ($r=-0.5$, $p=8e-03$), et Coccinelles ($r=-0.5$, $p=1e-02$).

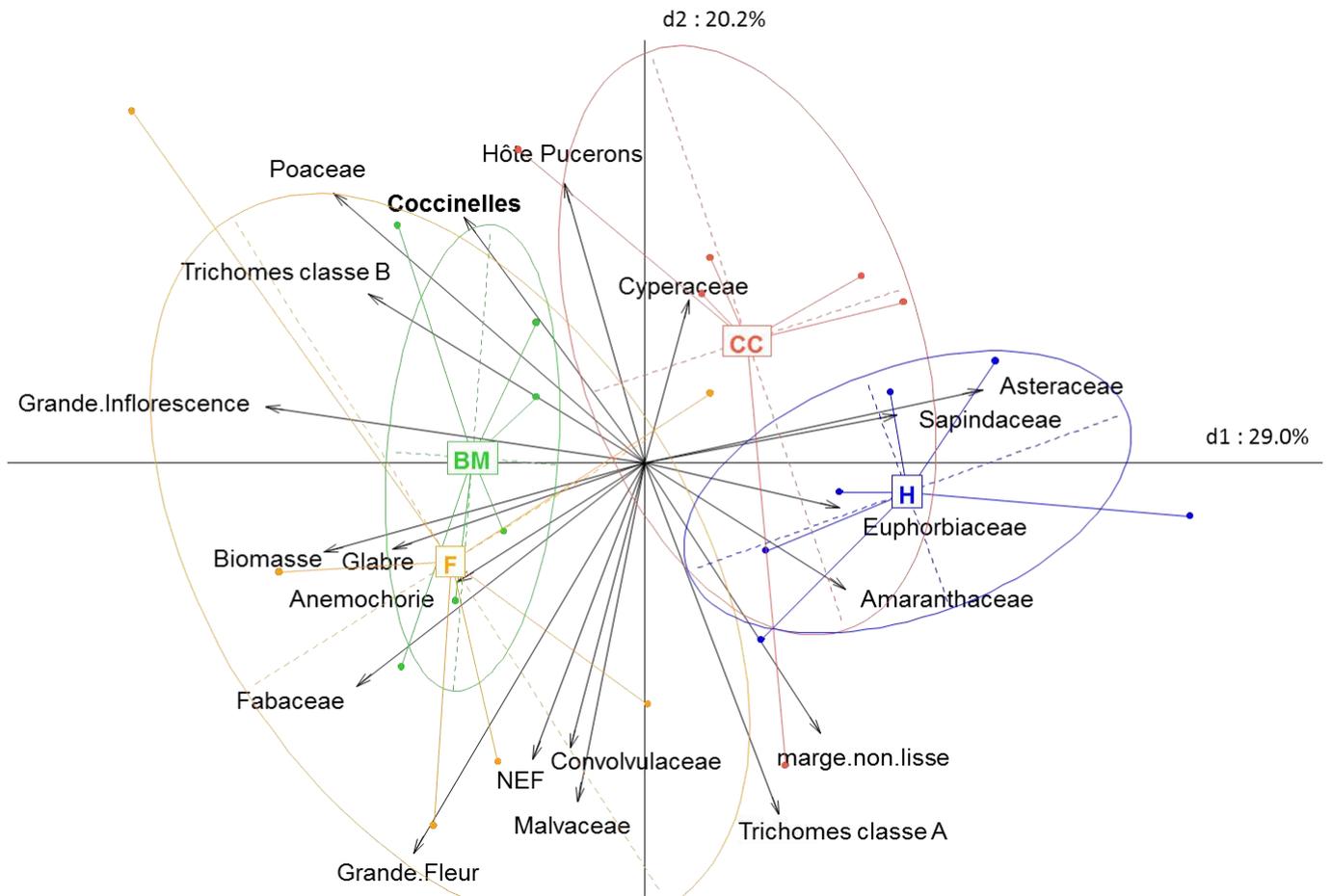


Figure 7. ACP réalisée avec les abondances (en pourcentage de biomasse de la parcelle expérimentale à chaque date) des familles végétales et des plantes portant les traits d'effet : plantes connues comme hôtes potentiels des Pucerons (Hôte Pucerons) ; La densité des trichomes (Glabre, modérée : Classe A, forte : Classe B) ; L'anémochorie ; Grande Fleur ; Grande Inflorescence ; NEF (présence de nectar extrafloral) et les abondances de Coccinelles.

Nous avons réalisé une corrélation croisée complémentaire entre ces différentes variables. Des corrélations sont observées entre la répartition des Coccinelles et celle des Poaceae ($r=0,56$; $p = 5.10^{-3}$), et des espèces à Grande Inflorescence ($r=0,41$; $p=4.10^{-2}$). Il est intéressant de noter que l'abondance des Coccinelles n'est pas liée à la densité du couvert (« Biomasse», corrélation : $r= 0,17$; $p=0.4$). La variable « marges non lisses », en corrélation avec le même axe que H, à l'opposé de BM et F sur l'ACP, n'est pas influencée par la gestion de l'enherbement mais se trouve négativement corrélée à l'abondance des Coccinelles ($r=-0,55$; $p=6.10^{-3}$). Toutefois, aucune de ces corrélations ne

résiste au seuil de significativité à 5% d'erreur après correction de Bonferroni (seuil de $p < 2.10^{-3}$ pour 0.05/19 comparaisons effectuées).

3.2. Abondance des Coccinellidae et présence de proies

3.2.1. Arbres du verger expérimental

Quatre arbres de chaque bloc de la parcelle expérimentale ont été suivis dans le temps. Les résultats sont présentés en Figure 8 a. Nous pouvons constater qu'entre février et juin 2015, aucune population de Pucerons ou Coccinelles n'a été relevée sur ces arbres. Durant cette période, les arbres émettant moins de flushs (jeunes pousses tendres) sont moins sensibles aux attaques de Pucerons. L'installation de Pucerons a lieu entre juin et août 2015. Au 21 août 2015, on observe une absence totale de Coccinelles en présence de Pucerons sur les arbres de la parcelle. L'apparition de Coccinelles a eu lieu dans les 15 jours suivants. Les pics de populations des proies et prédateurs sont décalées dans le temps. Ils se situent autour du 17 septembre pour les Pucerons et vers le 02 octobre pour les Coccinelles. Nous observons un début de diminution de l'abondance des Pucerons sur la parcelle avec l'augmentation de celle des Coccinelles avant application du traitement à l'huile fin septembre. La figure 8 b. présente le nombre moyen de Coccinelles (en noir) et de Pucerons (en vert) par rameau pour la même période de temps. Nous constatons que comme pour les piégeages sur le couvert (Fig. 4), les Coccinelles sont significativement plus présentes sur le Bloc A de la parcelle que sur le Bloc B, mais l'abondance de populations sur le Bloc C est cette fois intermédiaire. Les Pucerons ont tendance à être plus présents sur les arbres du Bloc C sans qu'il n'y ait de différence significative.

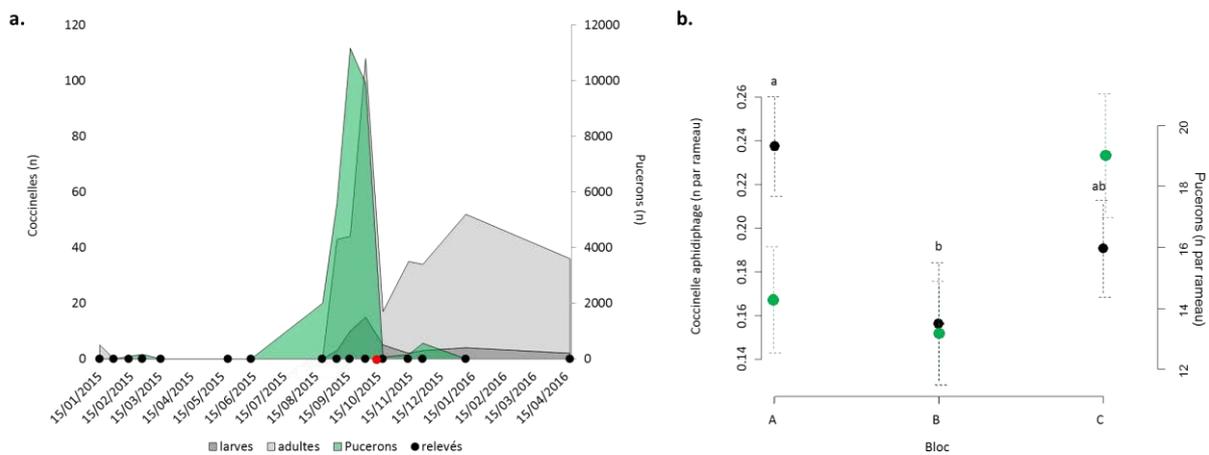


Figure 8 a. Abondances de Coccinelles (gris) dont les larves (gris foncé) et de Pucerons (vert) relevés à chaque date (rond noir) sur 12 arbres de la parcelle expérimentale. Le point rouge début octobre correspond à un traitement à l'huile de vaseline contre les Pucerons. **8b.** Nombre moyen de Coccinelles (noir) et de Pucerons (vert) par rameau en fonction du bloc (1800 rameaux sur les 15 mêmes dates que a.). Pour les Coccinelles (noir) les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (Kruskal-Wallis ; $p < 0.05$).

Même s'il n'est pas décrit dans cette partie, le réseau trophique au sein du verger est bien sûr plus complexe que l'interaction Coccinelles / Pucerons. Des proies alternatives pour *E. laeviusculus* et *S. constrictus* existent sur les arbres. Ainsi, des populations d'Aleurodes ont été observées sur tous les arbres à partir de septembre 2015 jusqu'aux relevés de juin 2016. D'autres prédateurs des Pucerons sont également présents sur les arbres. Les nombres de Chrysopes (pontes), d'Hémérobes (larves), de Syrphes (larves), d'Araignées (adultes) ont été notés sur les arbres et sont présentés en Annexe 1. Les Hémérobes et les Syrphes sont très peu nombreux sur la canopée, par contre des pontes de Chrysopes conséquentes sont présentes de façon permanente sur les arbres. Ces pontes se renforcent au moment de l'arrivée de l'invasion de Pucerons, propices au développement des larves. Nous n'avons cependant pas pu observer d'adultes ni de larves sur les arbres. Les Araignées apparaissent après les Pucerons et restent dans la canopée.

3.2.2. Bordure de la parcelle expérimentale et Zone naturelle

Les observations réalisées sur cinq individus de chaque espèce endémique (voir partie 2.3 de la partie Sites d'étude et dispositif expérimental) ont donné une idée du potentiel d'attractivité de la bordure pour les Pucerons et Coccinelles. La figure 9 présente les parts d'individus colonisés par les Pucerons et Coccinelles dans la bordure ou par espèce végétale endémique composant la bordure. Nous observons la présence de Pucerons et de Coccinelles dans la bordure à chaque relevé (Fig. 9 a.). Seuls 20.8% des relevés montrent une cooccurrence des Coccinelles et des Pucerons sur un

même individu. Le 4 septembre 2015, date à laquelle des Coccinelles commencent à être détectées sur la parcelle, 45% des plantes suivies en bordure en présentaient.

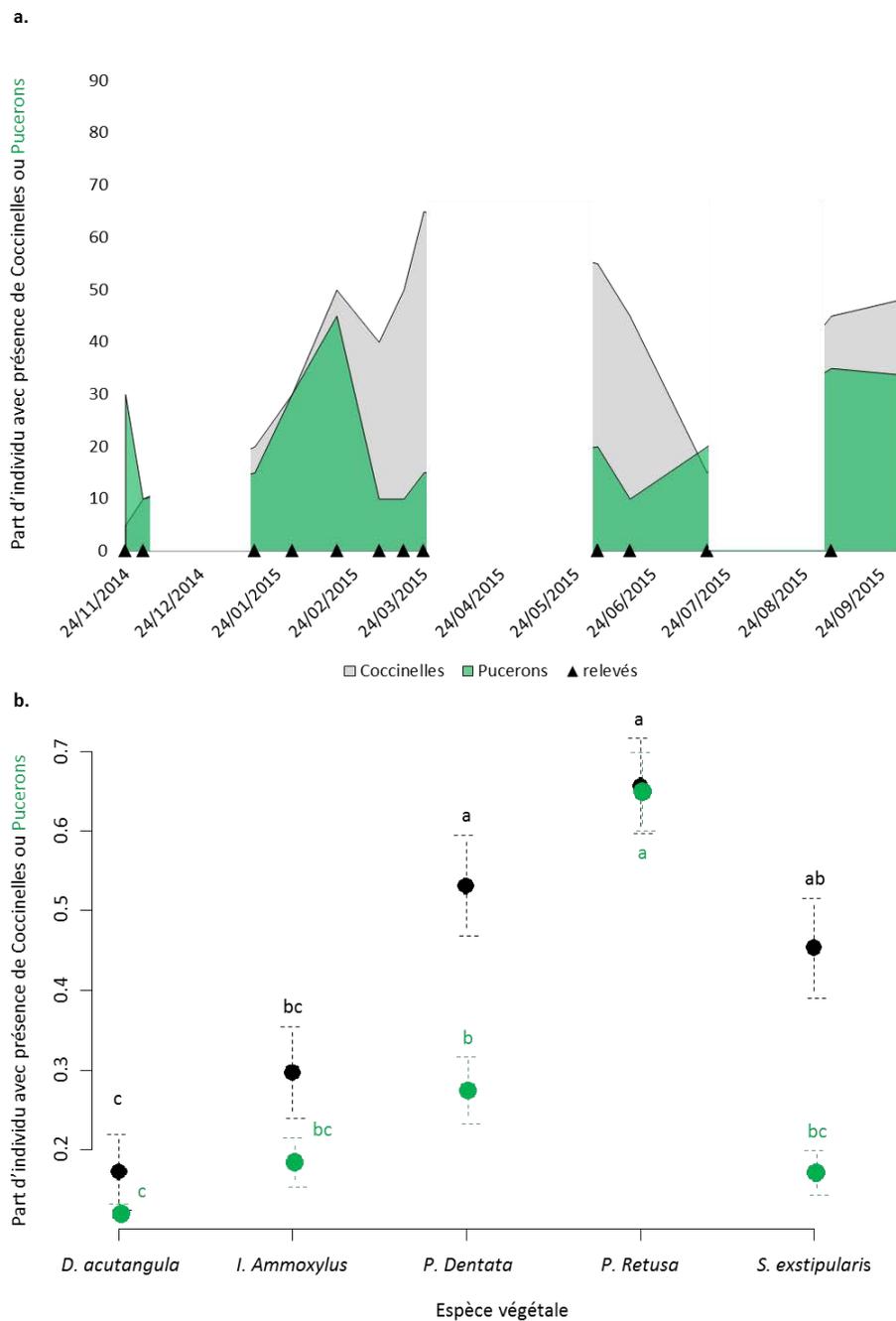


Figure 9 a. Pourcentage d'individus colonisés par les Coccinelles (gris) et les Pucerons (vert) relevés à chaque date (triangle noir) sur la bande d'espèces endémiques. La zone blanche entre le 01/06/2015 et le 01/09/2015 signifie qu'en l'absence de relevé, les extrapolations de populations ne sont pas fiables. 9b. Part d'individus où ont été relevés des Coccinelles (noir) ou des Pucerons (vert) pour chaque espèce végétale endémique composant la bordure. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (Kruskal-Wallis, p<0.05).

Les suivis ont révélé la présence de Pucerons et Coccinelles sur une part plus ou moins grande des individus de la haie d'endémiques suivis (Fig. 9 b). Les plantes les plus porteuses de Coccinelles étaient *P. retusa*, *P. dentata* puis *S. extipularis* (même en l'absence de Pucerons). *I. amoxylus* et *D. acutangula* ont présenté des taux respectivement faible à très faible de Coccinelles et de Pucerons.



Figure 10 a. Pucerons sur *Solanum nigrum*. 10 b. *Exochomus laeviusculus* sur *D. virgatus*, 10 c. Pucerons sur *S. asper*, 10 d. *Scymnus* sp. sur *P. maximum*, 10 e. larve de *Scymnus* sp. sur *D. radicata*, 10 f. *E. laeviusculus* sur *Chloris* sp., 10 g. Larve d' *E. laeviusculus* sur *Psidia retusa*, 10 h. *E. laeviusculus* sur *Sida extipularis*, 10 i. j. k. l. *E. laeviusculus* adulte, larve, couple et ponte sur *L.leucocephala*. Crédit photo M. Rothé.

Des observations ponctuelles qualitatives menées dans la zone naturelle qui ne faisaient pas l'objet de relevés systématiques ont révélé des quantités importantes de Coccinelles sur les arbustes et arbres notamment *L. leucocephala* et *S. terebenthifolia*. Les observations de la strate herbacée spontanée ombragée au pied de ces arbres ont également révélé la présence d'espèces végétales riches en Pucerons comme *Solanum nigrum* L. ou encore *Sonchus oleraceus* L. (voir Fig. 10 a et 10 c).

4. Discussion

L'étude que nous avons menée sur verger d'agrumes à Bassin-Plat (Réunion) révèle un effet significatif du mode de gestion de l'enherbement des parcelles sur leur fréquentation par les Coccinelles. Tout d'abord, l'absence de couvert semble impacter de façon négative la présence des Coccinelles sur le couvert (Fig. 5). Il est logique de penser que les Coccinelles en l'absence de nourriture ou de refuge au sol, quittent le verger ou au moins le couvert végétal. Des études sur la fréquence de fauche du couvert végétal montrent déjà une augmentation significative des prédateurs dont les Coccinellidae avec la baisse de la fréquence des interventions sur le couvert végétal (Horton *et al.*, 2003) sans qu'il n'y ait toutefois d'augmentation des populations de Coccinellidae dans la canopée des arbres du verger.

De nombreuses familles de Coccinelles sont aphidiphages et présentent des comportements contrastés. Ainsi les *Scymnus spp.*, majoritaires sur nos parcelles, sont insensibles aux signaux d'oviposition répulsifs déposés lors des pontes des Coccinelles conspécifiques. Cette propriété pourrait permettre une forte augmentation localisée de leurs populations et donc d'amener à une prédation massive et efficace en cas d'attaques de pucerons. C'est la raison pour laquelle Magro *et al.* (2017) suggère leur intérêt potentiel dans la lutte biologique. Ces espèces sont également capables de résister à des températures élevées (< 35°C), à une pluviométrie importante et à une pénurie de proies (Kuklinski and Borgemeister, 2002). Des informations plus précises sur leurs besoins écologiques ainsi que sur la fonctionnalité pertinente d'un couvert nécessaire à leur prolifération seraient précieuses pour déterminer si le contrôle qu'elles exercent sur les populations de Pucerons peut être amélioré.

Les tendances de répartitions des populations de Coccinelles observées sur le couvert en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement ne semblent pas dues aux espèces végétales (Fig. 6) mais plutôt à la fonctionnalité du couvert (Fig. 7 et tableau 4) même si seul un effet Poaceae a été mis en évidence. Les Coccinelles, qui sont en nombre plus faible sur la modalité Herbicide, semblent

préférer les couverts riches en Poaceae comme dans les modalités BM, F et CC. Il a déjà été montré que les Poaceae pouvaient héberger des Coccinellidae (Koji *et al.*, 2007; Rhino *et al.*, 2016). Dong *et al.* (2012) ont également montré un meilleur contrôle des Pucerons sur une parcelle de blé entourée de ray-grass, avec des pontes de Coccinelles plus abondantes et plus précoces sur le ray-grass qui pourrait ainsi servir de source de colonisation de la parcelle adjacente. Des populations de Coccinelles dans les prairies d'herbes hautes ont été décrites, se montrant encore plus présentes sur les fétuques (Diepenbrock and Finke, 2013). Nos résultats confirment ceux que nous avons observés dans la Partie 1 montrant que les couverts H et CC contenait significativement plus d'Asteraceae que BM et F, à l'inverse des Poaceae qui sont plus abondantes dans ces deux dernières modalités que dans la modalité H (tableau 4). Les Asteraceae participent pourtant au régime alimentaire de plusieurs espèces de Coccinelles. Ainsi, l'effet de l'utilisation comme ressource de certaines plantes sur la survie des Coccinelles a été testé et montre cependant des effets significatifs qui diffèrent selon l'espèce de Coccinelle. Ainsi, le pollen et le nectar d'*Ageratum conyzoides* L. et de *Bidens pilosa* (Asteraceae) ont, dans la même expérience, augmenté la survie d'une espèce de Coccinelle et nuï à une autre (Amaral *et al.*, 2013). *Sonchus* sp. (Asteraceae) est également souvent cité comme bénéfique pour les Coccinelles (Bugg and Waddington, 1994; Amaral *et al.*, 2013), cette espèce végétale se trouvant être un hôte privilégié des Pucerons et une source de nourriture alternative comme nous l'avons observé de façon qualitative. Une étude belge a mis en avant le fait que les Coccinelles étaient influencées par la diversité fonctionnelle marquant une préférence pour un niveau de diversité très faible ou intermédiaire (Hatt *et al.*, 2017b). Une diversité trop importante d'odeurs pourrait brouiller les signaux d'attractivité selon l'hypothèse de la concentration de la ressource (Root, 1973).

L'effet attractif des couverts semble toutefois moins évident pour les Coccinelles que pour d'autres prédateurs comme les Syrphes ou encore les Parasitoïdes. De nombreux exemples existent parmi lesquels on peut citer l'étude de Burgio *et al.* (2016) qui ont testé cinq couverts différents en vignoble. Cette étude n'a pas pu montrer de différence de préférence de couvert pour les Coccinelles, ni même d'effet de la présence d'un couvert par rapport au sol nu. Ils montrent en revanche un effet positif de la présence d'un couvert sur de nombreux prédateurs, dont les Phytoseiidae, et montrent des préférences pour des espèces végétales par les syrphes, les Chalcidoidea et les Aphidiinae (Braconidae), importants parasitoïdes des Pucerons. Hatt *et al.* (2017a) montrent une augmentation des populations de syrphes par les bandes fleuries au sein du blé sans qu'il n'y ait de différence pour les Coccinelles, les chrysopes ou encore les parasitoïdes.

Pour les auxiliaires mobiles que sont les Coccinelles, il est d'autant plus important d'étudier également les bordures de la parcelle. L'effet bloc sur la répartition des Coccinelles tel que mis en évidence dans notre étude n'est pas dû à l'abondance des traits d'effets, qui eux ne présentent pas d'effet significatif ; il peut donc être lié à la configuration de la parcelle. De nombreuses études ont été effectuées sur l'impact des habitats adjacents sur la lutte biologique par conservation (Landis et al., 2000). Dans notre étude, il est important de noter que des populations de Pucerons et Coccinelles sont présentes toute l'année sur la bande d'espèces endémiques qui borde la parcelle (Fig. 9) alors qu'elles n'apparaissent que ponctuellement sur les arbres du verger, particulièrement lors d'une poussée végétative des arbres. Le déplacement des Coccinelles pouvant se faire jusqu'à 75 m dans la culture depuis un réservoir à insectes (Long et al., 1998), les Coccinelles observées sur le verger pourraient aisément provenir de cette haie et inversement. Les observations ont également montré que de nombreuses Coccinelles se trouvaient sur la zone naturelle arborée au-delà de la bande d'endémiques (Fig. 10), sans toutefois être quantifiées. Cependant, l'effet bloc que nous observons dans la répartition des Coccinelles sur le couvert végétal (Fig. 4) et sur les arbres (Fig. 8) ne va pas dans le sens de populations de Coccinelles complètement externes à la parcelle. En effet, la répartition des Coccinelles sur la parcelle est hétérogène et leur abondance augmente avec l'éloignement à cette la zone d'endémiques diversifiée. Ceci soutient plutôt l'hypothèse d'un phénomène de puit exercé par cette bande plutôt qu'un phénomène de source. Ceci peut être rapproché des travaux de Dong et al. (2015) sur la présence de zones arborées denses montrées comme favorisant plus les Coccinelles que la diversité au sein de la parcelle. Une corrélation négative entre la densité de cette zone arborée et la densité de Coccinelles présente dans la parcelle est mise en avant dans cette étude. La bordure semble cependant intervenir comme habitat temporaire dans le maintien des populations de Coccinelles entre les cycles de croissance du blé sur lequel elles vont se nourrir lors de sa période de croissance. Rapporté à un verger d'agrumes, la bordure pourrait servir de réservoir permanent entre les périodes d'attaques de Pucerons sur les arbres du verger.

L'abondance des populations de Pucerons que nous avons observée sur les différents arbres des différents blocs du verger ne présente pas de différence significative, mais présente tout de même une tendance inverse à celle des Coccinelles (Fig. 8). Nous pouvons postuler i) d'une part que les populations de Pucerons, guidées par la ressource liée aux arbres, se sont réparties de façon uniforme sur la parcelle, ii) d'autre part, que les populations de Coccinelles, arrivées plus tardivement sur la canopée des arbres, n'ont pas pu maîtriser les populations de Pucerons, en tout cas pas avant le traitement à l'huile. Ceci peut tout à fait expliquer le fait qu'il n'y ait pas de liens significatifs entre les abondances de ce couple proie-prédateur.

Il est très intéressant de constater que les Coccinelles n'étaient pas présentes sur les arbres au sein du verger avant l'attaque des Pucerons (Fig. 8). Les adultes Coccinellidae sont apparus à l'arrivée des Pucerons sur les canopées et y ont entamé leur reproduction. Nous avons observé les toutes premières larves début septembre 2015 impliquant une arrivée des Coccinelles dans la semaine précédente. La quantité de larves continue à progresser, mais l'augmentation en est stoppée précocement début octobre sous l'effet du traitement contre les Pucerons. La population d'adultes sur la canopée a été plus que doublée entre septembre et octobre mais n'aurait a priori pas suffi à contenir l'augmentation exponentielle des effectifs de Pucerons en l'absence de traitement.

Les Coccinelles qui n'étaient donc pas présentes sur les arbres au sein du verger avant l'attaque des Pucerons y restent cependant en l'absence de proie par la suite (Fig.8). Ceci suggérerait une rétention des Coccinelles par le couvert, plus qu'une attraction. Des phénomènes similaires sont décrits après la pulvérisation de nourriture sur le couvert. Cette technique n'attire pas les adultes mais les font rester et pondre, en augmentant ainsi leur quantité (Obrycki *et al.*, 2009). Pour déterminer si les Coccinelles sont présentes en permanence sur le couvert, et périodiquement sur les arbres, ou si elles ne viennent sur la parcelle qu'en réponse à des signaux dégagés par leurs proies, il faudrait que les piégeages sur le couvert et les arbres soient concomitants. Il est à noter que les deux espèces principales de Coccinelles suivies, *E. laeviusculus* et *S. constrictus*, se nourrissent également d'Aleurodes (Quilici *et al.*, 2003). Il est donc possible qu'elles aient pu continuer à trouver sur les arbres de la nourriture (Partie 3.4.1) sans qu'elle ne soit toutefois suffisante pour assurer leur reproduction. Seules les Coccinelles adultes sont présentes sur les arbres en avril 2016 en l'absence de Pucerons, suggérant bien une proximité des populations avec les arbres sans que ceux-ci ne soient propices à la reproduction. Les Coccinelles peuvent d'ailleurs avoir des préférences de strates en fonction de leur espèce, et préférer pondre sur les couches basses herbacées, intermédiaires arbustives ou sur les arbres (Iperti, 1999).

Nous n'avons pas de données de suivi de la canopée des arbres du verger pour les mois de juin et juillet 2016 correspondant aux piégeages effectués sur le couvert ras après les interventions de gestion. Ces piégeages avaient suggéré une « fuite » des Coccinelles du couvert végétal. Nous ne pouvons pas conclure à un impact de ce phénomène au niveau de la population des prédateurs sur les arbres mais seulement faire l'hypothèse qu'en l'absence de Pucerons sur les arbres, les Coccinelles qui étaient retenues par un couvert propice ont probablement quitté le verger. Horton *et al.* (2009) montrent par marquage qu'il y a un passage des Coccinellidae entre les strates sans pour autant que la majorité des individus retrouvés sur la canopée n'ait été marquée sur la strate

herbacée. Ils n'ont pas pu prendre en compte l'aspect dynamique de ce transfert lors de cette étude mais soulignent l'intérêt d'investigations plus fines de ces dynamiques inter-strates.

Cette étude menée sur le verger expérimental de Bassin-Plat a également été initiée sur les trois sites de producteurs partenaires (voir la partie « Sites d'étude et dispositif expérimental ») présentant des conditions pédoclimatiques contrastées. Les études de populations de Phytoseiidae sur ces différents sites avaient révélé des différences marquées de composition de ces populations avec des genres différents en fonction des sites et des couverts végétaux. Cotes *et al.* (2010) ont montré que la composition des populations de Coccinelles peut varier en fonction de la zone géographique et des traitements appliqués aux vergers. Nous décrivons donc, dans une partie complémentaire à la suite de cette partie, les résultats issus de l'analyse des suivis floristiques et entomologiques des données de l'un des trois autres sites sur lesquels les relevés ont été possibles grâce à l'absence de traitement insecticide.

Annexe

Annexe 1. Abondances des prédateurs potentiels de Pucerons relevés sur la canopée

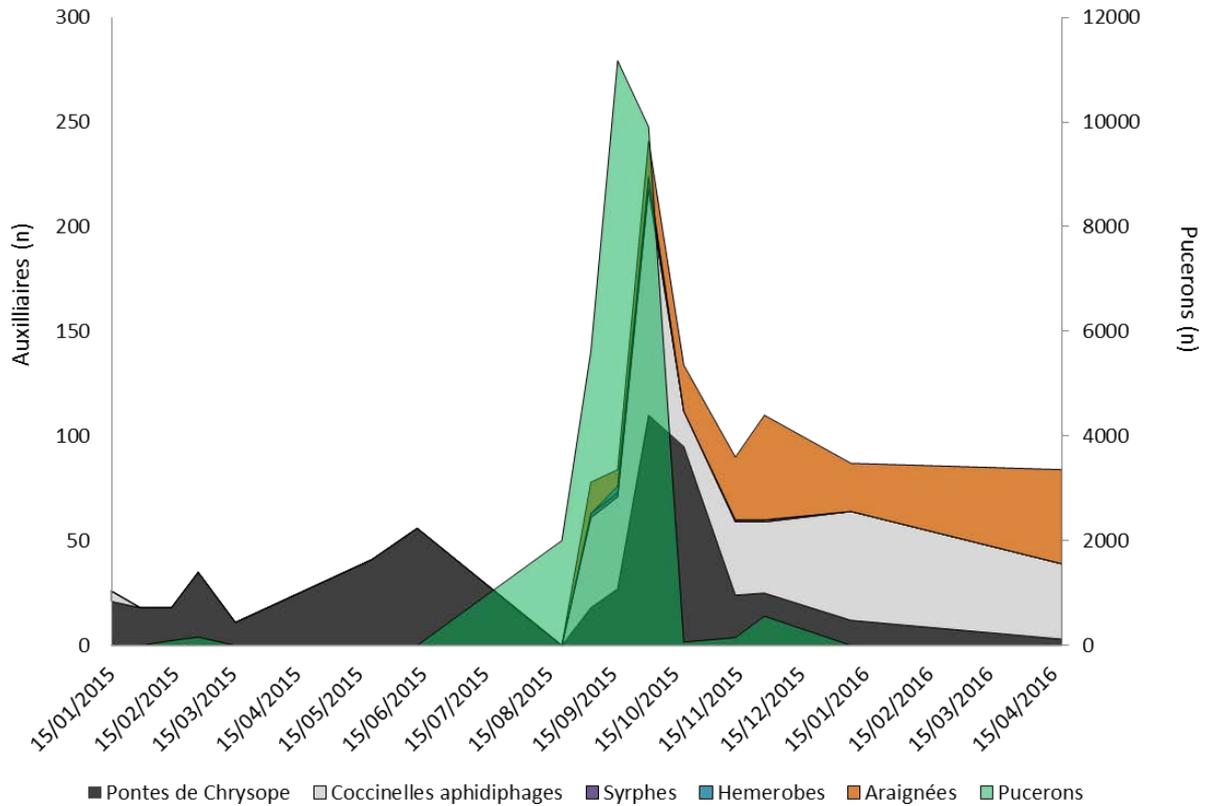


Figure A1 Profils d'abondances cumulées des auxiliaires vs l'abondance des Pucerons relevés sur la canopée des arbres du verger dans le temps. En gris foncé : les pontes de chrysopes (n) ; en gris clair : les Coccinelles (n) larves et adultes ; en violet les syrphes larves et adultes(n) ; en bleu les Hémerobes larves et adultes (n) ; en orange : les araignées (n) et en vert sur l'axe 2 les Pucerons (n).

Partie III complémentaire : Cas d'un verger de producteur (870 m)

1. Introduction

La composition des populations de coccinelles peut varier en fonction de la zone géographique et des traitements appliqués aux vergers (Cotes *et al.*, 2010). Nous avons donc réalisé également des suivis entomologiques et floristiques dans les trois vergers des sites producteurs décrits dans la partie « Sites d'étude et dispositif expérimental » afin de vérifier la répétabilité des résultats dans différents contextes pédoclimatiques.

Dans cette partie complémentaire, nous ne décrivons que les résultats obtenus pour la parcelle située à 870 m décrit dans la partie « sites d'étude et dispositif expérimental ». Cette parcelle, contrairement aux autres vergers, a reçu uniquement des traitements contre les fourmis (au sol) et contre les mouches des fruits (sous la forme d'un piégeage de masse à l'aide d'attractifs). Nous considérons qu'un tel usage de ces pesticides a eu peu ou pas d'impact sur les populations de Coccinelles sur ce verger à la différence des 2 autres vergers producteurs où des traitements phytosanitaires de l'ensemble de la canopée des arbres ont été effectués. Comme les traitements phytosanitaires peuvent avoir des conséquences sur la survie des Coccinellidae (Grafton-Cardwell and Gu, 2003; Michaud and Grant, 2003), nous avons choisi de focaliser dans un premier temps les analyses sur ce verger. Les autres sites seront analysés après la thèse.

En partant toujours de l'hypothèse que le couvert végétal peut influencer la lutte biologique dans la canopée des arbres, deux parcelles de 20 arbres comportant spontanément des couverts végétaux contrastés, ont été délimitées au sein du verger d'agrumes. Ces différences de composition d'espèces végétales sont probablement dues à des gestions à long-terme différenciées de ces espaces. Ces deux parcelles sont longées par une zone arborée peu dense selon un même éloignement.

2. Matériels et méthodes

2.1. Couvert végétal

Trois sessions d'échantillonnage de la flore ont eu lieu : le 27/04/2015, le 15/09/2015 et le 16/02/2016. A ces dates, cinq quadrats (40 cm²) ont été lancés aléatoirement dans la parcelle 1 et dans la parcelle 2. Les plantes au sein de chaque quadrat ont été coupées au ras du sol, triées par espèce, séchées à 80°C pendant 48 h, et pesées pour la détermination de leur biomasse sèche aérienne.

2.2. Evaluation des Coccinelles et de leur proies

Les arbres de la parcelle 1 et 2 ont été suivis à raison de 10 rameaux par arbres et de cinq arbres par parcelle tirée à chaque date au hasard parmi 20 sur 15 dates entre septembre 2015 et novembre 2016, en moyenne tous les 30 jours. Un comptage systématique des Coccinelles, adultes et larves, a été effectué. Le nombre des Pucerons a été évalué sur chaque rameau avec une précision variable allant d'un comptage exact pour un nombre d'individus allant jusque 25, puis par estimation visuelle sans comptage avec une précision estimée à ± 25 individus au-delà de 25 individus. Les nombres d'individus ont ensuite été additionnés par bloc pour chaque date.

3. Résultats

3.1. Couvert végétal

Trente-neuf espèces végétales au total ont été relevées dans les quadrats prélevés sur le verger (26 pour P1 et 32 pour P2). Suite aux résultats observés sur la parcelle expérimentale de Bassin-Plat dans la partie précédente, les biomasses des espèces végétales ont été additionnées par famille. Les résultats sont présentés Figure 1. Les valeurs sur les diagrammes représentent les biomasses moyennes (en g.m⁻²) des familles végétales prélevées sur les parcelles P1 et P2 lors des trois sessions de prélèvement. Nous constatons premièrement que le couvert de la parcelle P1 est en moyenne plus abondant que celui de la parcelle P2 sans qu'il n'y ait de différence significative (660 g.m⁻² versus 457 g.m⁻² respectivement, analyse de variance : $p > 0.05$). Au sein de ces couverts, nous constatons une dominance des Asteraceae pour le couvert de la parcelle P1 et une dominance des Poaceae pour la parcelle P2. La parcelle P1 contient significativement plus d'Asteraceae que la parcelle P2 : (analyse de variance : P1 : 574 ± 201 g.m⁻² ; P2 : 164 ± 75 g.m⁻², $p = 0.03$). A l'inverse, il y a en moyenne plus de

Poaceae dans la parcelle P2 ($319 \pm 245 \text{ g.m}^{-2}$) que dans la parcelle P1 ($136 \pm 197 \text{ g.m}^{-2}$) sans que cela ne soit significatif.

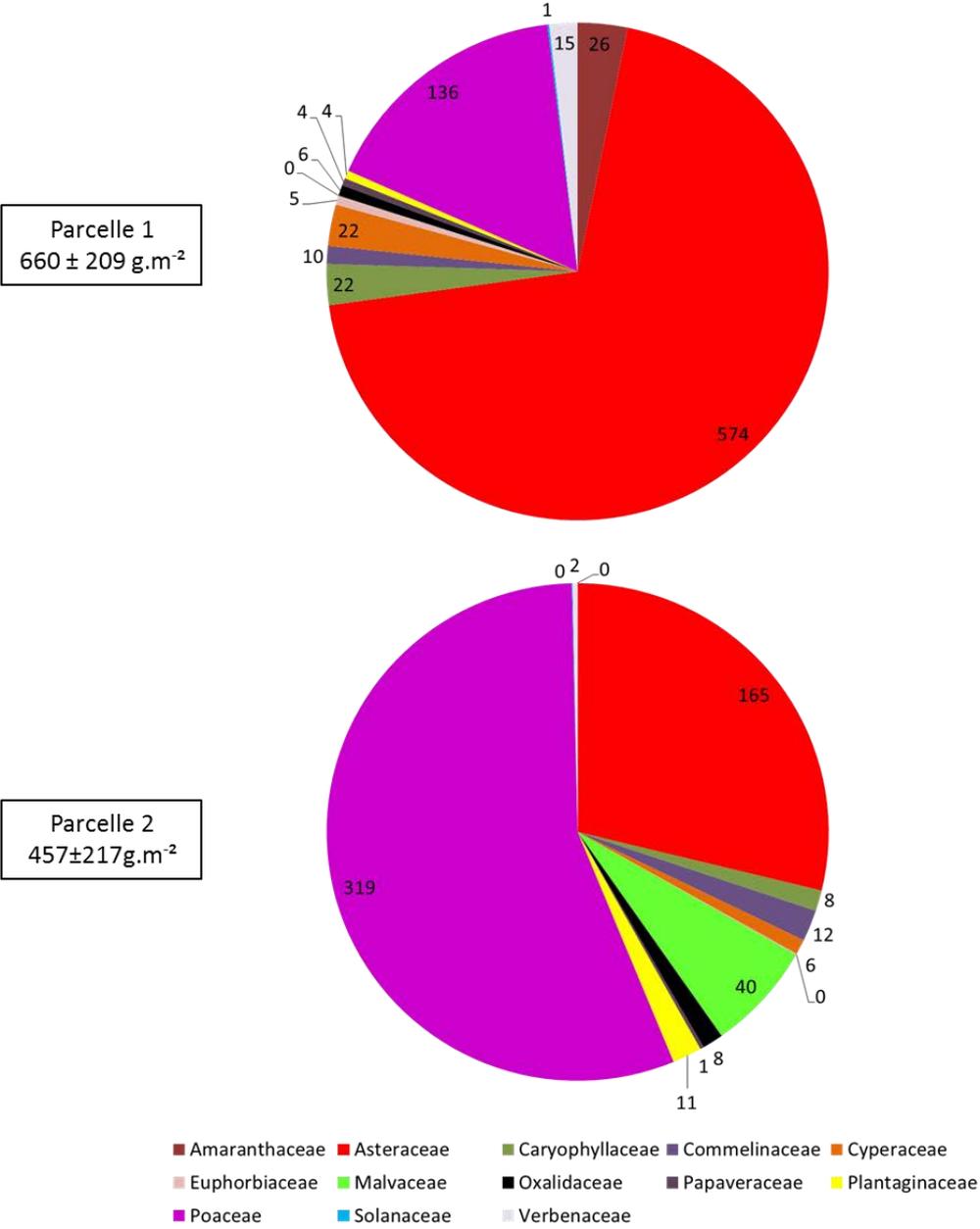


Figure 1 Biomasse moyenne des familles végétales composant les couverts de la parcelle 1 (en haut) et 2 (en bas) en g.m⁻² avec représentation de leur proportion au sein de chaque parcelle par le diagramme en camembert.

3.2. *Evaluation des Coccinelles et de leur proies*

L'espèce de Coccinelles majoritaire sur le verger est *Exochomus laeviusculus* Weise avec 73 % des effectifs observés, suivie de *Cheilomenes sulphurea* (Olivier, 1791) en représentant 12 % puis d'*Olla-v-nigrum* (Mulsant, 1866) avec 9 %, toutes trois aphidiphages. La Figure 2 présente les abondances de population de Pucerons et de Coccinelles observées sur les parcelles P1 (en haut) et P2 (en bas) dans le temps. Nous constatons une différence d'abondance des populations de Coccinelles entre les parcelles : elles semblent plus souvent présentes sur les arbres de P2 que sur les arbres de P1, indépendamment de la présence des pucerons. Sur la Parcelle P2, des coccinelles sont observées sur les arbres en novembre 2015 et en juillet 2016 sans que leurs proies n'y aient été observées. Ce phénomène n'est pas visible sur la Parcelle 1. Le tableau 1 indique les résultats des abondances moyennes des Coccinelles et des Pucerons pour les parcelles P1 et P2. Les pucerons sont présents en quantités comparables sur les deux parcelles dans la période de temps étudiée alors que les coccinelles sont significativement plus abondantes pour la Parcelle P2 (97 coccinelles au total contre 44 pour P1).

Tableau 1 Abondances moyennes de Pucerons et de Coccinelles pour les 15 suivis compris entre le 15/09/2015 et le 03/11/2016 pour la Parcelle 1 et la Parcelle 2 avec analyses de variance (anova) associées. N est le nombre de rameaux suivis.

	Parcelle P1	Parcelle P2	anova	N / parcelle
Pucerons	4.7 ± 28.5	4.7 ± 22.7	0.99 ns	750
Coccinelles	0.06 ± 0.26b	0.13 ± 0.45a	1.5e-04 ***	750

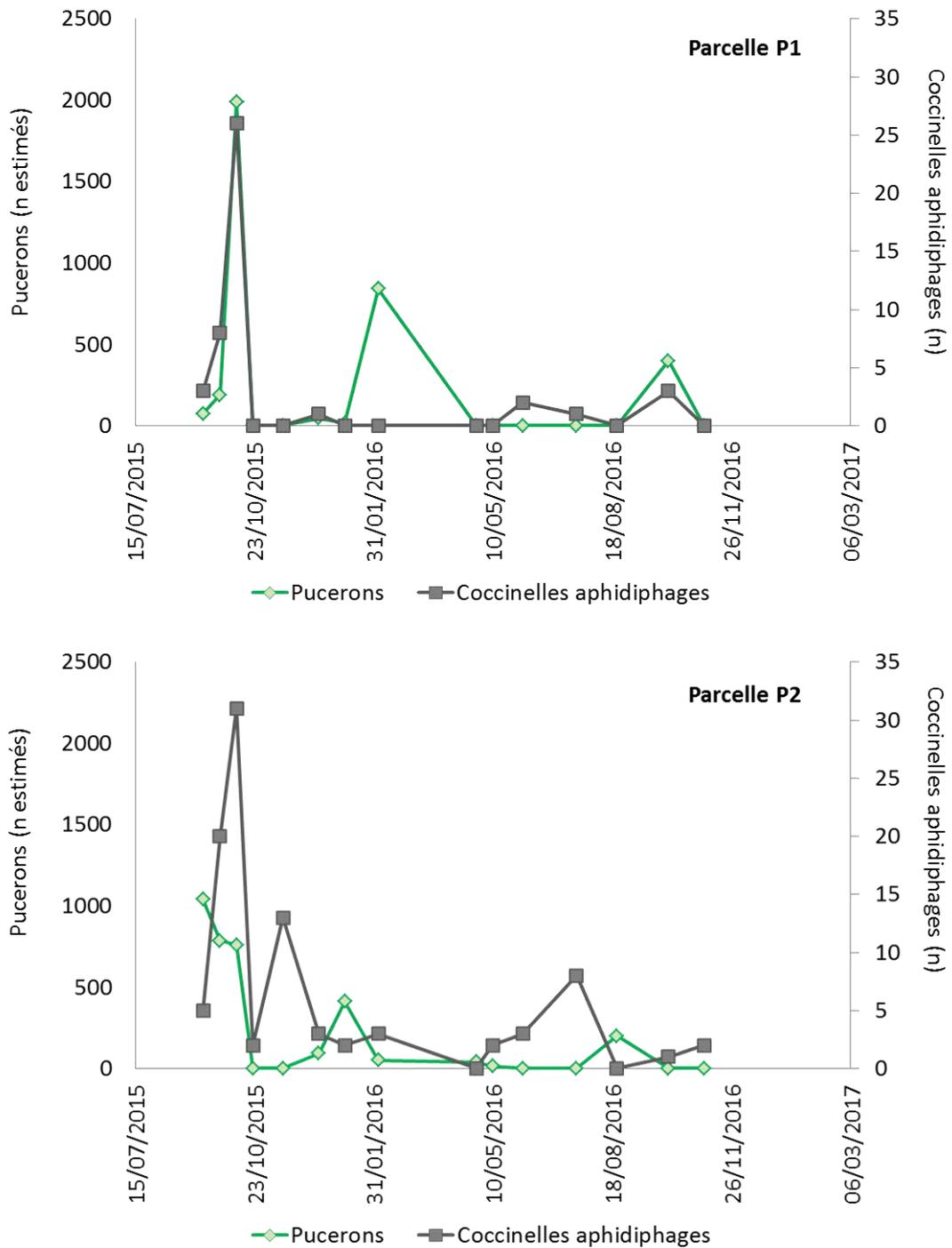


Figure 2 Abondances des populations de Pucerons (vert) et de Coccinelles (noir) pour les parcelles P1 et P2. Chaque point représente le nombre d'individus observés sur 10 rameaux par arbre pour cinq arbres par parcelle.

4. Discussion

Sur la parcelle d'un producteur, nous avons pu constater que les populations de Coccinelles aphidiphages étaient plus abondantes sur les arbres dont le couvert végétal était dominé par les Poaceae. Ce résultat ne semble pas lié aux abondances de population de pucerons présents sur la canopée des agrumes. En effet, nous observons sur la parcelle riche en Poaceae des Coccinelles en quantité substantielle en l'absence de pucerons. Les coccinelles ne sont par contre présentes qu'en présence de proies sur les arbres de la parcelle moins riche en Poaceae. Ces résultats viennent renforcer ceux observés sur la parcelle expérimentale où la présence de Poaceae semble impacter l'abondance des Coccinelles. Les deux parcelles étudiées dans ce verger Producteur étaient longées par une bordure arborée peu dense à même distance de la parcelle P1 que de la parcelle P2. Les différences d'abondance de Coccinellidae observées entre les deux parties du verger ne sont donc pas directement liées à un potentiel effet puit ou réservoir de cette bordure. Le fait que des Coccinellidae puissent être présentes sur les arbres en l'absence de Pucerons sur la Parcelle P2 rappelle les observations faites à Bassin-Plat suggérant une rétention des Coccinelles par le couvert qui, pour ce verger, ne serait efficace que pour le couvert riche en Poaceae. L'abondance de cette famille végétale semble au moins contribuer à faire du couvert végétal un habitat favorable à la présence de ces prédateurs. Une répétition de l'étude dans un verger non traité est encore nécessaire pour vérifier ce lien. De même l'étude simultanée des populations de Coccinellidae sur le couvert végétal et sur la canopée permettrait de mieux comprendre les déplacements inter-strates de ces prédateurs au sein du verger.

Chapitre IV

Elaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de vergers agroécologiques



Chapitre IV : Elaboration d'un outil d'aide à la décision pour la conception de vergers agroécologiques

1. Introduction

Avec la compréhension grandissante des processus sous-jacents aux fonctions d'intérêts dans les agrosystèmes, comme la lutte biologique par conservation, s'ouvre la possibilité d'imaginer des systèmes de culture innovants et d'en prédire les performances. Un tel travail de conception nécessite outre la phase de conception, une phase d'évaluation des systèmes. L'impossibilité dans la pratique de multiplier les travaux qui mesurent directement les effets comme ceux menés dans les chapitres précédents oblige le recours à des indicateurs. Un indicateur est une grandeur qui fournit une information au sujet d'une variable plus difficile d'accès ou d'un système plus complexe, afin d'aider un utilisateur dans son action (prise de décision, construction d'un programme d'action, modélisation, etc.). Il est basé sur une référence relative (Ex : valeur initiale) ou absolue (seuil, norme, etc.) qui lui donne un sens et le différencie d'une valeur brute d'une variable. Il peut résulter d'une mesure, d'une observation, d'une donnée statistique, d'un calcul, d'une sortie de modèle dans le cas d'indicateurs simples ou d'une agrégation de variables pour des indicateurs composites (Bockstaller *et al.*, 2008; Ricou, 2014). Parmi la diversité des types d'indicateurs, les indicateurs prédictifs sont basés sur des sorties de modèles opérationnels utilisant un nombre limité de variables accessibles, ou sur des modèles complexes. Ils peuvent être utilisés pour prédire l'effet du système simulé et sont nécessaires au travail des agronomes sur la conception de cultures innovantes (Bockstaller *et al.*, 2011). Ils peuvent prendre la forme d'arbres de décision qui suivent des règles linguistiques « si alors » dont chaque extrémité (feuille) indique l'appartenance à une classe. Ces outils permettent la génération de règles logiques et simples de classification et une extraction de connaissance explicite d'un ensemble de données. La principale limite de ces arbres réside dans l'effet de seuil qui provient de la division en classes et le fait que deux valeurs proches dans la réalité peuvent être dirigées dans des branches différentes de l'arbre et amener à des résultats de sortie très différents. Pour pallier cet inconvénient, nous avons associé aux arbres de décision la logique floue, utilisée depuis un certain nombre d'années en sciences de l'environnement (van der Werf and Zimmer, 1998; Cornelissen *et al.*, 2001; Phillis and Andriantiatsaholiniaina, 2001; Prato, 2005; Ferraro, 2009; Fragoulis *et al.*, 2009; Sattler *et al.*, 2010; Lindahl and Bockstaller, 2012; Sami *et al.*, 2014) dans (Bockstaller *et al.*, 2017).

L'objectif de ce dernier chapitre est de présenter un indicateur prédictif basé sur un modèle opérationnel, évaluant l'effet de la gestion des couverts sur la végétation et ses conséquences sur la lutte biologique. La construction du modèle s'appuiera avant tout sur les connaissances acquises dans les chapitres précédents. Le développement de cet indicateur permet d'initier un outil d'aide à la décision pour la conception de vergers agroécologiques. Il sera destiné aux conseillers sur le terrain et aux chercheurs travaillant à la conception de systèmes innovants.

2. Matériels et méthodes

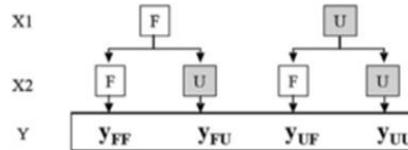
2.1. Logique floue

La combinaison d'arbres de décision avec la logique floue permet d'atténuer les problèmes liés aux règles "si alors" quand elles sont constituées de deux alternatives uniquement, oui / non. La logique floue permet de traiter l'ensemble des cas intermédiaires avec des sous-ensembles flous. Les formalismes de logique floue permettent donc d'éviter les effets de seuil dus aux limites de classes en créant une zone floue, autour de la valeur délimitant deux classes, dans laquelle une situation appartient partiellement aux deux classes (Bockstaller *et al.*, 2017). Ceci diminue les différences entre valeurs qui n'appartiennent pas aux mêmes classes tout en ayant des valeurs proches. La figure 1 montre un exemple d'application de la logique floue à un arbre de décision simple avec deux variables d'entrée X1 continue et X2 discrète avec des valeurs de sorties, ou valeurs de conclusion Y, données par les règles de décision. Chaque variable est classée comme favorable ou défavorable (Fig. 1 étape 1). La forme de la fonction d'appartenance dépend du choix de l'expert pour chaque variable. L'introduction de la logique floue amène au calcul d'un degré d'appartenance de chaque variable à chaque classe via la fonction d'appartenance préalablement déterminée (Fig. 1 étape 2), et au calcul du degré de vérité pour chaque règle de décision à l'aide d'un opérateur (Fig. 1 étape 3). Un score final peut être ensuite obtenu par le calcul du barycentre des valeurs de conclusions de chaque règle pondérées par leurs valeurs de degré de vérité (Fig 1, étape 4) en fonction de leur importance.

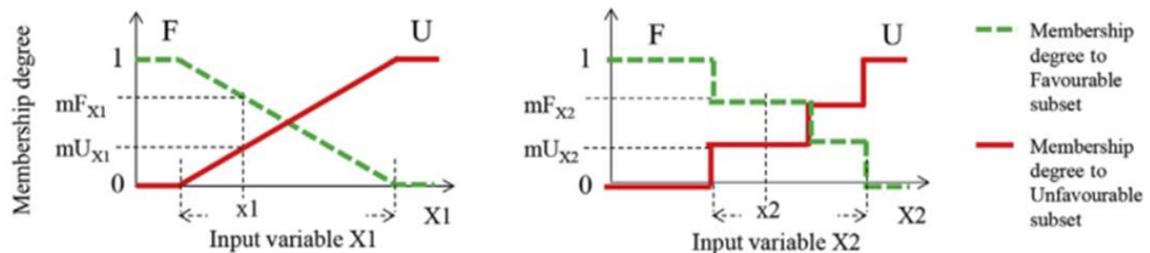
Design of a decision tree with two input variables X1, X2, one output variable Y, and with two fuzzy subsets (favourable F and unfavourable U).

Step 1: Definition of the decision rules.

With 2 input variables, four rules have to be defined: e.g. "If X1 is F and X2 is F, then $Y=Y_{FF}$ " with Y_{FF} output when X1 and X2 are favourable (F), Y_{FU} output when X1 is favourable (F) and X2 unfavourable (U), etc.



Step 2: Fuzzification: definition of fuzzy subsets and membership function calculating the degree of membership of X1 and X2 (taking value x1 and x2) to the fuzzy subsets (favourable F and unfavourable U): $m_{F_{X1}}$ and $m_{U_{X1}}$ are the membership degree of input variable X1 for subsets F and U, respectively. A value of 1 expresses a total membership to one fuzzy subset (implying that the membership to the other subset is 0)



Step 3: Use of an Operator (OP) to calculate the truth value of each rule

e.g. if X1 is F and X2 is U then $m_{FU} = OP(m_{F_{X1}}, m_{U_{X2}})$ with m_{FU} : truth value of the given rule, OP: operator (e.g. minimum, product)

Step 4: Defuzzification: Calculation of the output value (Y) as the barycentre of the conclusion values of the rules weighted (Y_{FF} , Y_{FU} , Y_{UF} and Y_{UU} in the example) by the truth value of each rule (m_{FF} , m_{FU} , m_{UF} and m_{UU} in the example) :

$$Y = \frac{(Y_{FF} \times m_{FF} + Y_{FU} \times m_{FU} + Y_{UF} \times m_{UF} + Y_{UU} \times m_{UU})}{(m_{FF} + m_{FU} + m_{UF} + m_{UU})}$$

Figure 1 Principe d'un arbre de décision avec logique floue : différentes étapes de construction. Exemple d'un arbre de décision simplifié avec deux variables X1 et X2, amenant à une variable, Y. La fonction d'appartenance à l'étape 2 peut prendre d'autres formes (comme sinusoïdale) et peut être continue ou discrète (Bockstaller *et al.*, 2017).

2.2. Un outil pour construire des arbres de décision avec logique floue : CONTRA

CONTRA (CONstruction TRansparente d'Arbres de décision) est une nouvelle méthode d'agrégation basée sur l'utilisation d'arbres de décision avec intégration de la logique floue. Cet outil a été créé pour combiner les avantages d'autres outils de construction d'arbre de décision DEXI et FisPro pour allier simplicité, flexibilité et transparence tout en limitant la subjectivité dans la conception des arbres de décision (Bockstaller *et al.*, 2017). Les variables dans CONTRA ne peuvent qu'appartenir à une de deux classes proposées : Favorable et Défavorable et le nombre de variables d'entrée peut varier entre 2 et 5 pour garder un arbre de décision contenant au maximum 32 règles de décision. Différentes fonctions d'appartenance sont disponibles : linéaire, sinusoïdale ou tangente

hyperbolique. Ces fonctions sont ensuite croisées avec des interprétations de forme linéaire, trapézoïdale ou triangulaire pour donner en tout 9 combinaisons possibles, avec en outre la possibilité d'entrer une autre fonction manuellement. Des seuils doivent ensuite être déterminés pour les classes favorables et défavorables avec des seuils intermédiaires quand cela est nécessaire (comme pour une fonction trapézoïdale ou triangulaire). Enfin des rangs ou pondérations choisies par l'expert seront appliquées aux différentes variables avec notification de présence d'interactions ou non entre elles. Ces rangs ou pondérations peuvent être issues d'expérimentations, de connaissances expertes ou de préférence d'acteurs.

2.3. Construction du modèle

Notre étude porte sur la lutte biologique par conservation en verger d'agrumes puisqu'aucun modèle à notre connaissance n'a intégré l'impact des méthodes de gestion de l'enherbement spontané sur l'abondance des auxiliaires au sein du verger. Pour l'outil élaboré au cours de cette thèse, nous avons choisi d'utiliser l'outil CONTRA tout en l'adaptant à nos besoins. Le principe de fonctionnement a été conservé mais nous avons pu y intégrer plusieurs arbres successifs et dépasser le nombre de variables imposées par CONTRA. Pour construire l'outil, nous nous sommes basés sur des données expérimentales suivant une approche fonctionnelle pour étudier i) la structuration des communautés végétales soumises à différentes méthodes de gestion de l'enherbement en utilisant des résultats du chapitre 1 et ii) l'impact de ces communautés végétales sur la présence d'auxiliaires au sein du verger en ayant recours aux connaissances acquises dans les chapitres 2 et 3.

3. Résultats

3.1. Présentation du modèle

L'outil d'aide à la décision a été structuré en deux modules : un module « végétal » calculant les indices d'abondance des espèces végétales potentiellement présentes en fonction de la gestion de l'enherbement à laquelle elles sont soumises, et un module « auxiliaires » calculant la fonctionnalité du couvert végétal vis-à-vis de la lutte biologique via la génération d'indices d'abondance d'auxiliaires, ici les Coccinelles et les Phytoseiidae. Ces modules reposent sur une approche fonctionnelle avec utilisation des traits de réponse des espèces végétales pour le calcul des indices du premier module et des traits d'effet des espèces végétales pour le calcul des indices du deuxième module (Fig. 2).

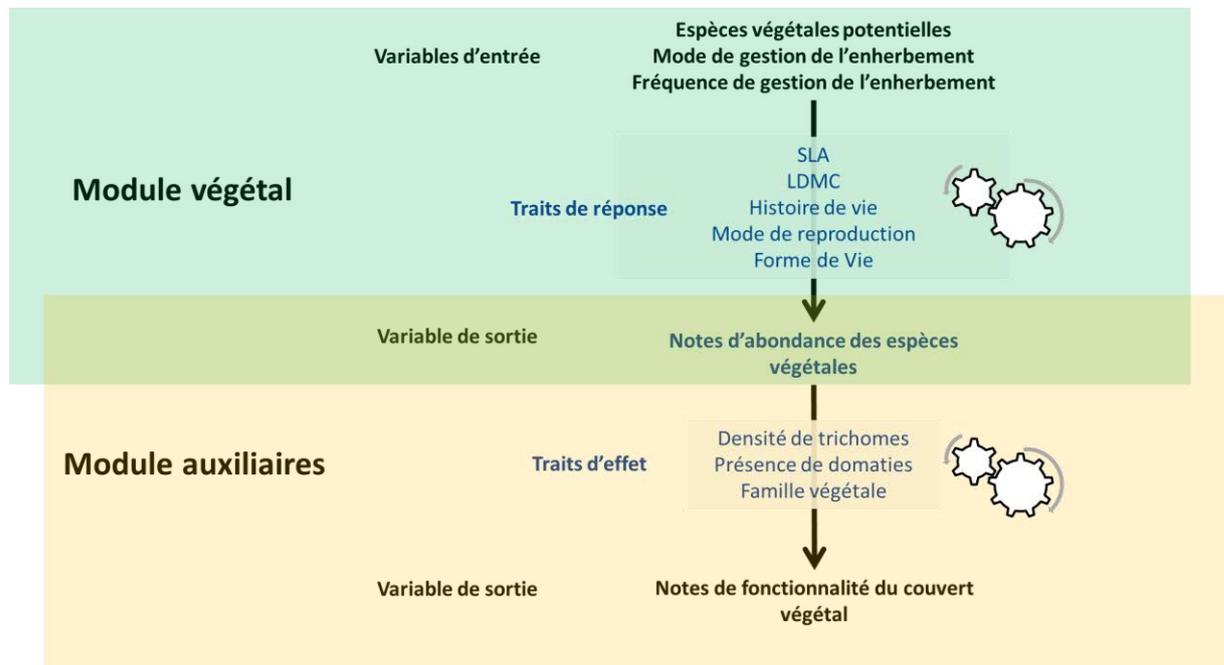


Figure 2. Présentation générale de la structure de l'outil d'aide à la décision.

Trois variables d'entrée sont renseignées: les espèces végétales potentielles, le mode de gestion de l'enherbement et la fréquence d'intervention sur le couvert végétal. Les variables de sortie seront les notes d'abondances des espèces végétales et les notes de fonctionnalité du couvert végétal vis-à-vis de chaque auxiliaire testé (Coccinellidae et Phytoseiidae). L'ensemble des paramètres et notamment les traits de réponse et les traits d'effet des espèces nécessaires aux calculs, sont renseignés dans une feuille « Paramétrage » au sein de l'outil.

3.1.1. Le module végétal

Le module végétal amène au calcul des indices d'abondance de chaque espèce végétale renseignée en entrée du modèle suivant la règle :

Indicateur d'abondance des espèces végétales

$$= 10 * \text{Facteur Abondance} * \text{MIN}(\text{Forme de vie}; \text{SLA}_{\text{LDMC}}; \text{Fréquence})$$

L'indicateur repose sur une estimation de l'abondance pondérée par la probabilité de présence déterminée par la valeur minimale entre trois facteurs : forme de vie, SLA_{LDMC} , fréquence, selon la loi des facteurs limitants (Ricou, 2014). Cette probabilité de présence vient pondérer un facteur abondance dans le temps qui donne une valeur potentielle d'abondance en fonction du mode de gestion. L'ajout du facteur 10 permet d'obtenir une majorité de valeurs entre 0 et 10 (celles qui sont au-dessus sont minorées à 10). Cette échelle entre 0 et 10 est plus lisible pour le non scientifique qu'une échelle entre 0 et 1 (Bockstaller *et al.*, 2008).

Les différents facteurs sont décrits en détails dans les parties suivantes. Les données expérimentales présentées sont toutes issues de l'expérimentation décrite au Chapitre I (Chapitre I, partie 2.4).

Facteur abondance dans le temps

Le facteur **Abondance** reflète le temps d'efficacité du couvert dans le temps. Les couverts sont plus ou moins détruits par les modes de gestion de l'enherbement à perturbation plus ou moins intense. Le gradient de perturbation croît selon un ordre Fauche – Broyage – Travail du sol – Herbicide. Le couvert va prendre d'autant plus de temps à se reconstituer que le niveau de perturbation est fort. L'attraction des auxiliaires attribuée au couvert végétal ne s'exerce donc pas pendant cette période et, à taux de croissance égal, l'abondance des espèces végétales sera moins importante que pour une perturbation moins intense. Nous avons appliqué un facteur Abondance de 1.5 pour le broyeur et la fauche dont la couverture végétale reste au moins partiellement vivante après perturbation, de 1.3 pour la modalité travail du sol et de 1 pour la modalité herbicide car on estime que le sol reste nu ou faiblement couvert pendant un temps important entre deux interventions sur le couvert. Les valeurs ont été choisies entre 1 et 1,5 plutôt qu'entre 0 et 1 car ces valeurs étaient trop pénalisantes pour l'indicateur d'abondance des espèces végétales qui restaient dans ce cas la plupart du temps en dessous de 4.

Facteur Forme de vie

Les modalités de gestion de l'enherbement peuvent avoir un effet direct sur l'abondance des espèces végétales en fonction de leur **forme de vie**, en épargnant ou non les organes de survie.

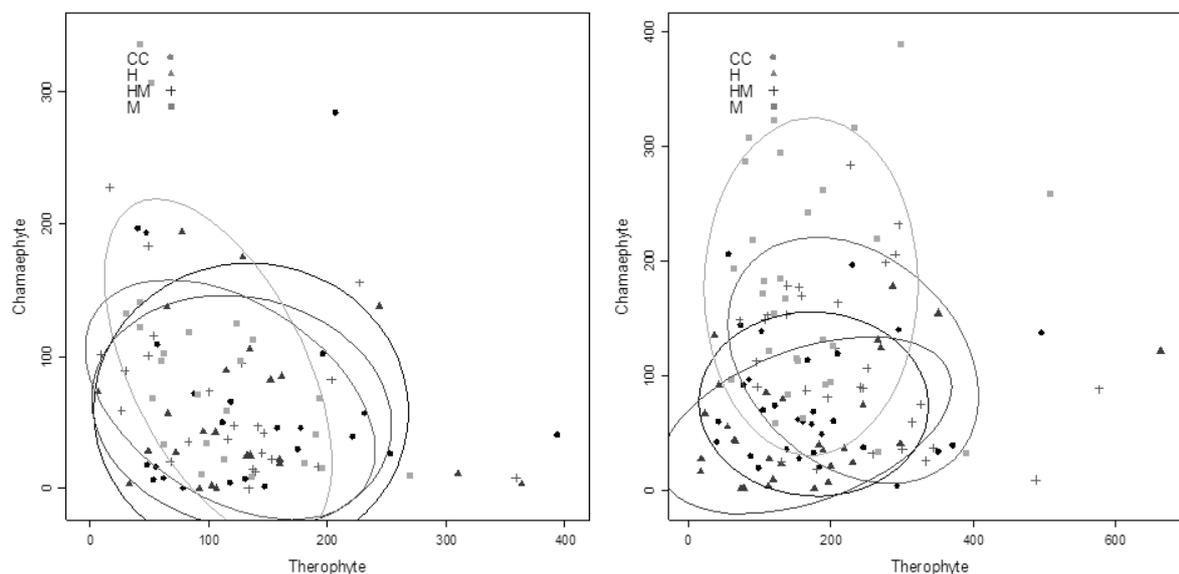


Figure 3. Abondance des espèces végétales Chamaephytes ou Thérophytes (g.m^{-2}) en fonction des modalités de gestion de l'enherbement fauche (M), broyage (HM), travail du sol (CC) ou herbicide (H) lors de la première année (à gauche) et la deuxième année (à droite) de gestion de l'enherbement différenciée.

Dans cet exemple issu de notre jeu de données (Fig. 3), l'abondance des thérophytes n'est pas modifiée par la méthode de gestion de l'enherbement alors que les chamaephytes aux bourgeons relativement hauts sur l'espèce végétale, deviennent plus abondant uniquement pour la modalité fauche (effectuée à 10 cm) que pour les autres modalités dans le temps. Nous avons appliqué un facteur **Forme de vie** variant entre 0 et 1 reflétant la proportion d'abondance de chaque forme de vie pour chaque modalité de gestion de l'enherbement observée expérimentalement (voir tableau 1).

Tableau 1 Score entre 0 et 1 reflétant la proportion de chaque forme de vie pour les couverts végétaux issus des différentes modalités de gestion de l'enherbement lors de la deuxième année d'expérimentation (Chapitre 1, partie 3.4.3).

	Broyage	Travail du sol	Fauche	Herbicide
Chamaephyte	1,00	0,84	1,00	1,00
Geophyte	0,01	0,05	0,01	0,01
Hemicryptophyte	0,30	0,24	0,26	0,02
Phanerophyte	0,13	0,13	0,10	0,06
Therophyte	0,95	1,00	0,40	0,65

Facteur SLA_{LDMC}

Le Facteur SLA_{LDMC} permet d'évaluer si une méthode de gestion de l'enherbement va être favorable ou non à une espèce végétale en fonction de ces valeurs de SLA et LDMC. En effet, nous avons pu observer que ces valeurs étaient différenciées en fonction du mode de gestion lors de la deuxième année d'expérimentation (Fig. 4).

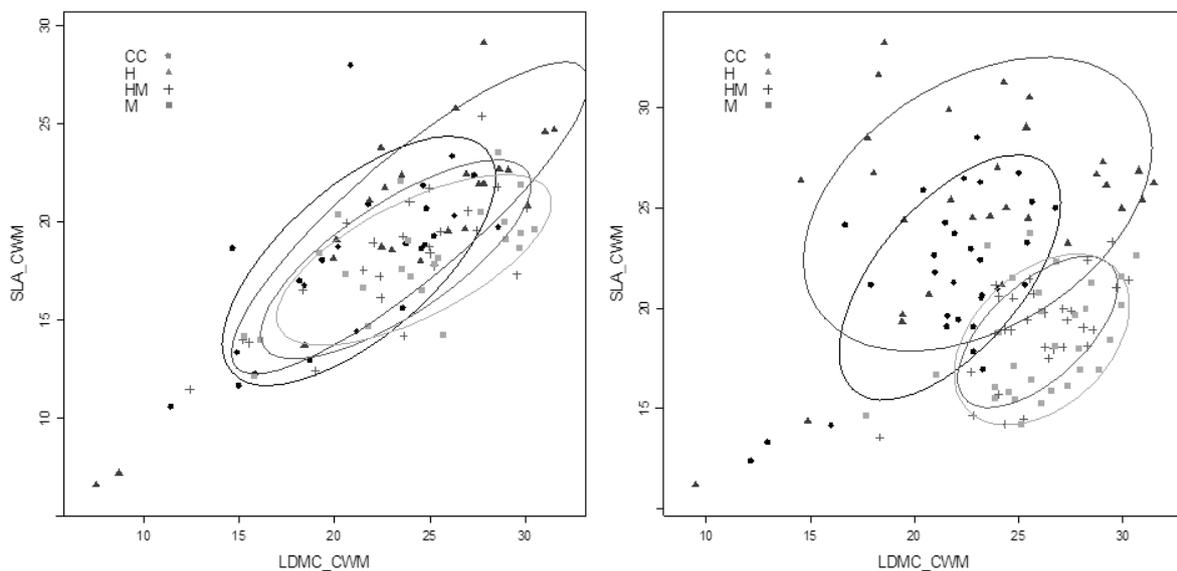
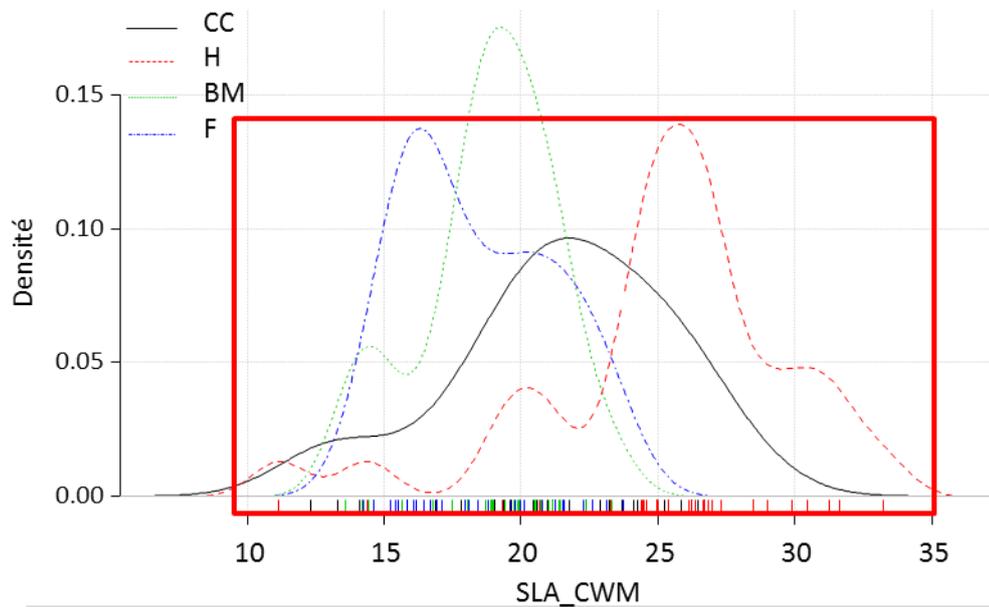


Figure 4. Valeurs de SLA ($m^2.kg^{-1}$) et LDMC ($g.100g^{-1}$) moyennes dans la communauté en fonction des modalités de gestion de l'enherbement fauche (M), broyage (HM), travail du sol (CC) ou herbicide (H) lors de la première année (à gauche) et la deuxième année (à droite) de gestion de l'enherbement différenciée.

Les bornes pour le SLA et le LDMC ont été déterminées par observation de la densité de répartitions de leurs valeurs moyennes prises dans la communauté (Fig. 5 a. et Fig. 6 a.). Ces seuils ont ensuite

été intégrés à des fonctions d'appartenance trapézoïdales avec une marge de 5 unités entre les cas Favorable et Défavorable de chaque seuil.

a.



b.

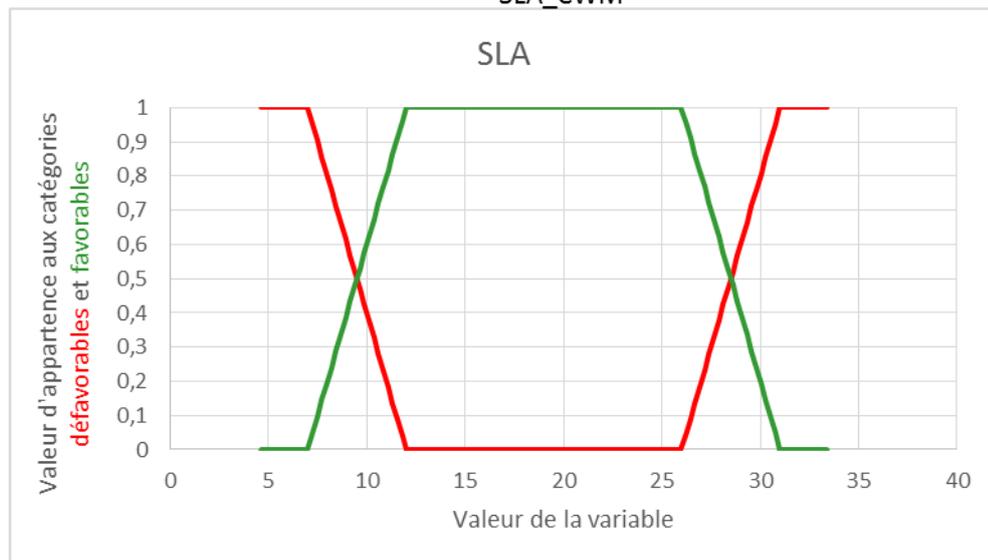


Figure 5. Exemple de paramétrage des valeurs de SLA pour la modalité Herbicide. a.) Densité de répartition des valeurs de SLA moyens de la communauté pour les parcelles élémentaires de l'année 2 pour les modalités de gestion de l'enherbement travail du sol (CC), Herbicide (H), Broyage (BM) et Fauche (F). Le rectangle indique les seuils que nous avons choisi d'appliquer aux valeurs de SLA pour la modalité herbicide. b.) fonction d'appartenance trapézoïdale appliquée aux seuils définis.

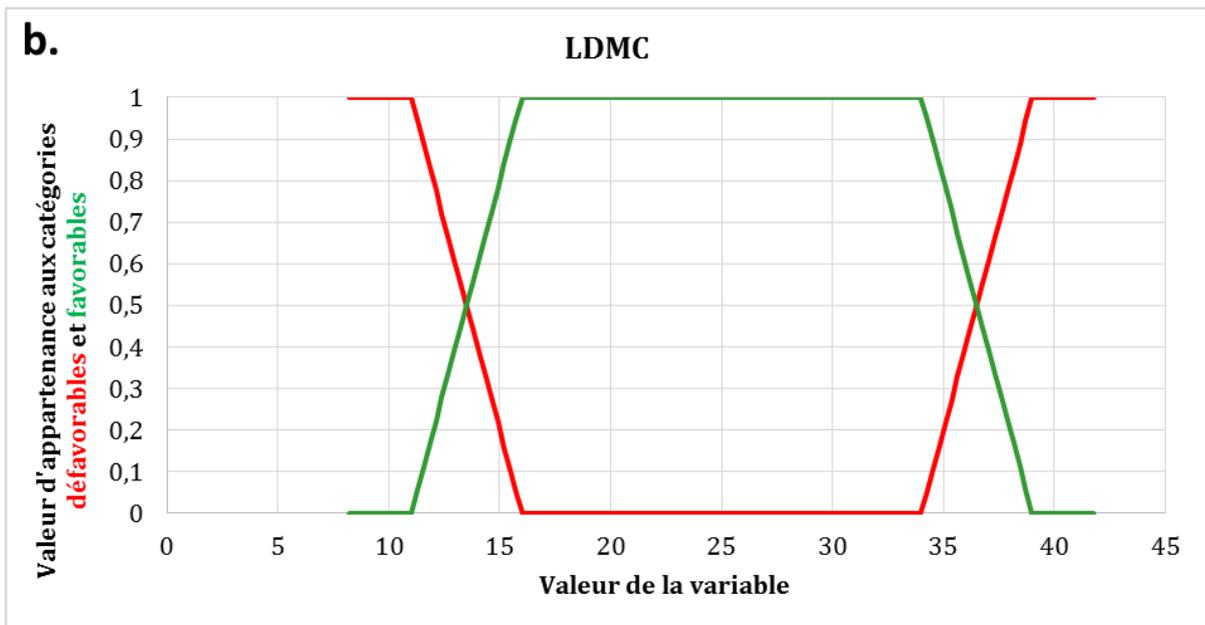
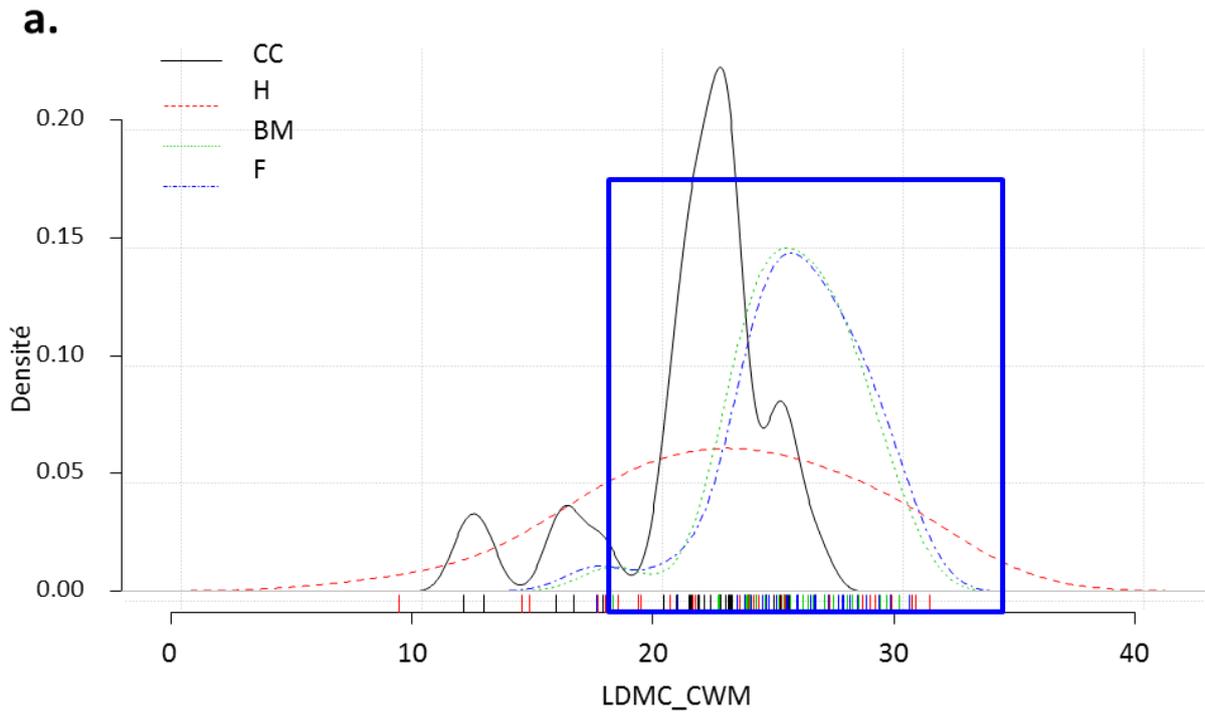


Figure 6. Exemple de paramétrage des valeurs de LDMC pour la modalité Fauche. a.) Densité de répartition des valeurs de LDMC moyens de la communauté pour les parcelles élémentaires de l'année 2 pour les modalités de gestion de l'enherbement travail du sol (CC), Herbicide (H), Broyage (BM) et Fauche (F). Le rectangle indique les seuils que nous avons choisi d'appliquer aux valeurs de LDMC pour la modalité Fauche. b.) fonction d'appartenance trapézoïdale appliquée aux seuils définis.

Ces bornes sont résumées dans le tableau 2.

Tableau 2. Valeurs des Bornes pour l'appartenance aux classes Favorable (F) et Défavorable (D) de SLA ($m^2.kg^{-1}$) et LDMC ($g.100g^{-1}$) pour les différentes modalités de gestion de l'enherbement.

	SLA		LDMC	
	F	D	F	D
Fauche	12	26	18	34
Broyage	11	25	18	33
Travail du sol	9	32	11	28
Herbicide	9	35	11	38

La figure 7 présente l'arbre de décision pour le facteur SLA_{LDMC} . Celui-ci reflète le fait qu'une espèce végétale doit satisfaire les valeurs de SLA et de LDMC simultanément pour être favorisée.

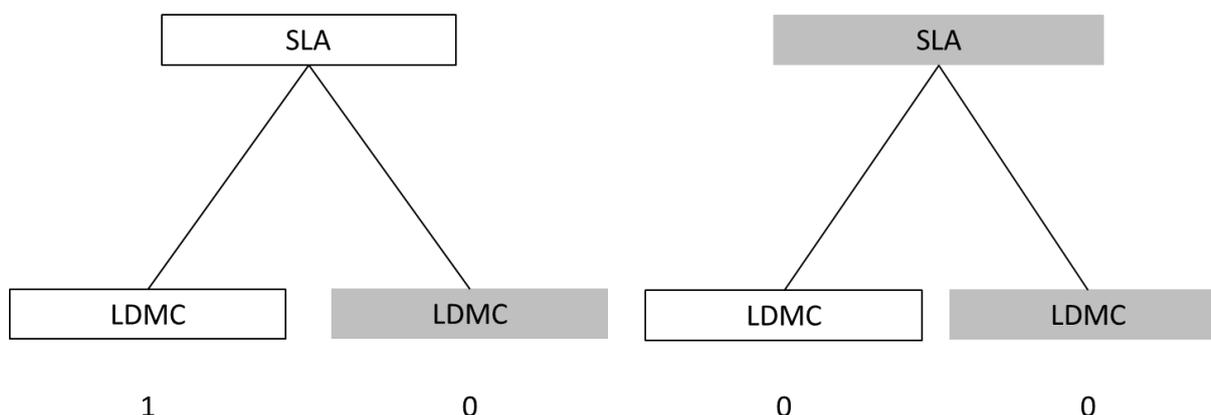


Figure 7. Arbre de décision pour le Facteur SLA_{LDMC} concernant l'impact des valeurs de SLA et de LDMC des espèces végétales sur leur abondance attendue. Les cases grises correspondent au cas Défavorable, les cases blanches au cas Favorable.

Facteur Fréquence modulé

Ce facteur a été inspiré du travail de Ricou (2014) sur un indicateur prédictif d'évaluation de la flore des bordures de champ. Les latences de reproduction des espèces végétales exprimées en jours après intervention (JAI) ont été renseignées à partir des valeurs du Chapitre I (Chapitre I, tableau 2), en prenant la durée de temps minimum nécessaire à la dispersion des graines des périodes été ou hiver. La fréquence d'intervention est renseignée en nombre de jours en entrée dans le modèle.

Le rapport entre ces valeurs est ainsi calculé :

$$\text{Facteur Fréquence} = \text{Fréquence intervention} / \text{Latence de reproduction}$$

Avec Fréquence intervention : durée en jours entre 2 interventions, Latence de reproduction : durée de temps minimum nécessaire à la dispersion des graines

Si les espèces végétales testées n'avaient pas achevé leur reproduction sexuée pendant la période de test, la latence de reproduction a été fixée à 200 jours. Si l'espèce végétale n'a pas été testée, la latence de reproduction a été fixée à 70 jours (moyennes des valeurs de latence utilisées dans le modèle à ce jour). Une fonction d'appartenance linéaire croissante est appliquée à ce rapport, permettant de calculer une valeur d'appartenance entre 0 et 1 progressive entre les bornes Défavorable pour le facteur Fréquence en dessous de 0.8 et Favorable à partir de 1.2.

La **fréquence d'intervention** et le **mode de gestion de l'enherbement** vont influencer l'abondance des espèces végétales en fonction de leur **type de reproduction** (Chapitre I, tableau 5). Si le degré de perturbation est très intense (comme pour l'herbicide), seules les espèces à reproduction sexuée ayant achevé leur cycle de reproduction peuvent repousser (voir Fig. 8, à droite).

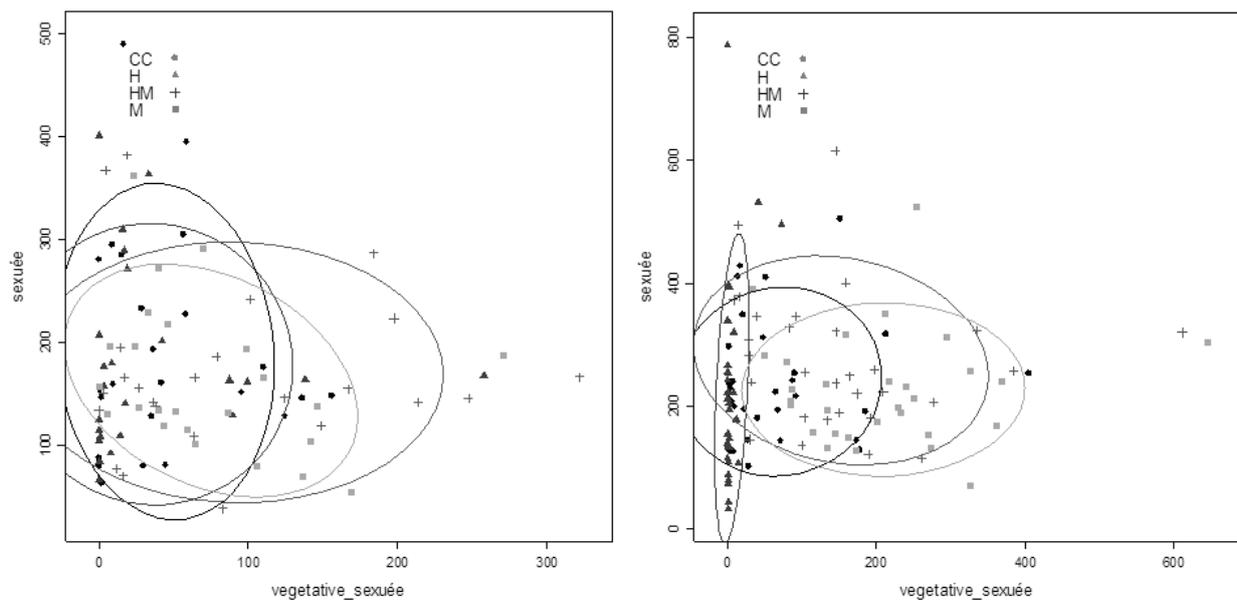


Figure 8. Abondance des espèces végétales à reproduction sexuée et végétative et sexuée (g.m^{-2}) en fonction des modalités de gestion de l'enherbement fauche (M), broyage (HM), travail du sol (CC) ou herbicide (H) lors de la première année (à gauche) et la deuxième année (à droite) de gestion de l'enherbement différenciée.

D'un autre côté, les perturbations faibles à modérées qui permettent la survie des espèces végétales entre deux interventions vont favoriser les espèces à reproduction végétative qui vont continuer à se propager dans le temps (Fig. 8, droite). Dans les deux cas, il est intéressant de voir que ces différences entre modalités de gestion de l'enherbement sont bien plus marquées à partir de la deuxième année de pratique.

De même, **l'histoire de vie** des espèces végétales va conditionner leur abondance en interaction avec les modes de gestion de l'enherbement. Il y a une possibilité d'augmentation de l'abondance des espèces pérennes dans le temps avec les modalités de gestion de l'enherbement ayant un degré de perturbation modéré. L'espèce végétale non détruite continue son expansion alors que l'espèce annuelle devra recommencer son cycle régulièrement, ce qui va limiter son potentiel invasif. Nous constatons effectivement sur la figure 9 que les modalités de gestion fauche et broyage présentent des espèces pérennes plus abondantes que les espèces annuelles à l'inverse de ce qui est observé pour les modalités travail du sol ou herbicide. Ces résultats sont encore une fois marqués à partir de la deuxième année de traitement.

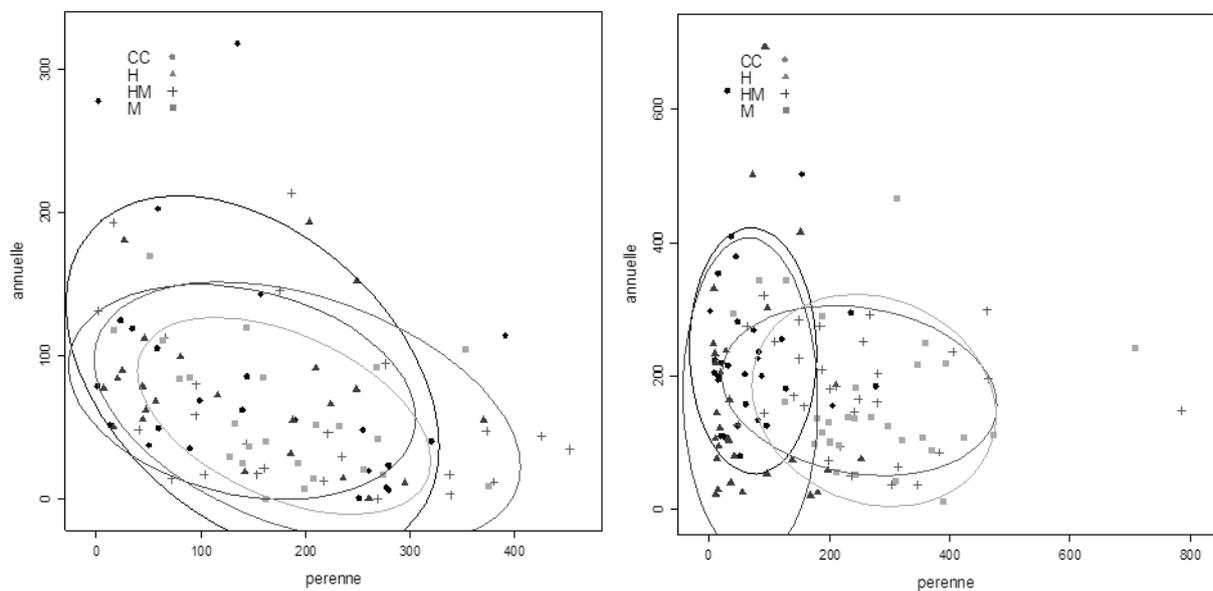


Figure 9. Abondance des espèces végétales annuelles ou pérennes (g.m^{-2}) en fonction des modalités de gestion de l'enherbement fauche (M), broyage (HM), travail du sol (CC) ou herbicide (H) lors de la première année (à gauche) et la deuxième année (à droite) de gestion de l'enherbement différenciée.

La figure 10 présente l'arbre de décision pour le facteur **Fréquence**. Celui-ci reflète les hypothèses faites sur les abondances à partir des variables **Fréquence d'intervention** sur le couvert, **type de reproduction** et **Histoire de vie**.

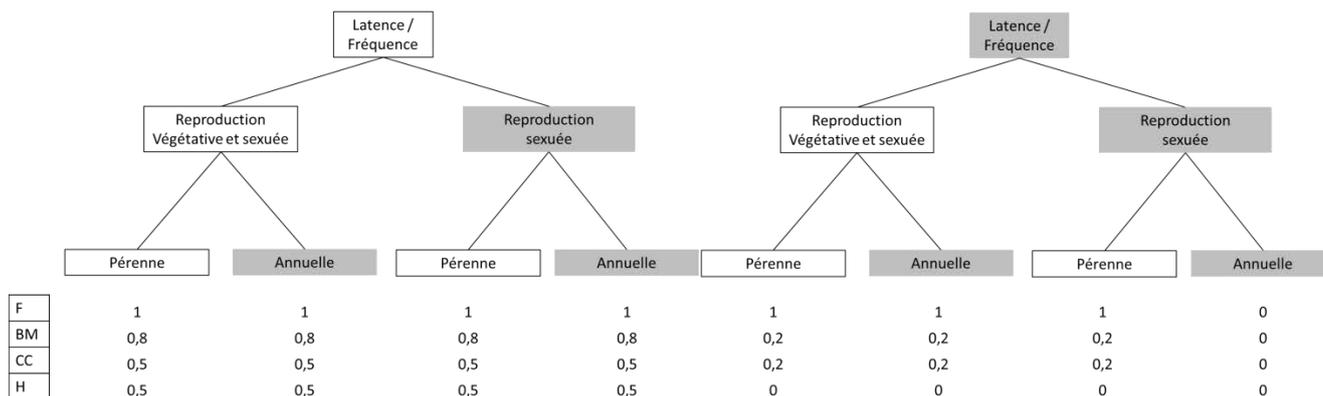


Figure 10. Schéma de l'arbre de décision pour le Facteur Fréquence concernant l'impact de la fréquence d'intervention sur le couvert en fonction du type de reproduction et de l'histoire de vie des espèces végétales. Les cases grises correspondent au cas Défavorable, les cases blanches au cas Favorable. Les valeurs de chaque feuille sont exprimées en fonction du mode de gestion de l'enherbement fauche (F), broyage (BM), travail du sol (CC) ou herbicide (H).

3.1.2. Module auxiliaires

Le module auxiliaire a été élaboré à partir des données expérimentales obtenues dans le Chapitre II pour les Phytoseiidae et le Chapitre III pour les Coccinellidae. Il se base sur les traits d'effet ayant montré un impact sur l'abondance des auxiliaires et utilise les résultats du module végétal pour pondérer l'influence de la présence du trait d'effet sur une espèce végétale par l'indicateur d'abondance obtenu pour cette espèce lié au mode de gestion de l'enherbement choisi.

Indicateur Pondéré Auxiliaire

$$= \text{Notes Auxiliaire} * \text{Indicateur Abondance Plante}$$

Phytoseiidae

Les traits d'effet ayant présenté un impact sur la présence et l'abondance des Phytoseiidae sont la densité de trichomes sur la face inférieure des feuilles ainsi que la présence de domaties (voir Chapitre II, Partie 3.3 et 3.4). Nous avons donc renseigné ces deux variables pour les espèces végétales et attribué une note pour chaque combinaison de traits. La densité de trichomes pouvait prendre 3 valeurs A, B ou O (voir Chapitre II, partie 2.2.3), la variable Domatie était égale à 1 si présence et à 0 si absence. Nous avons fixé des scores plus importants lorsque la plante présente la classe « A » pour les trichomes et une présence pour les domaties. Pour les deux variables, des « ? » ont été données aux valeurs manquantes (25.6% pour l'ensemble des 39 espèces entrées et 5% pour les 20 espèces de Bassin-Plat), dans ce cas les domaties ont été considérées comme absentes et les trichomes non favorables. Ces notes sont résumées dans le tableau 3.

Tableau 3. Notes attribuées aux combinaisons d'attributs des traits d'effet Densité de trichomes et présence de Domatie pour les Phytoseiidae.

Densité de trichomes	Présence Domatie	Score phytoseiidae
A	1	1
O	1	0,6
B	1	0,6
?	1	0,6
A	0	8
O	0	0,5
B	0	0,5
?	0	0,5
A	?	0,8
O	?	0,5
B	?	0,5
?	?	0,5

Coccinelles

Dans le Chapitre III, nous avons mis en évidence une influence de l'abondance des Poaceae sur l'abondance des Coccinellidae. Nous avons donc utilisé le seul critère **Famille végétale** pour moduler la note attribuée à la présence des Coccinelles. Les notes de toutes les familles végétales ont été fixées à 0.5 sauf celle de 1 attribuée à la famille des Poaceae.

3.2. Test de l'indicateur sur les sites d'étude

Nous avons calculé les indicateurs d'abondance des espèces végétales, de Coccinellidae et de Phytoseiidae pour les 20 espèces de la station expérimentale et pour 18 espèces des sites Producteurs. Nous constatons que l'indicateur est sensible aux situations envisagées et ne donne pas les mêmes distributions de valeurs d'indices d'abondance en fonction des plantes renseignées en entrée (Fig.11). Les valeurs sont proches pour le travail du sol (CC) alors que nous avons seulement des valeurs extrêmes pour BM et F (nulles ou fortes et isolées).

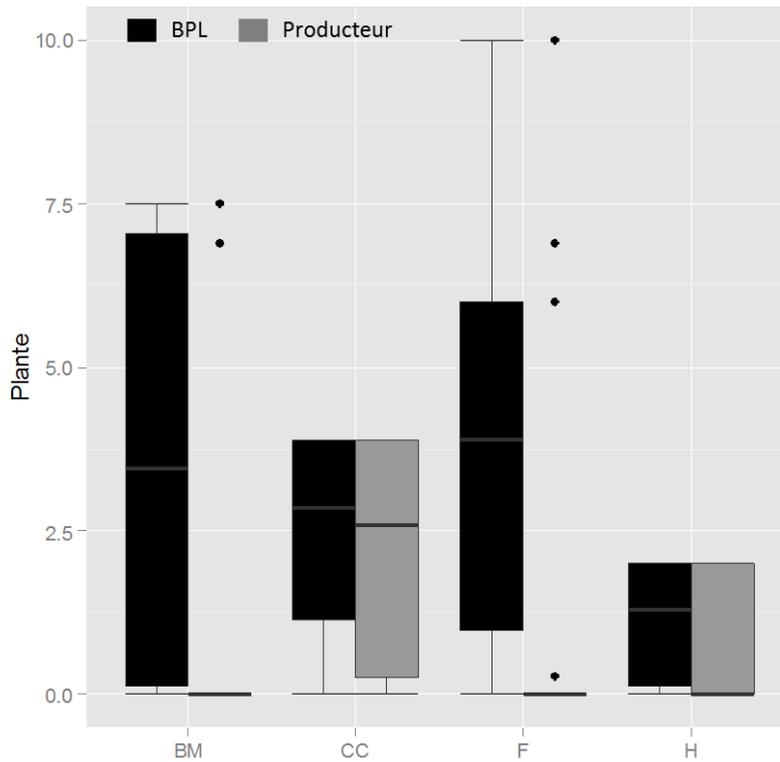


Figure 11. Indices d'abondances calculés pour les espèces végétales de Bassin-Plat (en noir) et des sites Producteurs (en gris) en fonction du mode de gestion de l'enherbement choisi : Broyage (BM), Travail du sol (CC), Fauche (F) ou herbicide (H).

Ces résultats se répercutent sur les indices d'abondance de Coccinelles (Fig. 12) et de Phytoseiidae (Fig.13) avec une estimation plus forte pour les abondances de Phytoseiidae lors de travail du sol pour les sites Producteurs.

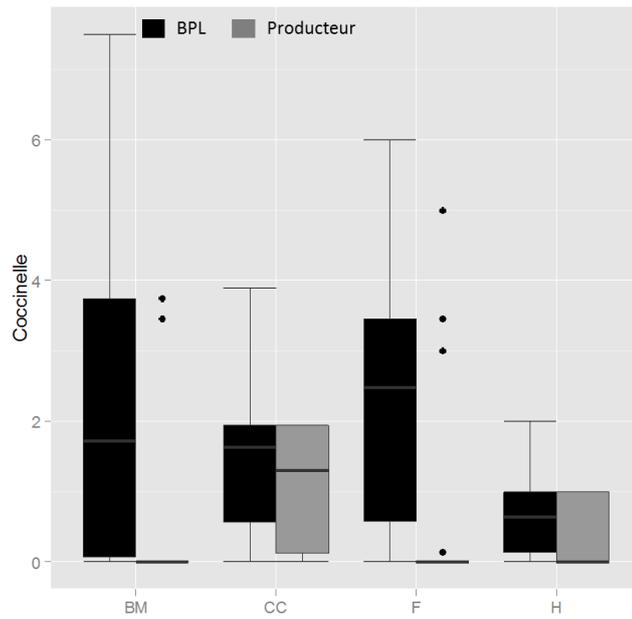


Figure 12. Indices pondérés calculés pour les Coccinelles associés aux espèces végétales de Bassin-Plat (en noir) et des sites Producteurs (en gris) en fonction du mode de gestion de l'enherbement choisi : Broyage (BM), Travail du sol (CC), Fauche (F) ou herbicide (H).

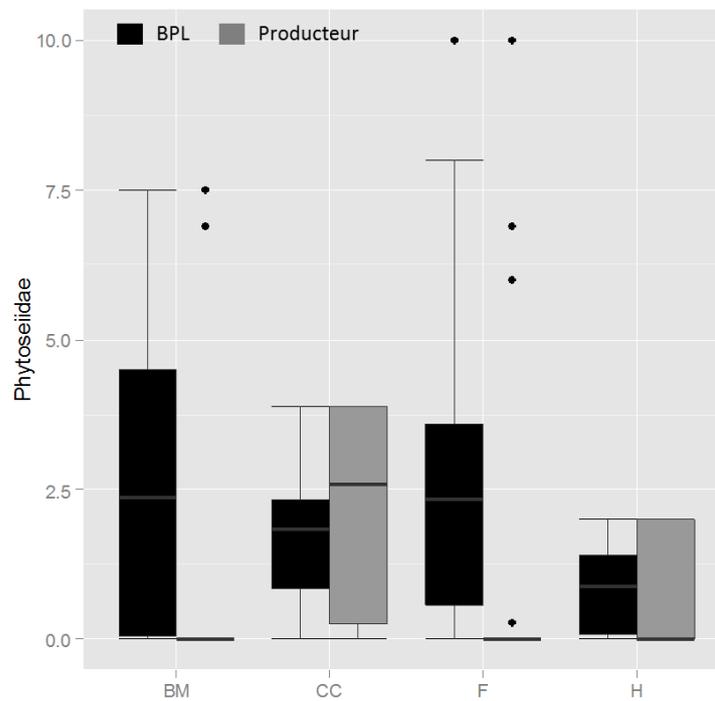


Figure 13. Indices pondérés calculés pour les Phytoseiidae associés aux espèces végétales de Bassin-Plat (en noir) et des sites Producteurs (en gris) en fonction du mode de gestion de l'enherbement choisi : Broyage (BM), Travail du sol (CC), Fauche (F) ou herbicide (H).

La figure 14 montre un exemple de sorties des indicateurs et des différents facteurs intermédiaires pour les espèces végétales de Bassin-Plat. Les facteurs en rouge sont ceux qui ont été limitant dans l'estimation de l'abondance d'une espèce végétale ou d'un auxiliaire.

Espèce	Effet sur végétal						Effet sur auxiliaires				
	Facteur Histoire de Vie	Facteur Abondance dans le temps	Facteur Forme de vie	Facteur SLA/LDMC	Facteur Fréquence modulé	Facteur Fréq/lat	Indicateur abondance plante	Notes Coccinelles	Notes Phytoseiidés	Indicateur pondéré Coccinelles	Indicateur pondéré phytoseiidés
Acanthospermum hispidum DC.	1	1,5	0,4	0,46	1	1,00	6,0	0,5	1	3,0	6,0
Amaranthus dubius Mart. ex Thell.	1	1,5	0,4	1	1	1,00	6,0	0,5	0,6	3,0	3,6
Bidens pilosa L.	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Boerhavia diffusa L.	1	1,5	1	0,44	1	1,00	6,6	0,5	1	3,3	6,6
Cardiospermum halicacabum var. microcarpum (Kunth) Bl.	0,2	1,5	0,1	1	0,647059	0,65	1,5	0,5	1	0,8	1,5
Cynodon dactylon (L.) Pers.	1	1,5	0,26	0,08333333	1	0,96	1,3	1	0,6	1,3	0,8
Cyperus rotundus L.	1	1,5	0,01	1	1	0,00	0,2	0,5	0,5	0,1	0,1
Desmanthus virgatus (L.) Willd	1	1,5	1	1	1	0,00	10,0	0,5	0,8	5,0	8,0
Desmodium incanum DC.	0,2	1,5	0,1	1	1	0,96	1,5	0,5	0,6	0,8	0,9
Digitaria radicata (Presl.) Miq.	1	1,5	0,26	1	1	1,00	3,9	1	0,6	3,9	2,3
Euphorbia heterophylla L.	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Ipomoea obscura (L.) Ker Gawl.	1	1,5	0,4	0,76	0	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Malvastrum coromandelianum (L.) Garcke	1	1,5	1	1	1	1,00	10,0	0,5	1	5,0	10,0
Melinis repens (Willd.) Zizka	1	1,5	0,4	1	1	1,00	6,0	1	0,6	6,0	3,6
Melochia pyramidata (L.) Britt.	1	1,5	1	1	0	0,00	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0
Panicum maximum Jacq.	1	1,5	0,26	1	1	1,00	3,9	1	0,6	3,9	2,3
Parthenium hysterophorus L.	1	1,5	0,4	0,26	1	1,00	3,9	0,5	0,6	2,0	2,3
Sida acuta Burm. f.	1	1,5	0,4	0,92	1	1,00	6,0	0,5	0,6	3,0	3,6
Tephrosia purpurea (L.) Pers.	1	1,5	0,4	1	1	1,00	6,0	0,5	0,6	3,0	3,6
Teramnus labialis (L.f.) Spreng.	0,2	1,5	0,1	1	1	0,00	1,5	0,5	0,6	0,8	0,9

Figure 14. Exemple de valeurs des facteurs et des Indicateurs pour la modalité Fauche pour une fréquence de coupe de 90 jours avec les espèces végétales de Bassin-Plat.

3.3. Validation

Nous avons pu comparer les indices d'abondance obtenus pour les espèces végétales ainsi que les indicateurs auxiliaires aux données expérimentales afin d'évaluer la performance de l'outil sur le jeu de données issu des essais menés à Bassin-Plat (Chapitre I, Chapitre II, et Chapitre III, parties 2.3). Les figures 15 et 16 présentent l'abondance moyenne réelle (en g.m⁻²) observée pour chaque espèce végétale dans chaque parcelle élémentaire (c'est-à-dire pour chaque modalité de gestion de l'enherbement) au cours de la deuxième année et les indices d'abondance calculés pour ces mêmes espèces sous les mêmes contraintes de gestion de l'enherbement soit en fonction de l'espèce (Fig. 15), soit en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement (Fig. 16).

- | | | | |
|------------------------------------|------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|
| ○ <i>Acanthospermum hispidum</i> | ▽ <i>Cynodon dactylon</i> | ⊠ <i>Euphorbia heterophylla</i> | ● <i>Panicum maximum</i> |
| △ <i>Amaranthus dubius</i> | ◻ <i>Cyperus rotundus</i> | ⊠ <i>Ipomoea obscura</i> | ▲ <i>Parthenium hysterophorus</i> |
| + <i>Bidens pilosa</i> | * <i>Desmanthus virgatus</i> | ⊠ <i>Malvastrum coromandelianum</i> | ◆ <i>Sida acuta</i> |
| × <i>Boerhavia diffusa</i> | ⊠ <i>Desmodium incanum</i> | ◻ <i>Melinis repens</i> | ● <i>Tephrosia purpurea</i> |
| ◇ <i>Cardiospermum halicacabum</i> | ⊠ <i>Digitaria radicata</i> | ■ <i>Melochia pyramidata</i> | ◆ <i>Teramnus labialis</i> |

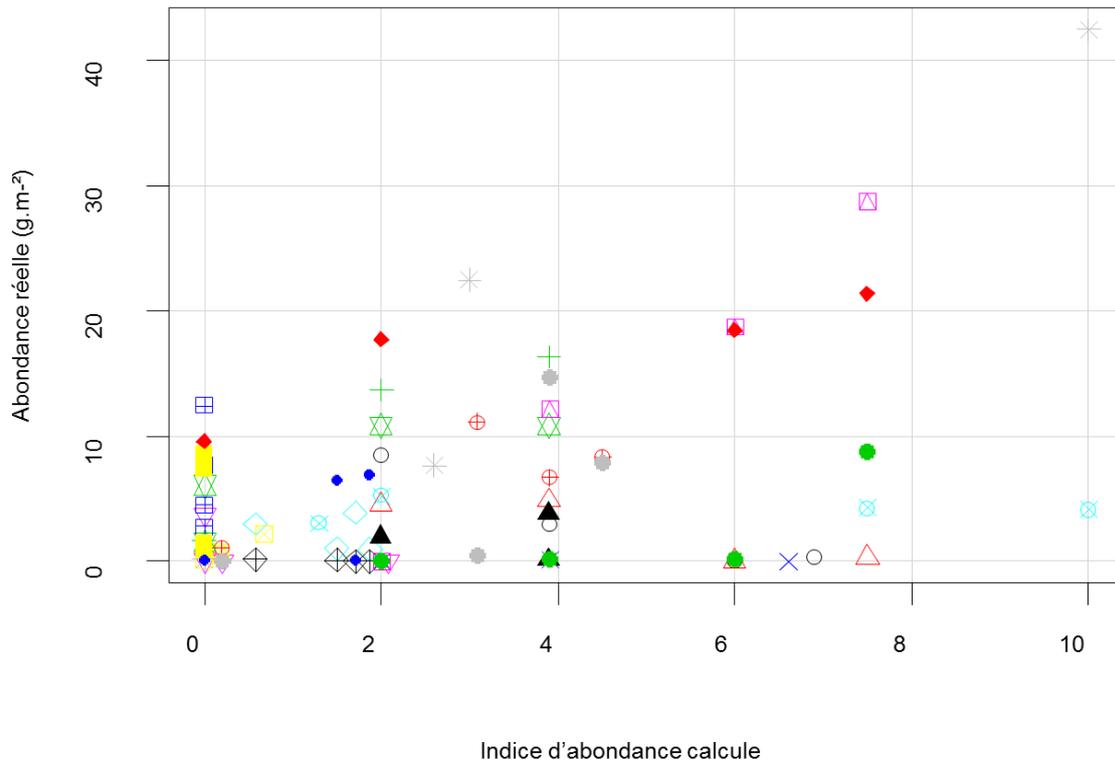


Figure 15. Abondances moyennes de 20 espèces végétales observées expérimentalement pour l'année 2 sur Bassin-Plat (Réel) et leur Indice d'abondance calculé par le modèle pour une fréquence d'intervention de 90 jours.

Quand l'abondance réelle des espèces végétales est faible, l'indice calculé est faible pour une majorité d'espèces. On constate toutefois que l'abondance de certaines espèces végétales sont surestimées, pour *Tephrosia purpurea*, *Malvastrum coromandelianum*, *Amaranthus dubius* ou encore *Boerhavia diffusa* et *Acanthospermum hispidum*. Ces espèces sont surestimées lors du choix de la modalité Broyage surtout puis pour la modalité Fauche (Fig 16), d'autres peuvent être sous-estimées comme pour la modalité Herbicide.

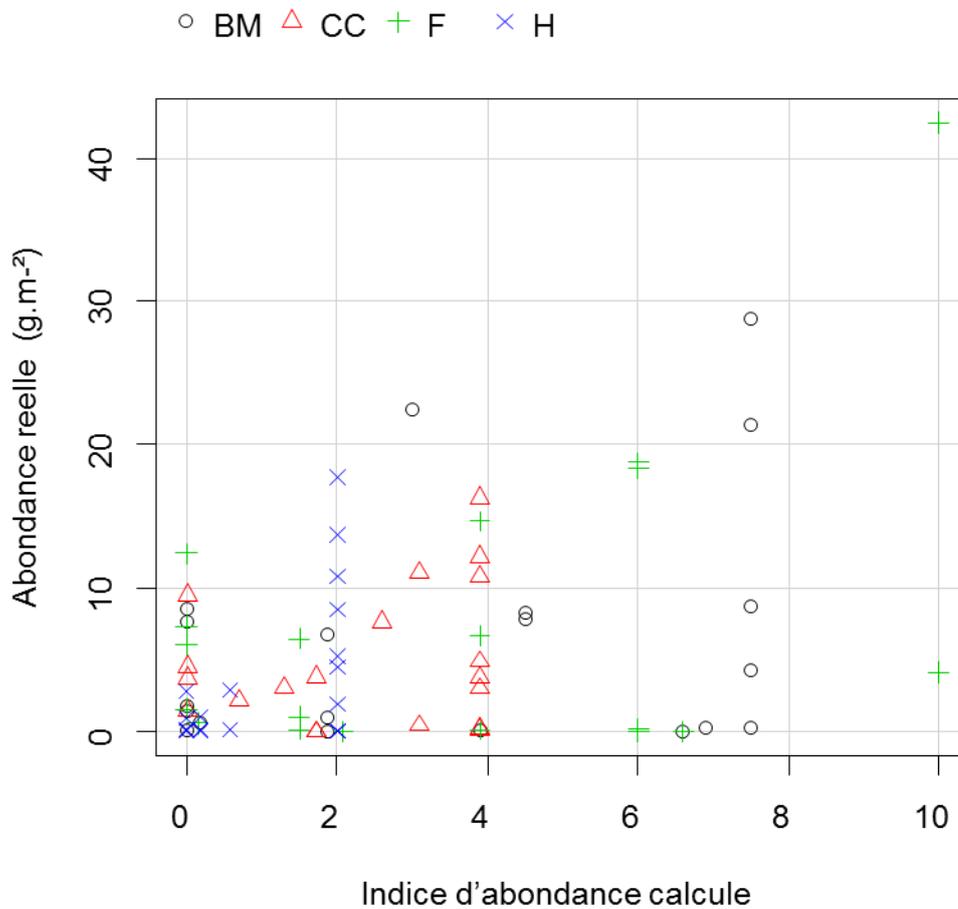


Figure 16. Abondances moyennes de 20 espèces végétales observées expérimentalement pour l'année 2 sur Bassin-Plat (Réel) et leur Indice d'abondance calculé par le modèle pour une fréquence d'intervention de 90 jours en fonction de l'ITK.

Pour les auxiliaires (Fig. 17), les résultats reflètent en parti ceux observés au champ pour les coccinelles mais pas pour les Phytoseiidae.

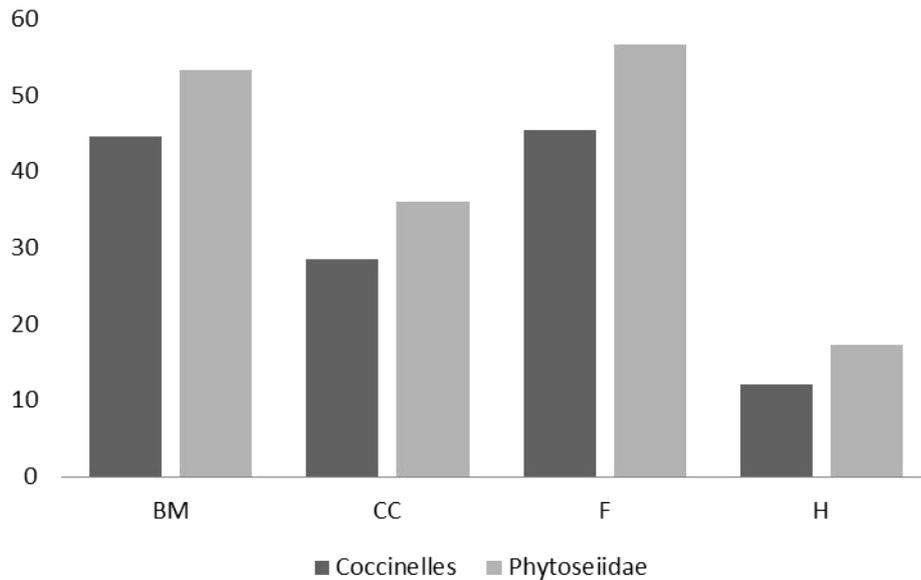


Figure 17. Indice pondéré pour les Coccinelles (noir) et les Phytoseiidae (gris) pour la modalité Fauche en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement sélectionnée Broyage (BM), travail du sol (CC), fauche (F) ou herbicide (H).

L'indice calculé pour Les Coccinelles est plus faible pour l'herbicide que pour les autres modalités, comme la tendance observée sur le terrain lors de l'expérimentation (Chapitre III, Partie 3.1.1). Pour les Phytoseiidae par contre, les indices calculés sont plus importants pour BM et F que pour CC puis que pour H alors que nous n'avons pas constaté de différences significatives lors de l'expérimentation au champ (Chapitre II, Partie 3.4).

L'outil d'aide à la décision élaboré ici présente l'avantage et les limites d'être construit sur des données expérimentales. Ces données sont toutes issues des expérimentations menées sur la station expérimentale de Bassin-Plat. Une vingtaine d'espèces bien représentées sur la station ont servi pour calibrer le modèle et notamment les valeurs seuils de SLA et de LDMC ou encore les notes d'abondance des formes de vie en fonction de la gestion de l'enherbement. Les variations observées pour ces valeurs sont tout à fait cohérentes avec celles pouvant être décrites dans des conditions comparables dans la littérature, comme discuté plus en détail dans le Chapitre I. Pour les 18 espèces supplémentaires, décrites sur les sites Producteurs, nous constatons que les gammes de valeurs de SLA (maximum de 113.8 contre 34.4 pour les espèces de Bassin-Plat) et de LDMC (une valeur minimum de 8.7 contre 14.3) ne sont pas adaptées et entraînent souvent une sous-estimation de l'abondance voire à une élimination de ces espèces (Fig. 18).

Espèce	Facteur histoire de Vie	Facteur abondance dans le temps	Facteur forme de vie	Facteur SLA/LDM C	Facteur Fréq/Lat modulé	FacteurFréq/lat	Effet sur auxiliaires				
							Indicateur abondance plante	Notes Coccinelles	Notes Phytoseiidae	Indicateur pondéré Coccinelles	Indicateur pondéré phytoseiidae
Ageratum conyzoides L.	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Artemisia vulgaris L.	1	1,5	0,26	0	1	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Centella asiatica (L.) Urban	1	1,5	1	0	1	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Conyza sumatrensis (Retz.) E.Walker	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Drymaria cordata (L.) Willd. ex R. & S.	1	1,5	0,4	0	1	0,68	0,0	0,5	0,6	0,0	0,0
Fumaria muralis Sond. ex Koch	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Galinsoga parviflora Cav.	1	1,5	0,4	0	0	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Indigofera hendecaphylla Jacq.	1	1,5	0,4	1	1	1,00	6,0	0,5	1	3,0	6,0
Oxalis corniculata L.	1	1,5	1	0,019231	1	0,00	0,3	0,5	1	0,1	0,3
Oxalis latifolia Kunth	1	1,5	0,26	0	1	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Plantago lanceolata L.	1	1,5	0,26	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Raphanus raphanistrum L.	1	1,5	0,4	0	1	1,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Rumex crispus L.	1	1,5	0,26	0	1	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Solanum mauritianum Scop.	1	1,5	1	0,46	1	1,00	6,9	0,5	1	3,5	6,9
Stenotaphrum dimidiatum (L.) Brongn.	#N/A	1,5	#N/A	0,243243	1	0,00	#N/A	1	0,6	#N/A	#N/A
Trifolium repens L.	1	1,5	0,4	0	1	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0
Veronica persica Poir.	1	1,5	0,4	0	0	0,00	0,0	0,5	1	0,0	0,0

Figure 18. Exemple de valeurs des facteurs et des Indicateurs pour la modalité Fauche pour une fréquence de coupe de 90 jours avec les espèces végétales des sites Producteur.

Ceci indique l'importance de tester et calibrer l'outil ultérieurement sur des gammes de valeurs plus larges et d'effectuer des analyses de sensibilité. De même, le calibrage lié notamment aux abondances de forme de vie en fonction de la gestion de l'enherbement devra être vérifié dans d'autres milieux (altitude, climat).

4. Discussion

Dans cette partie nous avons pour objectif de développer un outil pour aider le conseil quant aux pratiques de gestion de l'enherbement (et des habitats adjacents) pour favoriser la présence d'auxiliaires sur un verger à partir d'un inventaire exhaustif de la flore présente. L'outil qui en résulte reste encore un prototype. Il peut être comparé au modèle élaboré par Ricou (2014) sur la flore des bords de champ, à la différence que nous pondérons nos valeurs d'abondance des espèces végétales prédites par les notes d'effet sur les auxiliaires grâce aux connaissances acquises. Il n'existe pas beaucoup de modèles dans la bibliographie basés sur des données expérimentales (Bockstaller *et al.*, 2011). Notre modèle est construit à partir des données obtenues expérimentalement sur le terrain alors que le modèle de Ricou est élaboré par expertise à partir de connaissances de la bibliographie et d'un modèle de prédiction de la flore de prairies (Pervanchon, 2004). Dans notre cas, nous avons pris le parti de ne mobiliser que peu de connaissances d'études extérieures, mais nous avons en contrepartie rentré un nombre limité de variables, faute de pouvoir dans une thèse expérimenter toutes les variables.

La version du modèle présentée dans ce travail de thèse est un prototype élaboré dans le temps imparti d'un outil qui se verra enrichi et dont le calibrage devra être optimisé. En effet, nous constatons que l'abondance des espèces végétales est globalement bien prédite, mais certaines espèces végétales sont mal représentées pour le jeu de données sur lequel nous avons travaillé. *Sida acuta*, par exemple, est sous-représenté pour la modalité Herbicide (Fig. 15 et 16). Les indices d'abondance calculés pour cette modalité sont plafonnés à 2, ce qui est trop faible en réalité. La capacité de dispersion des espèces annuelles à reproduction sexuée très représentées dans cette modalité pourrait être prise en compte. Elle impacte la prolifération de l'espèce et donc son abondance d'une intervention sur le couvert à l'autre ce qui pourrait expliquer pourquoi *S.acuta* et *Bidens pilosa* sont plus présentes qu'*Amaranthus dubius*, par exemple, alors qu'elles sont toutes trois Thérophytes à reproduction sexuée. La persistance des graines dans le sol peut également amener à un effet cumulatif de la présence d'une espèce dans le temps et impacter son abondance au-delà des traits de réponses considérés dans le modèle. D'autres espèces végétales sont quant à elles surestimées comme *Malvastrum coromandelianum* et *Boerhavia diffusa*, cette fois lors de la fauche ou du broyage (Fig. 15 et 16). Ces deux modalités amènent dans plusieurs cas à une surreprésentation des abondances des espèces végétales par l'outil. Le niveau de perturbation associé à ces modalités est faible à modéré, l'impact sur les espèces végétales est moindre que celui des autres modalités de gestion de l'enherbement et dépend des traits des espèces. Les compétitions interspécifiques pouvant prendre place dans ces cas-là sont peut-être sous-estimées. La hauteur végétative, impliquée dans les aspects compétition, comme décrite dans le Chapitre I (Partie 3.2), devra être ajoutée aux valeurs de SLA et de LDMC pour rendre compte des stratégies écologiques des plantes au sein des communautés végétales. Cette variable n'a pas été renseignée par manque de données disponibles pour l'ensemble des espèces.

La généralisation de cet outil devra impérativement passer par une augmentation des espèces végétales testées, et des jeux de données indépendants seront nécessaires pour réaliser une validation en bonne et due forme. Les gammes de valeurs, notamment pour le SLA et le LDMC, devront être adaptées à un plus grand nombre et à une plus grande variété de jeux de données. De la même façon, les espèces végétales utilisées pour l'élaboration de l'outil correspondent actuellement à 10 familles végétales, or nous en avons recensées au moins 8 supplémentaires dans le couvert des trois sites Producteurs. Il sera intéressant d'en ajouter à l'outil ultérieurement et d'augmenter le nombre d'espèces végétales représentatives de chaque attribut de trait et combinaison d'attributs de trait.

Un résultat important de notre étude sur l'évolution des communautés végétales est que la différenciation se fait dans le temps. En effet, les différences de composition entre les couverts végétaux soumis aux modalités de gestion sont surtout visibles lors de la deuxième année pour la majorité des traits de réponse dans notre jeu de données. Il faut donc bien différencier l'impact immédiat d'une forte perturbation, des effets à plus long terme de changement des communautés, comme par exemple l'installation des chamaephytes dans le temps lors de la fauche (voir Annexe 1). Nous avons intégré un facteur Abondance dans le temps pour prendre en compte le temps nécessaire à la repousse des couverts très perturbés, mais nous n'avons pas encore intégré de facteur reflétant la période de temps pendant laquelle un couvert a été soumis à une gestion répétée de l'enherbement. L'importance de la temporalité est pourtant cruciale pour les perturbations modérées et faible tout particulièrement, car elles peuvent amener à une modification de la composition des couverts suivant un principe de succession écologique à l'échelle de la parcelle (voir Chapitre I, discussion). Nous pourrions donc à terme ajouter un facteur prenant en compte ces aspects.

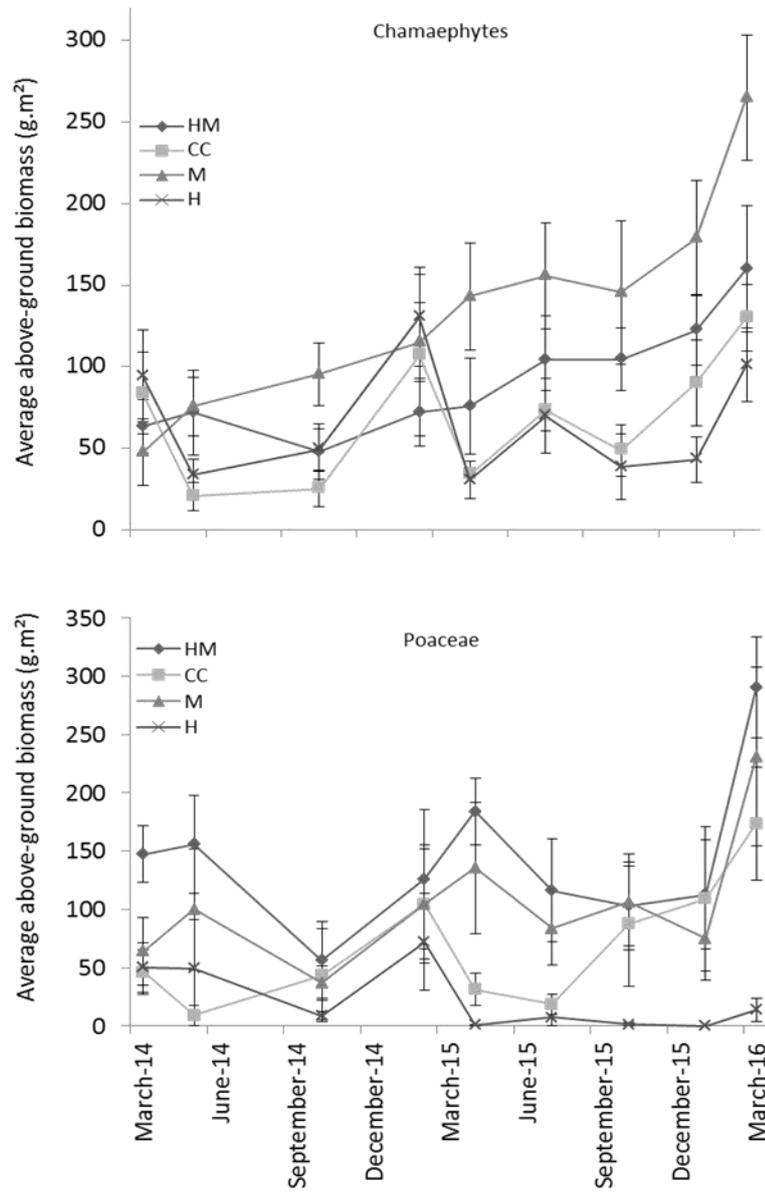
Les indicateurs calculés pour les auxiliaires dans le modèle sont fortement soumis à l'influence des abondances des espèces végétales. Une abondance plus faible de Coccinelles est prévue pour la modalité herbicide par rapport aux autres modalités, en cohérence avec les données observées sur le terrain, mais cela semble surtout dû aux indicateurs d'abondance des espèces qui sont plus faibles pour cette modalité. Le fait de ne prendre en compte que la présence des Poaceae pour les Coccinelles est discutable, d'autres traits devraient être considérés mais sont plus difficiles d'accès (comme la qualité du pollen ou les signaux chimiques). De plus, nous ne tenons pas compte dans le modèle des effets de bordures qui ont pourtant l'air d'être importants pour cet auxiliaire. Un facteur correcteur pourrait être ajouté s'il existe une bordure, même si nous n'avons pas mis en évidence un rôle de « source » mais plutôt de « puit » pour la bordure dans nos suivis (Chapitre III, partie 3.2). Les indicateurs d'abondance des Phytoseiidae présentent sensiblement les mêmes variations que les indicateurs Coccinelles alors que les modalités de gestion de l'enherbement utilisées lors de nos essais n'ont pas impacté l'abondance de ces prédateurs (Chapitre II, partie 3.4). Pour les auxiliaires, il serait intéressant de voir si l'impact de l'abondance des traits d'effet sur l'attraction des auxiliaires ne présente pas rapidement un plateau. Ceci impliquerait qu'au-delà d'une certaine quantité de service offert par le couvert végétal, sa qualité n'aurait plus d'effet. Ceci pourrait expliquer la sensibilité des coccinelles à la présence d'un couvert végétal (Chapitre III, partie 3.1.2), sans différences marquées entre les différents couverts (Chapitre III, partie 3.1.1). Dans ce cas particulièrement, il serait pertinent d'intégrer la temporalité de disponibilité des ressources abordée dans le Chapitre I (partie

3.3) dans le modèle afin de pouvoir comparer l'efficacité des couverts végétaux pendant les périodes précoces suivant l'intervention sur le couvert.

Conclusion

L'outil d'aide à la décision élaboré dans cette dernière partie a permis de mettre en relation les résultats obtenus lors des différentes expérimentations et permet d'avoir une vue d'ensemble de l'impact des modalités de gestion de l'enherbement sur la présence d'auxiliaires au sein du verger. Cette première version de l'outil sous forme de prototype est amenée à être améliorée et complétée mais propose une structure cohérente pour la compréhension des mécanismes sous-jacents à la manipulation des couverts végétaux spontanés en verger et de leurs interactions avec les auxiliaires. Cet outil permettra ainsi l'évaluation *ex ante* de scénarios simulés à partir de contextes floristiques réels.

Annexe



Annexe 1. Evolution de l'abondance (g.m⁻²) des Chamaephytes (en haut) et des Poaceae (en bas) au cours du temps, lors de l'essai de 2 ans mis en place à Bassin-Plat (Chapitre I, partie 2.4).

Discussion Générale

Discussion Générale

L'objectif de ce travail de thèse était de produire des connaissances sur l'impact des modes de gestion de l'enherbement spontané sur l'abondance des populations d'auxiliaires au sein de vergers d'agrumes et de les mobiliser pour l'élaboration d'un outil d'aide à la décision contribuant à la conception de vergers agroécologiques. Cet outil devait être simple d'utilisation, avec un fonctionnement transparent, et permettre d'évaluer *ex ante* l'effet de différentes pratiques de gestion de l'enherbement sur la flore localement présente et d'en estimer l'impact dans la lutte biologique au sein du verger. En plus des données acquises sur le comportement des Phytoseiidae et des Coccinellidae en lien avec la fonctionnalité des couverts végétaux, nous avons abouti à un indicateur prédictif qui estime *a priori* à partir du mode et de la fréquence de gestion de l'enherbement ainsi que des espèces végétales potentielles l'abondance de la flore et des auxiliaires sur le verger.

1. Les résultats obtenus

1.1. Liens entre traits de réponse et traits d'effet

En abordant l'impact de la gestion de l'enherbement sur la présence des auxiliaires au sein du verger en passant par la modification des communautés végétales, la problématique posée par ce travail de thèse est transversale. Les liens entre les traits d'effet vis-à-vis de la lutte biologique et les traits de réponse en lien avec la constitution des communautés végétales en réponse aux pratiques restent hypothétiques. La plupart des traits d'effet considérés pour les espèces végétales dans notre étude (famille végétale, présence de nectar extrafloral, de domaties ou encore densité des trichomes foliaires) sont difficiles à mettre directement en relation avec les traits de réponse. Ceci nous a mené à considérer ces deux aspects de la fonctionnalité des couverts séparément et d'en faire deux modules distincts dans l'outil d'aide à la décision. Les traits liés à la floraison pourraient toutefois être considérés comme se situant à l'interface entre la réponse à l'environnement et l'effet sur la lutte biologique. En effet, au-delà de sa nécessité évidente dans la reproduction des espèces à reproduction sexuée, la floraison peut impacter l'attractivité du couvert vis-à-vis des insectes utiles et ainsi la fonctionnalité du couvert vis-à-vis de la lutte biologique. Les Coccinellidae et les parasitoïdes sont par exemple sensibles à la couleur et aux odeurs des fleurs (Begum *et al.*, 2004; Adedipe and Park, 2010) qui se montrent également attractives pour les Syrphidae (Day *et al.*, 2015). Ces arthropodes sont ainsi attirés par ces fleurs qui leur fournissent de la nourriture alternative et

complémentaire à leurs seules proies (Wackers, 2005; Amaral *et al.*, 2013) pouvant amener à une augmentation de leur taux de reproduction (Lundgren, 2009). Le début de la floraison peut être impacté par la gestion de l'enherbement. Il va être avancé par l'effet de la fauche (Bouchet *et al.*, 2017). De plus, des relations existent entre la phénologie de la reproduction et la stratégie d'utilisation des ressources (Navas *et al.*, 2010), avec une durée de floraison plus courte liée à des valeurs de SLA plus faibles et des valeurs de LDMC plus élevées, impliquant une influence des traits foliaires sur la stratégie de floraison et donc une influence indirecte de l'environnement sur la floraison via l'influence sur les traits foliaires (Bouchet *et al.*, 2017). Au contraire, d'autres traits potentiellement impliqués dans la lutte biologique, comme par exemple la présence de nectar extrafloral (van Rijn and Tanigoshi, 1999), peuvent ne pas présenter de lien évident avec les traits de réponse même si ils sont potentiellement impliqués dans la défense des plantes contre l'herbivorie (Pekas and Wackers, 2017).

1.2. Prise en compte des aspects spatio-temporels dans la structuration des communautés végétales

La temporalité est importante à deux niveaux : i) lors de la structuration de la communauté à court-terme après une intervention sur le couvert végétal et ii) dans le temps avec la modification des communautés végétales suite à des perturbations faibles ou modérées répétées.

A la suite d'une perturbation intense, nous avons pu caractériser dans le Chapitre 1 les dynamiques de croissance des espèces végétales et d'abondance des ressources potentielles de nourriture alternative pour les auxiliaires dans le couvert végétal. Avec une meilleure connaissance des périodes de floraison des espèces végétales et de l'impact des modalités de gestion sur le début et la durée de ces périodes, nous pourrions comparer la disponibilité de ces ressources d'un point de vue dynamique entre deux interventions sur le couvert en fonction du mode de gestion choisi. Ceci permettrait de comparer les fonctionnalités des couverts ramenées à la période de temps allant d'une intervention sur le couvert à la suivante. Ceci permettrait également de choisir la meilleure période pour intervenir sur le couvert, c'est-à-dire lorsqu'il a exprimé les trait d'effet attendus pour le service visé. L'intervention sur le couvert pourrait également être déclenchée avant la fin du cycle reproducteur des espèces végétales à reproduction sexuée qu'on ne souhaite pas propager.

Les modalités de gestion de l'enherbement ayant une intensité de perturbation faible ou modérée, peuvent amener à une modification progressive des couverts végétaux lorsqu'elles sont répétées dans le temps. Ainsi nous avons pu constater qu'une majorité de thérophytes à reproduction sexuée se développait suivant un traitement à l'herbicide, alors que nous pouvions obtenir une communauté

de plus en plus riche en chamaephytes et hémicryptophytes, en espèces pérennes ou à reproduction végétative (Chapitre I, partie 3.4). Dans notre essai, la composition en traits fonctionnels et l'abondance des couverts végétaux était bien différenciée seulement à partir de la deuxième année de gestion de l'enherbement. L'intégration de ces connaissances au sein de l'outil d'aide à la décision permettrait de mieux prendre en compte ces phénomènes et de concevoir des systèmes alternant perturbations faibles ou modérées avec des perturbations plus intenses si certaines espèces devenaient trop compétitives. Les Poaceae favorisant les Coccinelles par exemple peuvent poser problème en verger lorsqu'elles deviennent trop abondantes, ces espèces végétales compétitives peuvent proliférer si elles sont gérées par la fauche ou le broyage mais sont éliminées par l'herbicide (voir Chapitre IV, annexe 1). Cette meilleure prise en compte des aspects temporels nous paraît donc être une piste majeure d'amélioration du prototype d'outil.

L'aspect spatial serait aussi à mieux prendre en compte. Comme les résultats à Bassin-Plat sur Coccinelles le suggèrent, il y a un effet des structures semi-naturelles autour des parcelles. Cependant, nous n'avons pas pu approfondir cette question et ce n'était pas non plus l'objet premier de la thèse. Se pose notamment la question si ces structures agroécologiques jouent un rôle de sources ou de puits vis-à-vis de la parcelle.

1.3. Traits d'effet des espèces végétales et leurs effets sur les auxiliaires dans les couverts végétaux et dans la canopée des arbres du verger

La présence de trichomes et de domaties sur les feuilles des espèces végétales peuvent influencer l'abondance des populations de Phytoseiidae (O'Dowd D, 1989; Pemberton and Turner, 1989; Kreiter *et al.*, 2002; Roda *et al.*, 2003; Schmidt, 2014). Ces résultats ont été confirmés par nos essais, et nous avons pu déterminer une classe de densité de trichomes favorable à la présence des prédateurs. Cependant, les couverts végétaux issus des différentes modalités de gestion de l'enherbement testées n'ont pas révélé d'impact sur l'abondance des Phytoseiidae posant la question de l'existence d'un seuil de quantité de service suffisante fournie par les quatre types de couverts au-delà de laquelle la composition ou densité du couvert n'aurait plus d'impact. De la même façon, l'abondance des populations de Coccinellidae, moins abondantes lors d'une gestion du couvert à l'herbicide, ne sont pas significativement différentes en fonction des couverts végétaux obtenus par les différents modes de gestion. Elles semblent cependant favorisées par une abondance croissante de Poaceae mais d'autres traits d'effet plus complexes (qualité du pollen ou signaux chimiques) devront être testés et l'influence de la composition des bordures devra être intégrée pour améliorer la prédiction de leur abondance.

Deux aspects peuvent être rapprochés pour ces deux auxiliaires. Tout d'abord, plusieurs auteurs ont également montré la présence des Phytoseiidae dans les zones boisées adjacentes aux cultures et des zones non cultivées ainsi que l'influence positive de la végétation spontanée sur l'abondance et la diversité des Phytoseiidae dans les parcelles de vigne voisines (Duso *et al.*, 1993; Tixier *et al.*, 2000; Barbar *et al.*, 2005) d'après (Sahraoui, 2012). Ces habitats naturels en bordure de parcelle impactent la colonisation de la culture par les Phytoseiidae. Tout comme nous avons suggéré d'intégrer un facteur prenant en compte la présence et la composition de bordures dans l'outil d'aide à la décision pour une meilleure prédiction de l'abondance des Coccinellidae sur la parcelle, il sera important d'étudier ce phénomène plus en détail pour les Phytoseiidae pour l'intégrer de la même façon à une version plus élaborée du modèle. Ensuite, Aguilar-Fenollosa *et al.* (2011a) ont montré une augmentation de l'abondance des Phytoseiidae spécialistes, plus susceptibles de se nourrir de proies que les généralistes, lors de l'utilisation d'un couvert monospécifique de *Festuca arundinacea* Schreb. (Poaceae) que lors de l'utilisation d'un couvert spontané. Le couvert spontané, plus enclin à apporter de la nourriture riche aux généralistes, a pu entraîner un déclin de l'efficacité du contrôle biologique en raison de leur augmentation, au détriment des spécialistes (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011a). La capacité de Poaceae à héberger ces ennemis naturels au sein du verger sans entrer en compétition avec la lutte biologique par conservation dans les arbres par la génération éventuelle d'un effet puit des couverts trop riches en nourriture alternative est une piste à explorer en verger d'agrumes. Les Poaceae devront dans ce cas être choisies ou bien maîtrisées pour ne pas entrer en compétition avec la culture comme nous l'observons régulièrement avec *Panicum maximum*, le « fataque » à La Réunion.

Les essais que nous avons menés au cours de cette thèse ont été très orientés vers l'interaction entre les auxiliaires et les couverts végétaux. A ce stade, nous n'avons pas trouvé de lien entre l'abondance des Phytoseiidae dans les couverts et leur abondance sur les arbres et celles des Coccinellidae n'a pas été testée. Ceci reste une étape cruciale à effectuer pour la suite. Plus généralement, nous avons étudié dans cette thèse les liens entre communautés végétales et auxiliaires dans le couvert végétal et dans un second temps les liens entre les auxiliaires et les ravageurs dans la canopée, sans évaluer réellement la prédation et donc le niveau de service de régulation biologique des ravageurs. Ceci aurait nécessité un investissement beaucoup plus lourd mais reste aussi une perspective à la thèse.

2. Démarche mise en œuvre

Le verger expérimental de la Station de Bassin-Plat (voir Site d'étude et dispositif expérimental, partie 2) a été conçu pour l'étude de l'évolution des couverts végétaux soumis dans le temps à

différentes pratiques de gestion de l'enherbement. Les parcelles élémentaires (de 13 m de long sur 5m de large) semblent avoir également une taille adaptée à l'étude des populations de Phytoseiidae de 200 à 600 μm de long (Chant and McMurtry, 2007). Le vent constitue la principale voie de colonisation des agrosystèmes pérennes comme les parcelles de vigne ou d'arbres fruitiers, à partir des habitats les plus proches (Tixier *et al.*, 2000; Jung and Croft, 2001). La dispersion par voie ambulatoire permet aux acariens prédateurs de se déplacer sur de faibles distances principalement au sein des parcelles cultivées (Sahraoui, 2012). Par contre, ces parcelles élémentaires peuvent être trop étroites ou trop rapprochées dans l'espace pour bien capter l'influence des couverts sur l'attractivité des Coccinellidae sans qu'il n'y ait d'interférences entre les traitements. Ces auxiliaires volants sont en effet bien plus mobiles que les Phytoseiidae dans le verger (jusqu'à 75 m (Long *et al.*, 1998) soit plus que la largeur du verger expérimental). Ces problèmes de taille de parcelle mis à part, les pièges à cornet sont bien adaptés à la capture des Coccinellidae mais n'ont pas permis d'évaluer l'abondance des ravageurs comme les pucerons sur les couverts végétaux.

L'autre limite de ce verger expérimental est le fait que les arbres sont tous placés à la limite entre deux modalités de gestion de l'enherbement, ce qui empêche l'étude de l'influence de l'abondance des auxiliaires sur le couvert végétal sur leur abondance dans la canopée des arbres du verger. L'évaluation de l'impact des couverts végétaux soumis à différentes modalités de gestion de l'enherbement sur l'efficacité de la lutte biologique n'est donc pas possible sur la station.

Le réseau de parcelles suivies mis en œuvre chez les trois producteurs avait pour vocation i) de tester la répétabilité des résultats obtenus sur la station expérimentale dans différents contextes pédoclimatiques ; ii) de travailler sur de grandes surfaces, à l'échelle réelle du verger ; iii) de tester l'impact de l'abondance des auxiliaires du couvert végétal sur leur présence dans la canopée des arbres du verger et iv) d'évaluer leur action dans la lutte biologique. Ces parcelles suivies sur les trois sites Producteurs ont en effet permis d'élargir la gamme des conditions expérimentales et d'obtenir des résultats supplémentaires. Ainsi elles hébergent une flore différente qui a permis d'élargir les gammes de valeurs des traits et les combinaisons d'attributs portées par les espèces végétales étudiées. Certains des résultats obtenus sur les parcelles Producteur restent à analyser et à valoriser, pour d'autres l'utilisation de traitements phytosanitaires est venu freiner les possibilités d'étude (voir partie complémentaire au Chapitre III).

Dans de futures études, le suivi des ravageurs devra être pris en compte (comme les pucerons ou les cochenilles) qui sont la source de nourriture principale des prédateurs tout comme le suivi des autres auxiliaires impliqués dans leur régulation (comme les chrysopes ou les syrphes) afin d'améliorer l'évaluation de l'impact des couverts végétaux sur la régulation des ravageurs.

3. La valorisation

Ce travail de thèse a permis de développer un prototype d'outil d'aide à la décision pour le conseil des pratiques de gestion de l'enherbement en vue de favoriser la présence d'auxiliaires sur un verger à partir d'un inventaire exhaustif de la flore présente. Cet outil a permis de rassembler et de mettre en relation les connaissances acquises sur les mécanismes sous-jacents à la lutte biologique par conservation au sein des vergers d'agrumes. Il est fonctionnel mais doit être calibré sur des jeux de données diversifiés et indépendants qui pourront être issus du réseau de sites Producteur. Ce modèle pourra être enrichi par les aspects de temporalité, de compétition et l'ajout de traits d'effet supplémentaires comme évoqués au début de la discussion.

L'outil permettra une évaluation *ex ante* de scénarios simulés à partir de contextes floristiques réels. Pour son fonctionnement, il nécessite de renseigner les espèces végétales potentielles du verger étudié et d'enrichir, si nécessaire, la base de données descriptive de ces espèces végétales avec les traits de réponse et les traits d'effet requis par le modèle. Les indices d'abondances des espèces végétales et des auxiliaires pourront ensuite être générés et comparés avec les seules entrées du modèle et de la fréquence de gestion de l'enherbement.

Son utilisation sera tout à fait adaptée aux conseillers agricoles dans l'objectif de faire évoluer la conduite d'un verger vers des pratiques plus écologiques menant, dans le cas de la lutte biologique par conservation, à une réduction des intrants chimiques. Il est aussi bien adapté aux chercheurs en conception de systèmes de cultures qui pourront l'utiliser dans la conception de vergers agroécologiques. La généralisation de l'indicateur à d'autres cultures est tout à fait possible. Elle nécessite de connaître les auxiliaires que l'on cherche à favoriser et leurs affinités afin d'utiliser les traits d'effet des espèces végétales pertinents à la prédiction de leur abondance.

Références

- Abad-Moyano, R., Pina, T., Dembilio, O., Ferragut, F., Urbaneja, A., 2009. Survey of natural enemies of spider mites (Acari: Tetranychidae) in citrus orchards in eastern Spain. *Exp. Appl. Acarol.* 47, 49-61.
- Abad-Moyano, R., Urbaneja, A., Hoffmann, D., Schausberger, P., 2010a. Effects of *Euseius stipulatus* on establishment and efficacy in spider mite suppression of *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* in clementine. *Exp. Appl. Acarol.* 50, 329-341.
- Abad-Moyano, R., Urbaneja, A., Schausberger, P., 2010b. Intraguild interactions between *Euseius stipulatus* and the candidate biocontrol agents of *Tetranychus urticae* in Spanish clementine orchards: *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*. *Exp. Appl. Acarol.* 50, 23-34.
- Addison, J.A., Hardman, J.M., Wilde, S.J., 2000. Pollen availability for predaceous mites on apple: spatial and temporal heterogeneity. *Experimental & Applied Acarology* 24, 1-18.
- Adedipe, F., Park, Y.-L., 2010. Visual and olfactory preference of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) adults to various companion plants. *J. Asia-Pacif. Entomol.* 13, 319-323.
- Agrawal, A.A., 1997. Do leaf domatia mediate a plant-mite mutualism? An experimental test of the effects on predators and herbivores. *Ecol. Entomol.* 22, 371-376.
- Agrawal, A.A., 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3, 329-335.
- Agreste, 2014. La production fruitière à La Réunion.
- Agreste, 2015. Memento 2015. France.
- Aguilar-Fenollosa, E., Ibáñez-Gual, M.V., Pascual-Ruiz, S., Hurtado, M., Jacas, J.A., 2011a. Effect of ground-cover management on spider mites and their phytoseiid natural enemies in clementine mandarin orchards (II): Top-down regulation mechanisms. *Biol. Control* 59, 171-179.
- Aguilar-Fenollosa, E., Pascual-Ruiz, S., Hurtado, M.A., Jacas, J.A., 2011b. Efficacy and economics of ground cover management as a conservation biological control strategy against *Tetranychus urticae* in clementine mandarin orchards. *Crop Protect.* 30, 1328-1333.
- Almeida, L.M., Corrêa, G.H., Giorgi, J.A., Grossi, P.C., 2011. New record of predatory ladybird beetle (Coleoptera, Coccinellidae) feeding on extrafloral nectaries. *Rev. Bras. Entomol.* 55, 447-450.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 74, 19-31.
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protect.* 1, 405-430.

Amaral, D.S.S.L., Venzon, M., Duarte, M.V.a., Sousa, F.F., Pallini, A., Harwood, J.D., 2013. Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biol. Control* 64, 338-346.

Amaral, D.S.S.L., Venzon, M., Perez, A.L., Schmidt, J.M., Harwood, J.D., 2015. Coccinellid interactions mediated by vegetation heterogeneity. *Entomol. Exp. Appl.* 156, 160-169.

APG III, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161, 105-121.

Argolo, P.S., Jacas, J.a., Urbaneja, A., 2014. Comparative toxicity of pesticides in three phytoseiid mites with different life-style occurring in citrus: *Euseius stipulatus*, *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis*. *Exp. Appl. Acarol.* 62, 33-46.

Arim, M., Marquet, P.A., 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.* 7, 557-564.

Assédé, E.P., Adomou, A.C., Sinsin, B., 2012. Magnoliophyta, biosphere reserve of Pendjari, atacora province, Benin. *Check list* 8, 642-661.

Attie, M., Baret, S., Strasberg, D., 2005. Phytophagous insects associated to non-native invasive plants at Reunion Island (Mascareignes). *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* 60, 107-125.

Autrey, J.-C., Bosser, J., Ferguson, I.K., 2008. *La flore des Mascareignes, La Réunion, Maurice, Rodrigues*. Paris.

Barbar, Z., Tixier, M.-S., Kreiter, S., Cheval, B., 2005. Diversity of phytoseiid mites in uncultivated areas adjacent to vineyards : A case study in the south of France. *Acarologia* 45, 145-154.

Barbosa, P., 1998. *Conservation Biological Control*. Elsevier.

Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Protect.* 97, 145-158.

Begum, M., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Nicol, H.I., 2004. Flower color affects tri-trophic-level biocontrol interactions. *Biol. Control* 30, 584-590.

Bentley, B.L., 1976. Plants Bearing Extrafloral Nectaries and the Associated Ant Community: Interhabitat Differences in the Reduction of Herbivore Damage. *Ecology* 57, 815-820.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., Garnier, E., Cornelissen, H., 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *J. Ecol.* 100, 1422-1433.

Bernhardt-Römermann, M., 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *J. Ecol.* 99, 777-787.

Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharrntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273, 1715-1727.

Binns, E.S., 1982. Phoresy as migration. Some functional aspects of phoresy in mites. *Biological Reviews* 57, 571-620.

Blackman, R., 09/08/2017. Aphids on the world's plants. p. <http://www.aphidsonworldsplants.info/>.

Bockstaller, C., Beauchet, S., Manneville, V., Amiaud, B., Botreau, R., 2017. A tool to design fuzzy decision trees for sustainability assessment. *Environ. Model. Software* 97, 130-144.

Bockstaller, C., Guichard, L., Makowski, D., Aveline, A., Girardin, P., Plantureux, S., 2008. Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 28, 139-149.

Bockstaller, C., Lasserre-Joulin, F., Slezack-Deschaumes, S., Piutti, S., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., 2011. Assessing biodiversity in arable farmland by means of indicators: an overview. *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 18, 137-144.

Boller, E.F., 1984. Eine einfache Ausschwemm-Methode zur schnellen Erfassung von Raubmilben, Thrips und anderen Kleinarthropoden im Weinbau. *Schweiz Zeitschrift für Obst-Weinbau* 120, 249-255.

Botta-Dukat, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity on multiple traits. *J. Veg. Sci.* 16, 533-540.

Bottrell, D.G., Barbosa, P., Gould, F., 1998. Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: a realistic strategy? *Annu. Rev. Entomol.* 43, 347-367.

Bouchet, D.C., Cheptou, P.O., Munoz, F., 2017. Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes. *Appl. Veg. Sci.* 20, 376-387.

Bouda, H., Tapondjou, L.a., Fontem, D.a., Gumedzoe, M.Y.D., 2001. Effect of essential oils from leaves of *Ageratum conyzoides*, *Lantana camara* and *Chromolaena odorata* on the mortality of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera, Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.* 37, 103-109.

Bugg, R.L., Waddington, C., 1994. Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: A review. *Agric., Ecosyst. Environ.* 50, 11-28.

Burgio, G., Marchesini, E., Reggiani, N., Montepaone, G., Schiatti, P., Sommaggio, D., 2016. Habitat management of organic vineyard in Northern Italy: the role of cover plants management on arthropod functional biodiversity. *Bull. Entomol. Res.* 106, 759-768.

Capitanio, R., Carcaillet, C., 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *For. Ecol. Manage.* 255, 431-439.

Castro, H., Freitas, H., 2009. Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *J. Arid Environ.* 73, 506-511.

Castro, H., Lehsten, V., Lavorel, S., Freitas, H., 2010. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agric., Ecosyst. Environ.* 137, 183-191.

Cetintas, R., McAuslane, H., 2009. Effectiveness of Parasitoids of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on Cotton Cultivars Differing in Leaf Morphology. *Fla. Entomol.* 92, 538-547.

Chant, D.A., McMurtry, J.A., 2007. Illustrated keys and diagnoses for the genera and subgenera of the Phytoseiidae of the world (Acari: Mesostigmata). Indira Publishing House, West Bloomfield.

Childers, C.C., Denmark, H.A., 2011. Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) within citrus orchards in Florida: species distribution, relative and seasonal abundance within trees, associated vines and ground cover plants. *Exp. Appl. Acarol.* 54, 331-371.

Choate, B.A., Lundgren, J.G., 2013. Why eat extrafloral nectar? Understanding food selection by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *BioControl* 58, 359-367.

Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., Díaz, S., Ana, M., Diego, E., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.* 18, 911-920.

Colloff, M.J., Lindsay, E.A., Cook, D.C., 2013. Natural pest control in citrus as an ecosystem service: Integrating ecology, economics and management at the farm scale. *Biol. Control* 67, 170-177.

Cornelissen, A.M.G., van den Berg, J., Koops, W.J., Grossman, M., Udo, H.M.J., 2001. Assessment of the contribution of sustainability indicators to sustainable development: a novel approach using fuzzy set theory. *Agric., Ecosyst. Environ.* 86, 173-185.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335-380.

Cortesero, A.M., Stapel, J.O., Lewis, W.J., 2000. Understanding and Manipulating Plant Attributes to Enhance Biological Control. *Biol. Control* 17, 35-49.

Cotes, B., Campos, M., Pascual, F., Ruano, F., 2010. The ladybeetle community (Coleoptera: Coccinellidae) in southern olive agroecosystems of Spain. *Environ. Entomol.* 39, 79-87.

Croft, B.A., Luh, H.K., 2004. Phytoseiid Mites on Unsprayed Apple Trees in Oregon, and Other Western States (USA): Distributions, Life-Style Types and Relevance to Commercial Orchards. *Experimental & Applied Acarology* 33, 281-326.

Cruz, P., De Quadros, F.L.F., Theau, J.P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., Carvalho, P.C.F., 2010. Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecol. Manage.* 63, 350-358.

DAAF, 2017. Importations 2008-2016.

Day, R.L., Hickman, J.M., Sprague, R.I., Wratten, S.D., 2015. Predatory hoverflies increase oviposition in response to colour stimuli offering no reward: Implications for biological control. *Basic Appl. Ecol.* 16, 544-552.

de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.a., Harrison, P.a., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873-2893.

de Bello, F., Lepš, J.A.N., SebastiÀ, M.T., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *J. Appl. Ecol.* 42, 824-833.

De Cauwer, B., Reheul, D., D'Hooghe, K., Nijs, I., Milbau, A., D'hooghe, K., 2005. Evolution of the vegetation of mown field margins over their first 3 years. *Agric., Ecosyst. Environ.* 109, 87-96.

de Moraes, G.J., de Alencar, J.A., de Lima, J.L.S., Yaninek, J.S., Delalibera Jr, I., 1993. Alternative plant habitats for common phytoseiid predators of the cassava green mite (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) in northeast Brazil.

de Villiers, M., Pringle, K.L., 2011. The presence of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and its predators on plants in the ground cover in commercially treated vineyards. *Exp. Appl. Acarol.* 53, 121-137.

Desouhant, E., Driessen, G., Amat, I., Bernstein, C., 2005. Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Anim. Behav.* 70, 145-152.

Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646-655.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, 1300-1305.

Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15, 295-304.

Diepenbrock, L.M., Finke, D.L., 2013. Refuge for native lady beetles (Coccinellidae) in perennial grassland habitats. *Insect Conservation and Diversity* 6, 671-679.

Dong, Z., Ouyang, F., Lu, F., Ge, F., 2015. Shelterbelts in agricultural landscapes enhance ladybeetle abundance in spillover from cropland to adjacent habitats. *BioControl* 60, 351-361.

Dong, Z.K., Gao, F.J., Zhang, R.Z., 2012. Use of ryegrass strips to enhance biological control of aphids by ladybirds in wheat fields. *Insect Sci.* 19, 529-534.

Duso, c., Torresan, L., Vettorazzo, E., 1993. La vegetazione spontanea come riserva di auseliari: considerazioni sulla diffusione degli Acari Fitoseiidi (Acari: Phytoseiidae) in un vigneto e sulle piante spontanee contigue. *Boll. Zool. Agric. Bachic.* 25, 183-203.

Eber, S., 2001. Multitrophic interactions: The population dynamics of spatially structured plant-herbivore-parasitoid systems. *Basic Appl. Ecol.* 2, 27-33.

Étienne, J., Quilici, S., Marival, D., Franck, A., 2001. Biological control of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) in Guadeloupe by imported *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae). *Fruits* 56, 307-315.

Fan, Y., Petitt, F.L., 1994. Biological control of broad mite, *Polyphagotarsonemus latus* (Banks), by *Neoseiulus barkeri* Hughes on pepper. pp. 390-395.

Ferragut, F., Peña-Estévez, M.A., 2003. Phytoseiid mites of the Canary Islands (Acari: Phytoseiidae): 1. Gran Canaria Island. *Int. J. Acarol.* 29, 149-170.

Ferraro, D.O., 2009. Fuzzy knowledge-based model for soil condition assessment in Argentinean cropping systems. *Environ. Model. Software* 24, 359-370.

Ferreira, J.A.M., Cunha, D.F.S., 2011. Leaf domatia reduce intraguild predation among predatory mites. *Journal of The Peripheral Nervous System - J PERIPHER NERV SYST* 36, 435-441.

Ferreira, J.A.M., Eshuis, B., Janssen, A., Sabelis, M.W., 2008. Domatia reduce larval cannibalism in predatory mites. *Ecol. Entomol.* 33, 374-379.

Fragoulis, G., Trevisan, M., Di Guardo, A., Sorce, A., van der Meer, M., Weibel, F., Capri, E., 2009. Development of a Management Tool to Indicate the Environmental Impact of Organic Viticulture All rights reserved. No part of this periodical may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording, or any information storage and retrieval system, without permission in writing from the publisher. *Journal of Environmental Quality* 38, 826-835.

Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agric., Ecosyst. Environ.* 158, 147-155.

Funayama, K., 2016. Influence of mowing on dynamics of native phytoseiid mites and *Tetranychus urticae* in apple orchards in northern Japan. *Exp. Appl. Acarol.* 70, 57-67.

Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 103-119.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.L., 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152, 69-83.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.P., Thébault, A., Vile, D., Zarovali, M.P., 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Ann. Bot.* 99, 967-985.

Garnier, E., Navas, M.L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. pp. 365-399.

Garnier, E., Navas, M.L., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15, 688-695.

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

Gerson, U., 1992. Biology and control of the broad mite, *Polyphagotarsonemus latus* (Banks)(Acari: Tarsonemidae). *Exp. Appl. Acarol.* 13, 163-178.

Giger, A., Srinivasan, M., 1997. Honeybee vision: analysis of orientation and colour in the lateral, dorsal and ventral fields of view. *J. Exp. Biol.* 200, 1271-1280.

Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.

Gómez-Marco, F., Tena, A., Jaques, J.A., García, A.U., 2016a. Early arrival of predators controls *Aphis spiraecola* colonies in citrus clementines. *J. Pest Sci.* 89, 69-79.

Gómez-Marco, F., Urbaneja, A., Tena, A., 2016b. A sown grass cover enriched with wild forb plants improves the biological control of aphids in citrus. *Basic Appl. Ecol.* 17, 210-219.

Gotoh, T., Yamaguchi, K., Mori, K., 2004. Effect of temperature on life history of the predatory mite *Amblyseius* (*Neoseiulus*) *californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental & Applied Acarology* 32, 15-30.

Goulson, D., 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2, 185-209.

Grafton-Cardwell, E.E., Gu, P., 2003. Conserving vedalia beetle, *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), in citrus: a continuing challenge as new insecticides gain registration. *J. Econ. Entomol.* 96, 1388-1398.

Grevstad, F.S., Klepetka, B.W., 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia* 92, 399-404.

Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250.

Grime, J.P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111, 1169-1194.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902-910.

Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17, 255-260.

Grostal, P., O'Dowd, D.J., 1994. Plants, mites and mutualism: leaf domatia and the abundance and reproduction of mites on *Viburnum tinus* (Caprifoliaceae). *Oecologia* 97, 308-315.

Gurr, G.M., van Emden, H.F., Wratten, S.D., 1998. *Conservation Biological Control*. Elsevier.

Gurr, G.M., Wratten, S.D., Luna, J.M., 2003. Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic Appl. Ecol.* 4, 107-116.

Haneef, S., Sadanandan, M.A., 2013. Survey of Predatory Mites (Acari: Phytoseiidae) Associated With Economically Important Plants of North Kerala. *Biological Forum - An International Journal* 5, 119-122.

Hanson, B.D., Roncoroni, J., Hembree, K.J., Molinar, R., Elmore, C.L., 2017. Weed Control in Orchards and Vineyards. In: Thomas B, M.B.M.D. (Ed.), *Encyclopedia of applied plant sciences*. Academic Press (Elsevier Ltd), Waltham, USA, pp. 479-484.

Hatt, S., Lopes, T., Boeraeve, F., Chen, J., Francis, F., 2017a. Pest regulation and support of natural enemies in agriculture: Experimental evidence of within field wildflower strips. *Ecol. Eng.* 98, 240-245.

Hatt, S., Uyttenbroeck, R., Lopes, T., Mouchon, P., Chen, J., Piqueray, J., Monty, A., Francis, F., 2017b. Do flower mixtures with high functional diversity enhance aphid predators in wildflower strips? *Eur. J. Entomol.* 114, 66-76.

Hernández Plaza, E., Navarrete, L., González-Andújar, J.L., 2015. Intensity of soil disturbance shapes response trait diversity of weed communities: The long-term effects of different tillage systems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 207, 101-108.

Hislop, R.G., Prokopy, R.J., 1981. Integrated management of phytophagous mites in Massachusetts (U.S.A.) apple orchards. 2. Influence of pesticides on the predator *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) under laboratory and field conditions. *Protection Ecology* 3, 157-172.

Hodge, M.A., 1999. The Implications of Intraguild Predation for the Role of Spiders in Biological Control. *J. Arachnol.* 27, 351-362.

Horton, D.R., Broers, D.A., Lewis, R.R., Granatstein, D., Zack, R.S., Unruh, T.R., Moldenke, A.R., Brown, J.J., 2003. Effects of mowing frequency on densities of natural enemies in three Pacific Northwest pear orchards. *Entomol. Exp. Appl.* 106, 135-145.

- Horton, D.R., Jones, V.P., Unruh, T.R., 2009. Use of a new immunomarking method to assess movement by generalist predators between a cover crop and a tree canopy in a pear orchard. *Am. Entomol.* 55, 49-56.
- Inbar, M., Gerling, D., 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.* 53, 431-448.
- Iperti, G., 1999. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agric., Ecosyst. Environ.* 74, 323-342.
- Ives, A.r., Klug, J.I., Gross, K., 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecol. Lett.* 3, 399-411.
- Jung, C., Croft, B.A., 2001. Ambulatory and Aerial Dispersal Among Specialist and Generalist Predatory Mites (Acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.* 30, 1112-1118.
- Jürgens, N., Strohbach, B., Schmiedel, U., Rügheimer, S., Erb, E., Wesuls, D., Schrenk, J., Dreber, N., Schmidt, M., Mayer, C., Zizka, A., Horn, P., Mills, A., Etzold, S., Schulz, A., Beaumont, J., Oncken, I., Revermann, R., Niesler, I., Kwembeya, E., Deckert, J., Kuhlmann, M., Reddig, C., Miehlich, G., Christiaan, R., Finckh, M., Kruger, S., Coetzee, M., Fortuin, A., Ihlenfeldt, H., Le Roux, A., Erb, P., Groengroeft, A., Helme, N., 2017. Photo Guide to Plants of Southern African plants. www.southernafricanplants.net, BioCentre Klein Flottbek, Hamburg, Germany, p. (accessed 01 12 2017).
- Karban, R., English-Loeb, G., Walker, M.A., Thaler, J., 1995. Abundance of phytoseiid mites on Vitis species: effects of leaf hairs, domatia, prey abundance and plant phylogeny. *Experimental & Applied Acarology* 19, 189-197.
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., Metay, A., 2016. A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters* 163, 373-388.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E., 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *J. Veg. Sci.* 25, 235-247.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157-164.
- Kennedy, G.G., 2003. TOMATO, PESTS, PARASITOIDS, AND PREDATORS: Tritrophic Interactions Involving the Genus *Lycopersicon*. *Annu. Rev. Entomol.* 48, 51-72.
- Kew, R.B.G., 2014. Seed Information Database (SID). <http://data.kew.org/sid>, pp. (accessed 01-12-2017).
- Khan, B.S., Afzal, M., Bashir, M.H., 2008. Effects of some morphological leaf characters of some vegetables with incidence of predatory mites of the genus *Agistemus* (Stigmaeidae : Acarina). *Pakistan Journal of Botany* 40, 1113-1119.

Koji, S., Khan, Z.R., Midega, C.A.O., 2007. Field boundaries of *Panicum maximum* as a reservoir for predators and a sink for *Chilo partellus*. *J. Appl. Entomol.* 131, 186-196.

Kong, C., Hu, F., Xu, X., Zhang, M., Liang, W., 2005. Volatile allelochemicals in the *Ageratum conyzoides* intercropped citrus orchard and their effects on mites *Amblyseius newsami* and *Panonychus citri*. *J. Chem. Ecol.* 31, 2193-2203.

Kong, C.H., 2010. Ecological pest management and control by using allelopathic weeds (*Ageratum conyzoides*, *Ambrosia trifida*, and *Lantana camara*) and their allelochemicals in China. *Weed Biol. Manage.* 10, 73-80.

Kreiter, S., Tixier, M.S., Croft, B.A., Auger, P., Barret, D., 2002. Plants and Leaf Characteristics Influencing the Predaceous Mite *Kampimodromus aberrans* (Acari: Phytoseiidae) in Habitats Surrounding Vineyards.

Krips, O.E., Kleijn, P.W., Willems, P.E.L., Gols, G.J.Z., Dicke, M., 1999. Leaf hairs influence searching efficiency and predation rate of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental & Applied Acarology* 23, 119-131.

Kuklinski, F., Borgemeister, C., 2002. Cotton pests and their natural enemies in Madagascar. *J. Appl. Entomol.* 126, 55-65.

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.

Laughlin, D.C., 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecol. Lett.* 17, 771-784.

Lavelle, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? , *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 149-164.

Lavelle, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545-556.

Lavelle, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! , pp. 134-147.

Lavelle, 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.* 12, 474-478.

Le Bourgeois, T., 1993. Weeds in cotton rotation in Northern Cameroon (Africa). Habitat amplitude and infestation rate; phenological. *Evolution et Ecologie*. Université Montpellier 2

Le Bourgeois, T., 1999. *AdvenRun : principales mauvaises herbes de La Réunion : description - herbicides*. CIRAD.

Le Bourgeois, T., Bonnet, P., Edelin, C., Grard, P., Prosperi, M.J., Theveny, F., Barthélémy, D., 2008. IDAO A Multimedia Approach to Computer Aided Identification. <http://idao.cirad.fr/>, p. (accessed 01.12.2017).

Li, Y., Shipley, B., 2017. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLoS One* 12, e0175404.

Limburg, D.D., Rosenheim, J.A., 2001. Extrafloral Nectar Consumption and Its Influence on Survival and Development of an Omnivorous Predator, Larval *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environ. Entomol.* 30, 595-604.

Lindahl, A.M.L., Bockstaller, C., 2012. An indicator of pesticide leaching risk to groundwater. *Ecol. Indicators* 23, 95-108.

Lommen, S.T.E., Holness, T.C., van Kuik, A.J., de Jong, P.W., Brakefield, P.M., 2013. Releases of a natural flightless strain of the ladybird beetle *Adalia bipunctata* reduce aphid-born honeydew beneath urban lime trees. *BioControl* 58, 195-204.

Long, R.F., Corbett, A., Lamb, C., Reberg-Horton, C., Chandler, J., Stimmann, M., 1998. Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *Calif. Agric.* 52, 23-26.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. pp. 433-438.

Luh, H.K., A. Croft, B., 2001. Quantitative classification of life-style types in predaceous phytoseiid mites. *Exp. Appl. Acarol.* 25, 403-424.

Lundgren, J.G., 2009. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biol. Control* 51, 294-305.

Magro, A., Hill, M.C., Gomez, M.C., Hemptinne, J.L., 2017. Is assessment of oviposition sites using conspecific larval cues a general mechanism in aphidophagous ladybirds (Coccinellidae)? *J. Appl. Entomol.* 141, 235-240.

Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Mailloux, J., Le Bellec, F., Kreiter, S., Tixier, M.-S., Dubois, P., 2010. Influence of ground cover management on diversity and density of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in Guadeloupean citrus orchards. *Experimental & Applied Acarology* 52, 275-290.

Mao, R., Zheng, J., Zhang, R., 2011. Side effects of copper fungicides on *Amblyseius cucumeris* by laboratory bioassays. *Bull. Insectol.* 64, 69-72.

Mas, M.T., Poggio, S.L., Verdú, a.M.C., 2007. Weed community structure of mandarin orchards under conventional and integrated management in northern Spain. *Agric., Ecosyst. Environ.* 119, 305-310.

Mason, W.H.N., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B., 2003. An index of functional diversity. *J. Veg. Sci.* 14, 571-578.

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10, 621-630.

McMurtry, J.A., 1992. Dynamics and potential impact of 'generalist' phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental & Applied Acarology* 14, 371-382.

McMurtry, J.A., De Moraes, G.J., Sourassou, N.F., 2013. Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic and Applied Acarology* 18, 297-320.

Medeiros, M., Ribeiro, P., Sujii, E., Morais, H., Castelo Branco, M., Salgado-Laboriau, M., 2010. Identification of plant families associated with the predators *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) and *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville (Coleoptera: Coccinellidae) using pollen grain as a natural marker. *Braz. J. Biol.* 70.

Meiss, H., Munier-Jolain, N., Henriot, F., Caneill, J., 2008. Effects of biomass, age and functional traits on regrowth of arable weeds after cutting. *Journal of Plant Diseases and Protection - Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Special Is*, 493-499.

Météo-France, 11/09/2017. Normales de la station météo de Ligne-Paradis. <http://www.meteofrance.re/climat/reunion/ligne-paradis/97416465/normales>.

Michaud, J.P., Grant, a.K., 2003. IPM-compatibility of foliar insecticides for citrus: indices derived from toxicity to beneficial insects from four orders. *Journal of insect science (Online)* 3, 18-18.

Miñarro, M., 2012. Weed communities in apple orchards under organic and conventional fertilization and tree-row management. *Crop Protect.* 39, 89-96.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96, 884-893.

Moog, D., Kahmen, S., Poschlod, P., 2005. Application of CSR- and LHS-strategies for the distinction of differently managed grasslands. *Basic Appl. Ecol.* 6, 133-143.

Moonen, A.-C., Bàrberi, P., 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agric., Ecosyst. Environ.* 127, 7-21.

Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G., Garnier, E., 2010. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biol.* 12, 183-196.

Navas, M.L., Violle, C., 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10, 131-137.

Niblett, C.L., Genc, H., Cevik, B., Halbert, S., Brown, L., Nolasco, G., Bonacalza, B., Manjunath, K.L., Febres, V.J., Pappu, H.R., Lee, R.F., 2000. Progress on strain differentiation of Citrus tristeza virus and its application to the epidemiology of citrus tristeza disease. *Virus Res.* 71, 97-106.

Niu, J.-Z., Hull-Sanders, H., Zhang, Y.-X., Lin, J.-Z., Dou, W., Wang, J.-J., 2014. Biological control of arthropod pests in citrus orchards in China. *Biol. Control* 68, 15-22.

Norris, R.E., 2005. Ecological bases of interactions between weeds and organisms in other pest categories. *Weed Sci.* 53, 909-913.

Norris, R.F., Kogan, M., 2000. Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. pp. 94-158.

Norton, A.P., English-Loeb, G., Belden, E., 2001. Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* 126, 535-542.

O'Dowd D, J., 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 37, 191-236.

Obrycki, J.J., Harwood, J.D., Kring, T.J., O'Neil, R.J., 2009. Aphidophagy by Coccinellidae: Application of biological control in agroecosystems. *Biol. Control* 51, 244-254.

Ollivier, M., 2015. Caractérisation des communautés adventices des vergers d'agrumes de la Réunion et détermination d'espèces favorables à la mise en place de la lutte biologique par conservation. CIRAD-Agrocampus Ouest.

Pakeman, R.J., Queded, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* 10, 91-96.

Patt, J.M., Hamilton, G.C., Lashomb, J.H., 1997. Foraging success of parasitoid wasps on flowers: Interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 83, 21-30.

Peco, B., de Pablos, I., Traba, J., Levassor, C., 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic Appl. Ecol.* 6, 175-183.

Pekas, A., Wackers, F.L., 2017. Multiple resource supplements synergistically enhance predatory mite populations. *Oecologia* 184, 479-484.

Pelletier, N., 2016. Impacts de différents modes de gestion de l'enherbement des vergers d'agrumes à la Réunion sur les populations d'arthropodes auxiliaires. ECOLE NATIONALE SUPERIEURE des SCIENCES AGRONOMIQUES de BORDEAUX AQUITAINE, Bordeaux, p. 42.

Pemberton, R.W., Turner, C.E., 1989. Occurrence of Predatory and Fungivorous Mites in Leaf Domatia. *Am. J. Bot.* 76, 105-112.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quetier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167-234.

Pervanchon, F., 2004. Modélisation de l'effet des pratiques agricoles sur la diversité végétale et la valeur agronomique des prairies permanentes en vue de l'élaboration d'indicateurs agri-environnementaux. p. 1 vol. (379 p.).

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5, 402-411.

Phillis, Y.A., Andriantiatsaholiniaina, L.A., 2001. Sustainability: an ill-defined concept and its assessment using fuzzy logic. *Ecol. Econ.* 37, 435-456.

Pierce, S., Bottinelli, A., Bassani, I., Ceriani, R.M., Cerabolini, B.E.L., 2014. How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecol.* 215, 1351-1359.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., Thompson, K., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.* 27, 1002-1010.

Pina, T., Argolo, P.S., Urbaneja, A., Jacas, J.A., 2012. Effect of pollen quality on the efficacy of two different life-style predatory mites against *Tetranychus urticae* in citrus. *Biol. Control* 61, 176-183.

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.

Poorter, H., Niinemets, U., Walter, a., Fiorani, F., Schurr, U., 2010. A method to construct dose-response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a meta-analysis of phenotypic data. *J. Exp. Bot.* 61, 2043-2055.

Pozzebon, A., Duso, C., Pavanetto, E., 2002. Side effects of some fungicides on phytoseiid mites (Acari, Phytoseiidae) in north-Italian vineyards. *Anzeiger für Schädlingskunde* 75, 132-136.

Prato, T., 2005. A fuzzy logic approach for evaluating ecosystem sustainability. *Ecol. Model.* 187, 361-368.

Prischmann, D.a., James, D.G., Wright, L.C., Teneyck, R.D., Snyder, W.E., 2005. Effects of chlorpyrifos and sulfur on spider mites (Acari: Tetranychidae) and their natural enemies. *Biol. Control* 33, 324-334.

Quilici, S., 1993. Les ravageurs des agrumes à La Réunion. In: Grisoni, M. (Ed.), *La culture des agrumes à l'île de La Réunion*. Ouvrage collectif CIRAD-FLHORR, Réunion.

Quilici, S., Franck, A., Vincenot, D., Montagneux, B., 1995. Un nouveau ravageur des agrumes a la Reunion. La mineuse #Phyllocnistis citrella#. *Phytoma - La defense des vegetaux*, 37-40.

Quilici, S., Langlois, A., 1993. Bioecological survey of weevils damaging fruit crops in Reunion island. *IOBC/WPRS bulletin* 16, 30-40.

Quilici, S., Vincenot, D., Franck, A., 2003. *Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion*. Editions Quae.

- Rasmy, A.H., El-Banhawy, E.M., 1974. Behaviour and bionomics of the predatory mite, *Phytoseius plumifer* [Acarina: Phytoseiidae] as affected by physical surface features of host plants. *Entomophaga* 19, 255-257.
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: A review. pp. 273-303.
- Raunkiaer, C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography (collected translated papers of C. Raunkiaer). Oxford University Press, Oxford (UK).
- Rhino, B., Verchère, A., Thibaut, C., Ratnadass, A., 2016. Field evaluation of sweet corn varieties for their potential as a trap crop for *Helicoverpa zea* under tropical conditions. *Int. J. Pest Manage.* 62, 3-10.
- Ricci, C., Ponti, L., Pires, A., 2005. Migratory flight and pre-diapause feeding of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) adults in agricultural and mountain ecosystems of Central Italy. *Eur. J. Entomol.* 102, 531-538.
- Richards, L.A., Coley, P.D., 2011. Domatia morphology and mite occupancy of *Psychotria horizontalis* (Rubiaceae) across the Isthmus of Panama. *Arthropod-Plant Interactions* 6, 129-136.
- Ricou, C., 2014. Conception d'un indicateur prédictif évaluant les effets des pratiques agricoles sur la diversité floristique et ses services en grandes cultures à l'échelle de la bordure de champ. pp. 218-218.
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indicators* 45, 320-331.
- Roda, A., Nyrop, J., English-Loeb, G., 2003. Leaf pubescence mediates the abundance of non-prey food and the density of the predatory mite *Typhlodromus pyri*. *Experimental & Applied Acarology* 29, 193-211.
- 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.
- Rothé, M., Le Bellec, F., Payet, R.-M., Kreiter, S., Bockstaller, C., 2017 submitted. The impacts of weed management on Phytoseiidae density and diversity through the modification of resident vegetation in orchards. *Acarologia*.
- Sáenz-de-Cabezón Irigaray, F.J., Zalom, F.G., Thompson, P.B., 2007. Residual toxicity of acaricides to *Galendromus occidentalis* and *Phytoseiulus persimilis* reproductive potential. *Biol. Control* 40, 153-159.
- Sahraoui, H., 2012. Influence des pratiques agro-écologiques et de la protection phytosanitaire sur les communautés d'acariens Phytoseiidae (Acari : mesostigmata) dans les vergers agrumicoles tunisiens. *Montpellier SupAgro. Montpellier SupAgro, Montpellier*, p. 187.

Sahraoui, H., Kreiter, S., Lebdi-Grissa, K., Tixier, M.S., 2016. Sustainable weed management and predatory mite (Acari: Phytoseiidae) dynamics in Tunisian citrus orchards. *Acarologia* 56, 517-532.

Sahraoui, H., Tixier, M.S., Lebdi-Grissa, K., Kreiter, S., 2014. Diversity and abundance of Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) in three crop management strategies of citrus orchards in Tunisia. *Acarologia* 54, 155-169.

Sami, M., Shiekhdavoodi, M.J., Pazhohanniya, M., Pazhohanniya, F., 2014. Environmental comprehensive assessment of agricultural systems at the farm level using fuzzy logic: A case study in cane farms in Iran. *Environ. Model. Software* 58, 95-108.

Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agric., Ecosyst. Environ.* 194, 17-28.

Sarthou, J.P., 2009. Le piège cornet unidirectionnel, nouveau piège entomologique d'interception. *L'entomologiste* 65, 107-108.

Sato, M.E., Raga, A., Ceravolo, L.C., De Souza Filho, M.F., Rossi, A.C., De Moraes, G.J., 2001. Effect of insecticides and fungicides on the interaction between members of the mite families Phytoseiidae and Stigmaeidae on citrus. *Exp. Appl. Acarol.* 25, 809-818.

Sato, M.M., de Moraes, G.J., Haddad, M.L., Wekesa, V.W., 2011. Effect of trichomes on the predation of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) by *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato, and the interference of webbing. *Exp. Appl. Acarol.* 54, 21-32.

Sattler, C., Nagel, U.J., Werner, A., Zander, P., 2010. Integrated assessment of agricultural production practices to enhance sustainable development in agricultural landscapes. *Ecol. Indicators* 10, 49-61.

Sauvion, N., Calatayud, P.-A., Thiéry, D., Marion-Poll, F., 2013. *Interactions insectes-plantes*. Editions Quae.

Schaffer, B., Peña, J.E., Colls, A.M., Hunsberger, A., 1997. Citrus leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) in lime: Assessment of leaf damage and effects on photosynthesis. *Crop Protect.* 16, 337-343.

Schmidt, R.a., 2014. Leaf structures affect predatory mites (Acari: Phytoseiidae) and biological control: a review. *Experimental & applied acarology* 62, 1-17.

Seko, T., Yamashita, K.-i., Miura, K., 2008. Residence period of a flightless strain of the ladybird beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in open fields. *Biol. Control* 47, 194-198.

Shah, M.A., 1982. THE INFLUENCE OF PLANT SURFACES ON THE SEARCHING BEHAVIOUR OF COCCINELLID LARVAE. *Entomol. Exp. Appl.* 31, 377-380.

Sheikh, A.H., Thomas, M., Bhandari, R., Meshram, H., 2016. Malaise trap and insect sampling: Mini Review. *Bio Bulletin* 2, 35-40.

Silva, E.B., Franco, J.C., Vasconcelos, T., Branco, M., 2010. Effect of ground cover vegetation on the abundance and diversity of beneficial arthropods in citrus orchards. *Bull. Entomol. Res.* 100, 489-499.

Simoes, M.P., Belo, A.F., Pinto-Cruz, C., Pinheiro, A.C., 2014. Natural vegetation management to conserve biodiversity and soil water in olive orchards. *Span. J. Agric. Res.* 12, 633-633.

Simon, S., Bouvier, J.-C., Debras, J.-F., Sauphanor, B., 2010. Biodiversity and pest management in orchard systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 139-152.

Simon, S., Defrance, H., Sauphanor, B., 2007. Effect of codling moth management on orchard arthropods. *Agric., Ecosyst. Environ.* 122, 340-348.

Simon, S., Sauphanor, B., DeFrance, H., Lauri, P.-É., 2009. Manipulations des habitats du verger biologique et de son environnement pour le contrôle des bio-agresseurs. Des éléments pour la modulation des relations arbre-ravageurs-auxiliaires. *innovations Agronomiques* 4, 125-134.

Singh, A., Zhang, X.-Q., Xu, D.-P., Li, A.-N., Zhang, Y.-J., Wang, F., Zhen, J., Li, S., Li, H.-B., Hussain, H.T., 2014. Observations on the vascular wall flora of Varanasi city, India. *Int. J. Mod. Biol. Res.* 5, 40-55.

Singh, K., Shukla, A.N., Singh, J., 2010. State-level inventory of invasive alien plants, their source regions and use potential. *Curr. Sci.* 99, 107-114.

Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Dobai, S.A., Sivinski, R., 2011. Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biol. Control* 58, 208-214.

Smith, D., Papacek, D.F., 1991. Studies of the predatory mite *Amblyseius victoriensis* (Acarina: Phytoseiidae) in citrus orchards in south-east Queensland: control of *Tegolophus australis* and *Phyllocoptruta oleivora* (Acarina: Eriophyidae), effect of pesticides, alternative host plants and augmentative release. *Experimental & Applied Acarology* 12, 195-217.

Sorribas, J., González, S., Domínguez-Gento, A., Vercher, R., 2016. Abundance, movements and biodiversity of flying predatory insects in crop and non-crop agroecosystems. *Agron. Sustain. Dev.* 36, 34.

Streit, B., Rieger, S.B., Stamp, P., Richner, W., 2002. The effect of tillage intensity and time of herbicide application on weed communities and populations in maize in central Europe. *Agric., Ecosyst. Environ.* 92, 211-224.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biol.* 14, 1125-1140.

Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can Generalist Predators Be Effective Biocontrol Agents? *1. Annu. Rev. Entomol.* 47, 561-594.

Szabó, A., Péntzes, B., Sipos, P., Hegyi, T., Hajdú, Z., Markó, V., 2013. Pest management systems affect composition but not abundance of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in apple orchards. *Experimental & applied acarology*, 525-537.

Team, R.D.C., 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. pp. 409-409.

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., Tscharrntke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.

Tian, D., Tooker, J., Peiffer, M., Chung, S.H., Felton, G.W., 2012. Role of trichomes in defense against herbivores: comparison of herbivore response to woolly and hairless trichome mutants in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Planta* 236, 1053-1066.

Tilman, D., 2001. *Functional diversity*. San Diego: Academic Press.

Tilney, P.M., van Wyk, A.E., van der Merwe, C.F., 2012. Structural Evidence in *Plectroniella armata* (Rubiaceae) for Possible Material Exchange between *Domatia* and Mites. *Plos One* 7, e39984-e39984.

Tixier, M.-S., Kreiter, S., Auger, P., Weber, M., 1998. Colonization of Languedoc vineyards by phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae): influence of wind and crop environment. *Experimental & Applied Acarology* 22, 523-542.

Tixier, M.S., Kreiter, S., Auger, P., 2000. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 191-211.

Tixier, M.S., Kreiter, S., Cheval, B., Guichou, S., Auger, P., Bonafos, R., 2006. Immigration of phytoseiid mites from surrounding uncultivated areas into a newly planted vineyard. *Exp. Appl. Acarol.* 39, 227-242.

Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015. A functional characterisation of a wide range of cover crop species: growth and nitrogen acquisition rates, leaf traits and ecological strategies. *PloS one* 10, e0122156-e0122156.

van der Werf, H.M.G., Zimmer, C., 1998. An indicator of pesticide environmental impact based on a fuzzy expert system. *Chemosphere* 36, 2225-2249.

van Rijn, P.C., Tanigoshi, L.K., 1999. The Contribution of Extrafloral Nectar to Survival and Reproduction of the Predatory Mite *Iphiseius Degenerans* on *Ricinus Communis*. *Experimental & Applied Acarology* 23, 281-296.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

Vohland, K., 1995. The influence of plant structure on searching behavior of ladybird, *Scymnus nigrinus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 93, 151-160.

Wackers, F.L., 2005. Suitability of (extra-) floral nectar , pollen , and honeydew as insect food sources.

Walter, D.E., 1996. Living on leaves: Mites, tomenta, and leaf domatia. *Annu. Rev. Entomol.* 41, 101-114.

Weber, D.C., Lundgren, J.G., 2009. Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biol. Control* 51, 199-214.

Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10, 609-620.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213-227.

Westoby, M., 1999. Generalization in Functional Plant Ecology: The species sampling problem, plant ecology strategy schemes, and phylogeny. pp. 847-872.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.a., Wright, I.J., 2002. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 125-159.

Wilby, A., Thomas, M.B., 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecol. Lett.* 5, 353-360.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and dry leaf matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143, 155-162.

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 in Ecology and Evolution* 30, 531-539.

Wratten, S.D., 1976. Searching by *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia×vulgaris* Hayne). *Ecol. Entomol.* 1, 139-142.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

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

Yang, Y., Huang, M., C. Beattie, G.A., Xia, Y., Ouyang, G., Xiong, J., 2006. Distribution, biology, ecology and control of the psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama, a major pest of citrus: A status report for China. *Int. J. Pest Manage.* 52, 343-352.

Zanin, G., Otto, S., Riello, L., Borin, M., 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 66, 177-188.

Zannou, I.D., Oliveira, A.R., Moraes, G.J.d., Yaninek, J.S., Ueckermann, E.A., Hanna, R., 2007. Phytoseiid mites of the subtribe Amblyseiina (Acari: Phytoseiidae: Amblyseiini) from sub-Saharan Africa. *Zootaxa* 1550, 1-47.

Impacts of weed management on the floristic composition and abundance of the cover in citrus orchards: a step to conservation biological control

M. Rothé¹, Rose-My Payet¹, F. Le Bellec¹ and C. Bockstaller²

¹ CIRAD, UPR Hortsys, Station de Bassin-Plat, 97410, Saint-Pierre, Réunion, France
² INRA, UMR 1121 Nancy-Université - INRA, IFR, 110, BP 20507, 68021 Colmar, France



Marie Rothé

Objective

We aim to understand vegetal communities behaviour after weed management, thus helping to develop ground covers favourable to natural pest control. We hypothesized that pluriannual ground cover management methods could influence the floristic abundance and composition of the cover.

Material and methods

- Aerial plant parts samplings were taken every three months from march 2014 to march 2016 for different pluriannual weed management: Hammermill (HM), Cover-crop (CC), Mowing (M), Herbicide (H).
- Vegetal species are sorted and their dry weight measured after 48h at 80°C.
- Statistical analyses were computed with R software using Kruskal-Wallis test to compare biomasses and principal component analysis to evaluate the meaningful variables among response traits.



Fig 1. Photo and plan of the experimental set-up with 6 repetitions of each weed management modality : Cover-crop (CC), Hammermill (HM), Mowing (M) and Herbicide (H).

Results

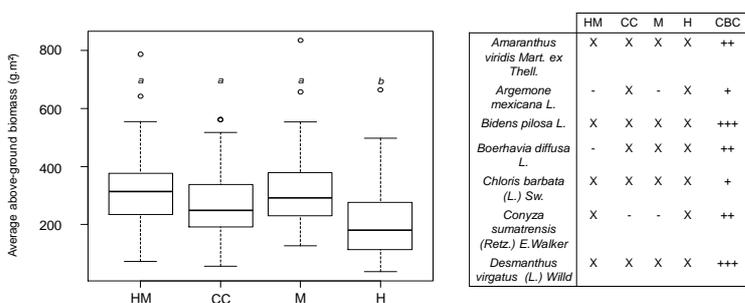


Fig2: On the left, average above-ground biomass of the vegetal cover on 8 samples for two years given the management modality hammer mill (HM), Cover-crop (CC), mowing (M) or herbicide (H). Differences between ground cover management followed by different letters are significant at the 0.05 level. On the right, example of presence (X) and absence (-) of vegetal species in the ground cover of the citrus orchard after the two-year period of distinct ground management and the estimated potential in conservation biological control (CBC).

The average biomass from herbicide modality is significantly lower compared to the other weed management methods.

The floristic composition of the vegetal communities differs between weed management modalities.

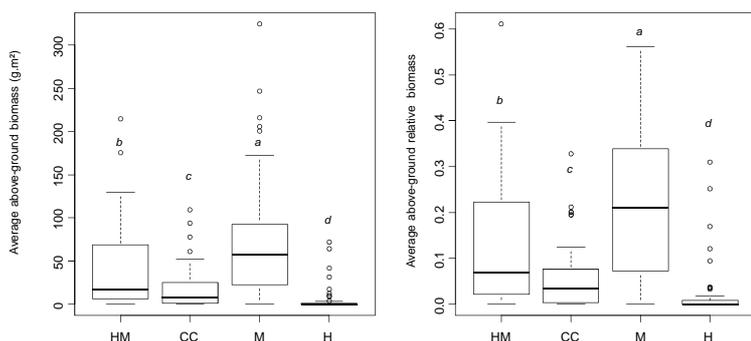


Fig3: Average biomass for the different modalities (on the left) and average relative biomass (on the right) for *Desmanthus virgatus*. Differences between ground cover management followed by different letters are significant at the 0.05 level

Depending on the modality, species biomasses and relative biomasses were different: for example, *Desmanthus virgatus* (estimated high potential for conservation biological control) is more present for M and HM modalities compared to CC and H.

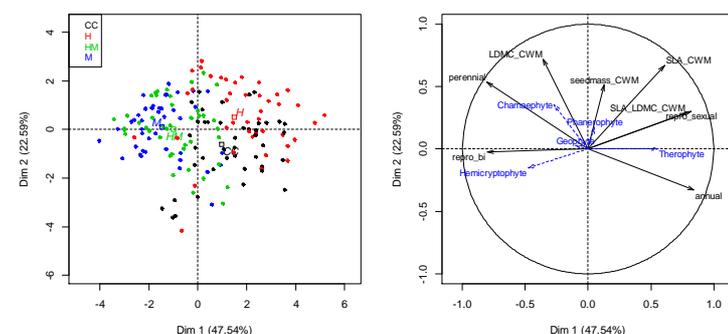


Fig4: Plot of the two first axes of a principal component analysis on the proportion of response trait attributes in the average relative above-ground biomass of the vegetal cover on 8 samples for two years. The meaningful variables are the community weighted mean (CWM) values of SLA (specific leaf area) and LDMC (leaf dry matter content), type of reproduction (vegetative and sexual: repro_bi and sexual: repro_sexual) and longevity of plants (annual, perennial). Individuals are elementary plots at each sampling time. Management modality hammer mill (HM), Cover-crop (CC), mowing (M) or herbicide (H) and Raunkiaer life forms (Chamaephyte, Therophyte, Geophyte, Phanerophyte and Hemicryptophyte) are set as supplementary variables.

Long-term use of H or CC tends to favor annual species with a high SLA (specific leaf area):LDMC (leaf dry matter content) ratio that is representative of acquisition strategy linked to high disturbance level whereas M and HM, less destructive methods, lead to more perennial community with a low SLA:LDMC ratio that reflect a more conservative strategy^{3,4}.

Conclusion

Weed management influences the floristic composition and abundance of vegetal communities over time.

Functional response traits of the vegetal species determined by an initial floristic survey can help predicting their survival and spread in a cover after long-term weed management methods.

References

- Cingolani, A.M., et al., *Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits?* Journal of Vegetation Science, 2007, 18(6): p. 911-920.
- Raunkiaer, C., *The life forms of plants and statistical plant geography (collected translated papers of C. Raunkiaer)*. 1934, Oxford (UK): Oxford University Press. 632.
- Wilson, P.J., K. Thompson, and J.G. Hodgson, *Specific leaf area and dry leaf matter content as alternative predictors of plant strategies*. New Phytologist, 1999, 143(1): p. 155-162.
- Zanin, G., et al., *Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems*. Agriculture, Ecosystems and Environment, 1997, 66(3): p. 177-188.

Acknowledgements:

This project (Agrum'Aide, 2014-2018 'APR Biodiversité-Ecophyto') was partly supported by the national Ecophyto program with the financial support of the National Office for Water and Water Environment (ONEMA) funds collected from taxes for agricultural diffuse pollution.



IMPACT OF WEEDS MANAGEMENT ON THE FLORISTIC COMPOSITION AND ABUNDANCE OF THE COVER IN CITRUS ORCHARDS: A STEP TO CONSERVATION BIOLOGICAL CONTROL

Marie ROTHÉ¹ – Fabrice LE BELLEC¹ – Rose-My PAYET¹ – Christian BOCKSTALLER²

¹ CIRAD UPR Hortsys, Bassin-Plat BP180 F-97455 Saint-Pierre, Email: marie.rothe@cirad.fr

² INRA UMR 1121 LAE-Colmar Agronomie et Environnement, BP 20507, F-31326 Colmar, France

Introduction

Citrus orchards in Reunion Island are intensively sprayed with pesticides and herbicides. We hypothesized that pluriannual alternative ground cover management to herbicide use could influence the floristic abundance and composition of the cover. We aim to understand vegetal community behavior after perturbations to go towards a natural pest control favourable ground cover .

Materials and Methods

Aerial plant parts samplings were taken every three months during two years for different pluriannual weed management: herbicide, mowing, hammer mill, cover crop. Vegetal species were sorted and their dried weights were measured after 48h at 80°C. Statistical analyses were computed with R software using Kruskal-Wallis test.

Results and Discussion

The averaged biomass was significantly reduced for the herbicide modality in comparison to the other modalities.

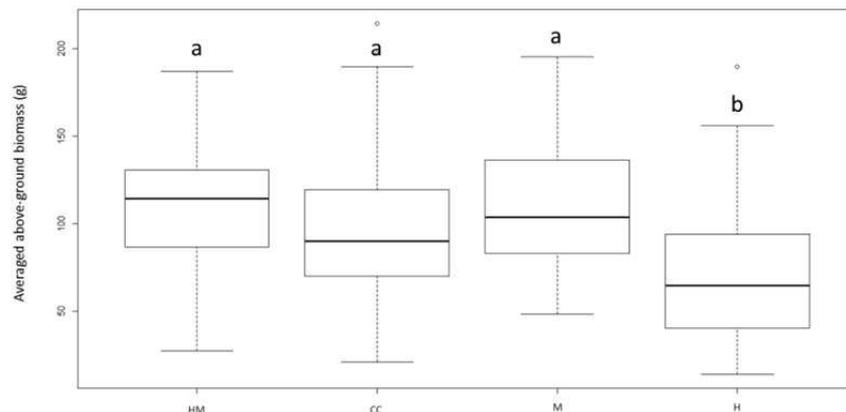


Figure 1. Averaged above-ground biomass of the vegetal cover on 8 samples for two years given the management modality hammer mill (HM), cover crop (CC), mowing (M) or herbicide (H). Differences between ground cover management followed by different letters are significant at the 0.05 level.

The floristic compositions of the vegetal community (fig.2 on the left) and species relative biomasses were different depending on the modality: example for *Desmanthus virgatus* that shows a high estimated potential for conservation biological control due to its extrafloral nectar that draws many natural enemies (fig. 2 on the right).

Species	HM	CC	M	H	CBC
<i>Amaranthus viridis</i>	X	X	X	X	++
<i>Argemone mexicana</i>	-	X	-	X	+
<i>Bidens pilosa</i>	X	X	X	X	+++
<i>Boerhavia diffusa</i>	-	X	X	X	++
<i>Chloris barbata</i>	X	X	X	X	+
<i>Conyza sumatrensis</i>	X	-	-	X	++
<i>Desmanthus virgatus</i>	X	X	X	X	+++

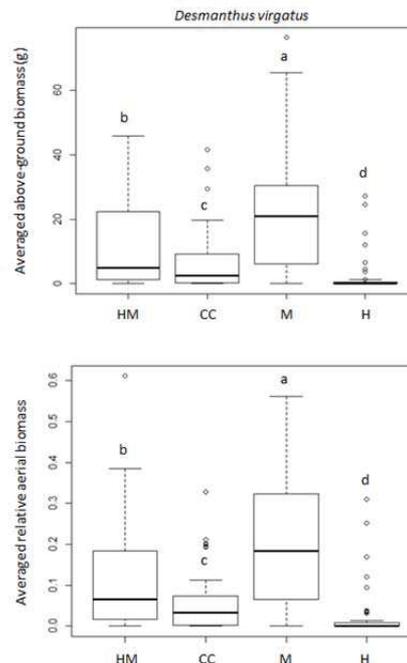


Figure 2. On the left, example of presence (X) and absence (-) of vegetal species in the ground cover of the citrus orchard after a two-year period of ground management with hammer mill (HM), cover crop (CC), mowing (M) or herbicide (H) and the estimated potential in conservation biological control (CBC). On the right, averaged biomass for the different modalities (top) and averaged relative biomass (bottom) for *Desmanthus virgatus*. Differences between ground cover management followed by different letters are significant at the 0.05 level.

Conclusions

Ground cover management in a pluriannual experiment impacts the plant community component of the ground cover in orchards. These results reveal that producers can directly act on the type of vegetation. Parallel studies are in process to assess plant functional diversity following ground cover perturbations and its impacts on natural enemies to foster conservation biological control. The perspective is to determine the most appropriate management and its frequency of implementation that lead to an establishment of habitats for natural enemies.

Acknowledgements

The authors thank Mélodie Ollivier and Léo Santurette for their contributions to the data acquisition.

This project (Agrum'Aide, 2014–2018 'APR Biodiversité-Ecophyto') was partly supported by the national Ecophyto program with the financial support of the National Office for Water and Water Environment (ONEMA) funds collected from taxes for agricultural diffuse pollution.

Articles soumis au cours de la thèse

3 articles pour 5 soumissions ont été réalisés au cours de la thèse (les 4 premières soumissions n'ont pas abouti, la dernière est toujours en cours) :

Le premier article : "Weed community responses to weed management methods in a citrus orchard: A functional study" est en lien avec le Chapitre 1.

Le second article se trouve à l'interface entre les Chapitres 1 et 2 : "The impacts of weed management on Phytoseiidae density and diversity through the modification of resident vegetation in orchards", il a été proposé à 2 journaux successivement.

Le troisième article est en lien avec le Chapitre 3 : « Impact de modalités de gestion de l'enherbement spontané en verger d'agrumes sur l'abondance et la diversité des populations de Coccinelles » puis « Impacts of weed management on Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) abundance and diversity on resident vegetation in a citrus orchard ». Ce dernier article est toujours en cours d'évaluation par les reviewers.

Weed community responses to weed management methods in a citrus orchard: A functional study

M. Rothé¹, F. Le Bellec¹ and C. Bockstaller²

¹ CIRAD, UPR Hortsys, Station de Bassin-Plat, 97410, Saint-Pierre, Réunion, France

² LAE, INRA, Université de Lorraine, 68000 Colmar, France

Abstract

Many studies have demonstrated that crop-weed-insect interactions can support natural enemies of pests and thereby enhance biological control. However, insecticides and herbicides are still commonly used in orchards, and these chemicals, in addition to harming the environment, can reduce the biological control. Orchards possess a substantial potential for supporting natural enemies in their non-crop, between-tree row plant cover. If adequately managed, this weedy ground cover can substantially increase biological control. This issue is typical of Citrus orchards of Reunion Island, where this production is an important diversification production for fruit growers. Here we compared the influence of four weed management practices (tillage, milling, mowing and herbicide-spraying) on the vegetal cover composition. We chose a functional approach to explore how weed management methods modify spontaneous vegetal communities over time and which response traits are involved. We found that total biomasses of the groundcover plant communities differed among the weed management treatments and that these differences were significant from the second year of experiment. The richness and composition of the plant communities changed during the experiment and were quantitatively and qualitatively different among treatments. We pointed out groups of functional response traits (life form, life history, type of reproduction, leaf traits) whose attributes varied with weed management treatments. A first group of trait attributes associated with mowing and hammermill included a perennial life history, vegetative reproduction, high leaf dry matter content (LDMC) community weighted mean values, and more chamaephytes and hemicryptophytes than other life forms. A second group

associated with herbicide-spraying included an annual life history, reproduction via seeds, high specific leaf area (SLA), and more therophytes than other life forms. Life form can determine the spreading of species in response to certain perturbation. Mowing resulted in a substantial and progressive increase in chamaephytes over time thanks to the bud preservation allowing regeneration and spread. Our results indicate that the changes in a plant community in response to weed management methods can be described in terms of life form, SLA, LDMC, life history, and type of reproduction. This work is a first step in optimizing the conservation of biological control in orchards with the goal of reducing insecticide application. Additional research is needed to determine how weed management alters the effect traits of the groundcover with respect to biological control.

KEYWORDS

Plant traits; SLA; LDMC; Life form; Biological control; Weed management

1. Introduction

Many studies have demonstrated that crop-weed-insect interactions can support natural enemies of pests and thereby enhance biological control (Altieri and Letourneau, 1982; Wyss, 1996; Altieri, 1999; Landis *et al.*, 2000; Sarthou *et al.*, 2014). However, insecticides and herbicides are still commonly used in orchards, and these chemicals, in addition to harming the environment, can reduce the biological control (Theiling and Croft, 1988). Orchards possess a substantial potential for supporting natural enemies in their non-crop, between-tree row plant cover. Such groundcover, which is often dominated by weeds, can represent up to one-third of the orchard area and can support substantial plant diversity. If adequately managed, this weedy ground cover can substantially increase biological control (Thies *et al.*, 2003).

Community assembly rules for groundcover or beneficial insects, and linked ecosystems services like biological control, are determined by functional traits or combinations of traits of the organisms in the community (Weiher *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2006; Garnier *et al.*, 2007; de Bello *et al.*, 2010). According to Violle *et al.* (2007), plant response traits are those whose attributes change with environmental conditions whereas the effect traits are those which reflect the effects of a plant on environmental conditions community or ecosystem properties.

According to the 'Holy Grail' theory, environmental changes will modify the composition of a plant community and therefore the abundance of particular plant traits, and that these modifications will in turn affect ecosystem functioning (Lavorel *et al.*, 2007). Many authors have studied this theory in an effort to understand the links between response and effect traits (Lavorel and Garnier, 2002; Diaz *et al.*, 2004; Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008). To date, however, effect traits implicated in biological control have not been directly linked to response traits of plants. To optimize the biological control provided by the groundcover in an orchard, we must first understand the response of plant species to the different weed management methods, and we must then evaluate how the effect traits alter the potential for biological control. Studying the effects of weed management methods on the spontaneous plant cover is crucial because it is an appropriable way for the farmers to greatly affect their orchard biodiversity. Farming practices affect plant biodiversity and response trait attributes of the community, as has been demonstrated in arable systems (Zanin *et al.*, 1997; Streit *et al.*, 2002; Fried *et al.*, 2012; Colbach *et al.*, 2014; Gaba *et al.*, 2014; Hernández Plaza *et al.*, 2015), grasslands (de Bello *et al.*, 2005; De Cauwer *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Capitano and Carcaillet, 2008; Castro *et al.*, 2010; Bernhardt-Römermann, 2011), and even greenhouses (Meiss *et al.*, 2008). Whereas these studies often aim to understand and reduce crop-weed competition, we are searching for permanent groundcovers that benefit orchard production. Useful results have been obtained regarding the changes in functional traits of spontaneous groundcovers in orchards managed by tillage, mulching, mowing, or herbicide application (Mas *et al.*, 2007; Miñarro, 2012; Simoes *et al.*, 2014). However, there

is still a need for studies that determine at the same site and same time how the traits of weed communities change in response to tillage, herbicides, mowing, and mulling.

The current study concerns citrus orchards in Reunion Island, which is an important diversification production for fruit growers. This production experiences high pest pressure but low levels of biological control because the groundcover is frequently disturbed by cultural practices. We determined i) how weed management methods modify spontaneous plant communities over time and ii) which response traits can be used to predict these modifications.

2. Materials and methods

2.1. Study site and experimental design

An experiment was conducted at the CIRAD research station, Saint-Pierre, Reunion Island (21°19'25S; 55°29'18E; altitude: 153 m). The experimental site was a 3000-m² citrus orchard (*Citrus sinensis* x *C. reticulata* cv Tangor grafted on *Citrango Carrizo*) with 149 trees. The trees were planted in March 2012 after a 2-year spontaneous fallow. The soil was a Cambisol (IUSS, 2014) (66.4% clay, 25.6% silt, and 8% sand). The area has a rainy season from November to April and a dry season from June to October. The local average annual precipitation for the period 2014 to 2016 was 1025 mm.

A chemical fertilizer (30-10-10, 100 g per tree) and/or an organic fertilizer ('Fulet', 3-6-12 +4MgO, 1.5 kg per tree) was applied twice each year at the base of the trees. The orchard was irrigated every 3 days with a drip watering system during dry season. The insecticide 'Oviphyt' was applied once per year for control of the black citrus aphid, *Toxoptera citricida* Kirkaldy.

The experiment was begun in March of 2014. From March 2012 to February 2014 (before the experiment began), weeds at the base of the trees and in a 50-cm radius around the

trees were controlled with the herbicide glyphosate ($360 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, $4 \text{ L}\cdot\text{ha}^{-1}$). Weeds in the 5-m-wide area between rows were controlled with a hammermill.

The experiment used a split-plot design to test the effects of different weed management methods on the composition of the groundcover community and on the abundance of specific plant traits. Four weed management treatments were compared: tillage (T), mowing (M), hammermill (HM), and herbicide (H). There were four plots ($13 \text{ m} * 5 \text{ m}$) in each of six blocks, and each block included all four treatments. A split-plot design was used to avoid the constraints of mechanization. The mowing and herbicide-spraying treatments were in the same inter-rows so that they would not be disturbed by the tractors used for tillage or hammermill. Due to the inertia (2 m) of the disk harrow, this treatment had to be placed at the ends of the rows. Hammermills are commonly used in citrus orchards on Reunion Island, and the hammermill treatment was considered as a control.

Mowing was done with an adapted hedge-trimmer, which cut weeds at 10 cm above the ground. A hammermill (SML 155 SEPPI®) was used to crush weeds at the soil level. Glyphosate ($360 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ at $4 \text{ L}\cdot\text{ha}^{-1}$) eliminated all weeds for the herbicide treatment. A disk harrow (“Cover-crop”, Grégoire and Besson®) was implemented once or twice in order to destroy the maximum of weeds but the efficiency was variable between dates. Weed management activities were triggered when the cover was estimated to be a nuisance to a farmer. Management times were the same for the four treatments, and times were separated by 93 ± 27 days (mean \pm SD).

2.2. Weed sampling

37 weed species were identified in the inter-rows of the experimental site in an exhaustive floristic survey that was conducted at the start of experiment (13 March 2014), just before the treatments were applied. The groundcover plant community was found to be homogeneous, i.e., total above-ground biomass and species biomass did not differ among elementary plots (*data not shown*).

From March 2014 to March 2016, the plots were sampled nine times, i.e., the plots were sampled just before a weed management activity was conducted: 13 March 2014, 20 May 2014, 17 October 2014, 3 February 2015, 13 April 2015, 20 July 2015, 25 October 2015, 12 January 2016, and 27 March 2016. On these dates, two quadrats (40 cm²) were randomly thrown into each plot. The plants within each quadrat were cut at the soil surface, sorted by species, dried at 80°C for 48 h, and weighed for determination of above-ground biomass.

2.3. Selection of traits and database

Six traits that are well-known for determining plant responses to disturbance were assessed in the current study. Two of these response traits were specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). Disturbance resilience, linked to potential growth rate, is positively correlated with SLA and is negatively correlated with LDMC (Bernhardt-Römermann, 2011). This is consistent with the trade-off between acquisition/conservation strategies. On the one hand, species with acquisition strategies have high SLA and low LDMC values; these values are associated with rapid growth. On the other hand, species with conservation strategies have low SLA and high LDMC values; these values are associated with slow growth (Tribouillois *et al.*, 2015). The third response trait was life form (Raunkiaer, 1934), which includes sets of correlated traits related to architecture and persistence (relevant to disturbance), (McIntyre *et al.*, 1999). The other considered response traits were seed mass, type of reproduction, and life history, which can affect plant response to disturbance (Trichard *et al.*, 2013).

We assembled a database describing the response traits and other properties of the 55 species of weeds observed in the current study. Trait can be continuous or categorical. Trait value or modality at any place and time is called an “attribute” (Lavorel *et al.*, 1997).

For each species, the published literature was used to determine its family (Amaranthaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Poaceae, Sapindaceae); reproduction type, i.e., whether by seeds (seed) or, by vegetative growth and

seeds (vegetative_seed); life history (annual or perennial); life form (chamaephyte, hemicryptophyte, geophyte, therophyte, or phanerophyte); and seed weight (seedmass). This information was obtained from the following papers: (Le Bourgeois, 1999; Le Bourgeois *et al.*, 2008; Singh *et al.*, 2010; Assédé *et al.*, 2012; Kew, 2014; Singh *et al.*, 2014; Jürgens *et al.*, 2017). SLA and LDMC, in contrast, were measured as part of the current study by standard methods (Garnier *et al.*, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003; Kazakou *et al.*, 2014).

2.4. Comparison of taxonomic and functional traits across communities

To compare the composition of groundcover communities among treatments, we computed the Sørensen quantitative and qualitative similarity indices (Magurran, 1988; Zanin *et al.*, 1997; De Cauwer *et al.*, 2005):

$$\text{Qualitative index} = \left[\frac{2C}{A + B} \right] * 100$$

where A is the number of species of the first of the two compared treatments, B is the number of species of the other treatment, and C is the number of their common species.

$$\text{Quantitative index} = \left[\frac{2Nt}{Na + Nb} \right] * 100$$

where Na is the sum of the proportion of the species present in the first treatment, Nb is the same for the second treatment, and Nt is the sum of the lowest proportion (a or b) for each species.

Values of traits at the community level were calculated according to the mass ratio hypothesis (Grime, 1998) which states that ecosystem processes are predominantly influenced by the dominant species in a community. A weighted mean value was calculated for quantitative traits (e.g., SLA) (Garnier *et al.*, 2004), and relative abundance of the trait attributes was determined for qualitative traits (e.g., life-form) (de Bello *et al.*, 2010).

The abundance of a trait at each sampling time and for each plot was inferred from the dry masses of the species that expressed that trait, i.e., here and throughout, trait abundance is based on the dry mass of plants rather than on the number of plants.

The community weighted mean values (CWMs) of the quantitative traits (seedmass, SLA, and LDMC) for each plot on each sampling date were computed as:

$$\text{trait CWM} = \sum_{i=1}^n p_i * \text{trait}_i$$

where p_i is the relative contribution of species i to the maximum biomass of the community, n is the number of most abundant species that together represented at least 80% of the total biomass (Pakeman and Quested, 2007) for each treatment and sampling date for the 2 years of experiment, and trait_i is the trait value of species i (Garnier *et al.*, 2004).

2.5 Statistical analyses

Absolute and relative average biomasses and standard errors were computed with R software (Team, 2015). Principal component analyses (PCAs) performed with FactoMineR, and ade4 R packages were used to assess the effects of the weed management treatments on trait values and abundances. Only majoritary trait attributes were included in the analysis. Weed management treatments were set as supplementary variables. Quantitative traits were expressed as CWMs for SLA and LDMC ($\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$ and $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectively); the other trait attributes were expressed in terms of their relative abundance. Because of the heteroscedasticity of the variances, we used the Kruskal-Wallis non-parametrical test with the Bonferroni method to adjust p values and to compare the relationships between weed management treatments and mean response trait values. Spider plots were used for multivariable visualizations (Smith *et al.*, 2011).

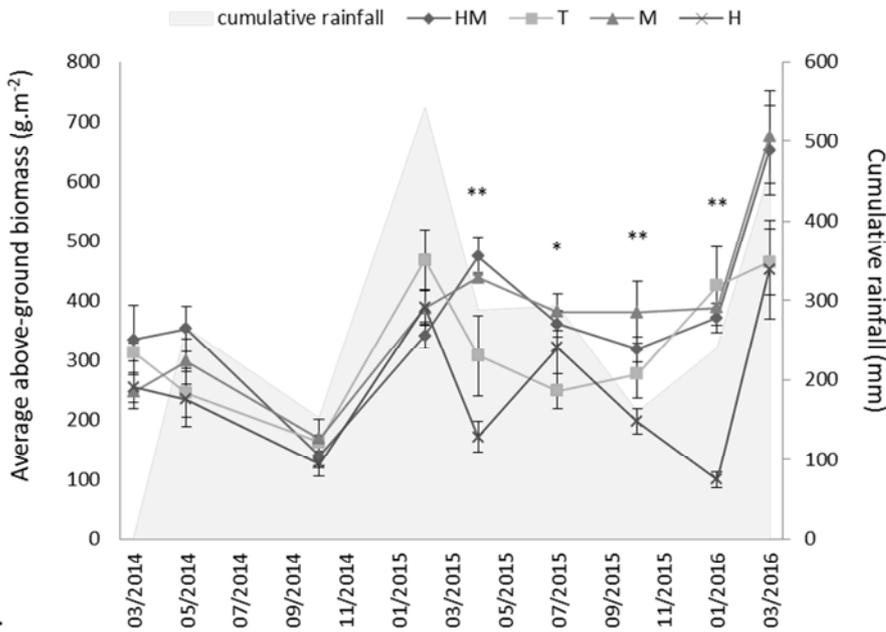
3. Results

In the remainder of the paper, the four weed management treatments are abbreviated as follows: hammermill (HM), tillage (T), mowing (M), and herbicide (H).

3.1. Plant community biomass as affected by weed management treatments

The total biomass of the groundcover plant community did not differ among treatments before April 2015 (*Kruskal-Wallis test*, $df = 3$; $p > 0.05$) but did differ among treatments for the four sampling dates ($p = 0.002, 0.05, 0.008, 0.005$, respectively) from April 2015 to January 2016 (Fig. 1a). We thus decided to divide the data into two periods for the remaining analyses: Year 1 from March 2014 to March 2015, and Year 2 from April 2015 to March 2016. In the Year 1 period, the average biomass did not significantly differ among treatments (*analysis not shown*). In the Year 2 period, biomasses for HM and M did not significantly differ from each other but were greater than the biomasses for T or H (Fig. 1b; *Kruskal-Wallis test*, $df = 3$, $p < 0.001$).

a.



b.

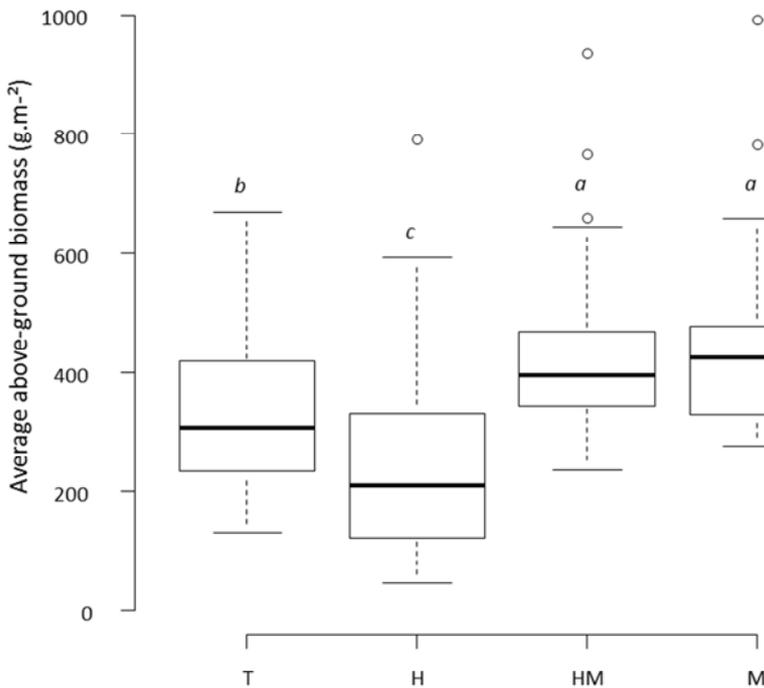


Figure 1. Average above-ground biomass (g.m⁻²) as affected by four weed management treatments (HM = hammermill, T = Tillage, M = mowing, and H = herbicide) for **a.** the whole period and for **b.** the Year 2 period. In **a.**, asterisks indicate significant differences between treatments at each time (Kruskal-Wallis test, $df = 3$, $p < 0.001$), and grey areas indicate the

cumulative rainfall between two weed management times. In **b.**, treatments with different letters are significantly different (Kruskal-Wallis test, $df = 3$, $p < 0.001$).

3.2. Plant community composition as affected by weed management treatments

The richness and composition of the plant communities changed during the experiment. A total of 37 species were identified at time T0, but 55 species were identified throughout the 2-year experiment (43 with HM, 40 with M, 42 with T, and 52 with H). The Sørensen qualitative index and quantitative similarity index, which were computed based on the Year 2 period results, revealed significant differences between pairs of treatments (Fig. 2a and b). The qualitative index ranged from 54.4% for the HM-H comparison to 74.1% for the HM-M comparison. The quantitative index ranged from 19.0% for the HM-H comparison to 53.4% for the HM-M comparison. Both measures presented the same order of significantly different groups. The indexes indicate that HM and M were the most similar treatments, and that H and HM were the most different treatments. H was more similar to T compared to M or HM. HM-M comparison differ significantly from HM-T and T-M and then from HM-H and M-H. Indexes related to T treatment are not significantly different whatever the treatment it is compared to. H is more similar to T than to HM or M.

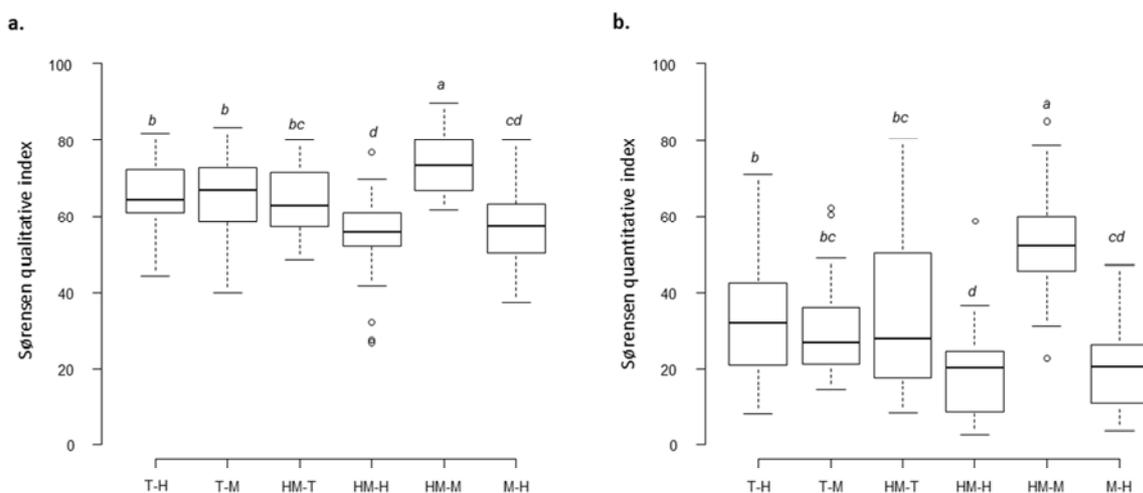


Figure 2. Average Sørensen qualitative similarity index (a) and average Sørensen quantitative similarity index (b) for the Year 2 period as affected by four weed management treatments (HM = hammermill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide). Groups with different letters are significantly different (for both indices: Kruskal-Wallis, $df = 5$, $p < 0.001$).

3.3. Response traits as related to weed management treatments

For this study, 17 species were used for analysis of response traits since together they represented at least 80% of the total biomass for at least one treatment and one sampling date during the 2 years of experiment. Actually, during the Year 2 period, the sum of the percentages for these species represented > 90% of total biomass for the four treatments (Table 1). Within each treatment, the percentages differed greatly among species. Thus, *Desmanthus virgatus* represented more than one-quarter of the average total biomass for M, but was almost absent from H and had an intermediate biomass for HM and T. In contrast, *Sida acuta* represented more than one-quarter of the average total biomass for H but only about one-tenth for T. *Melinis repens* had the highest average biomass for HM but was absent from H. Five species in T had values near 10%, but only three species for HM, M, and H had values as high as 9%, indicating that biomass was more evenly distributed among species for T than for HM, M, or H.

Table 1. The percentage of total above-ground biomass represented by individual species within each treatment (HM = hammermill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide) averaged over the Year 2 period. The species included in this table were those that together represented at least 80% of the total biomass for at least one treatment and one sampling date during the 2 years of experiment. Values are means (SE); percentages > 5 are in bold.

Species	Treatment			
	HM	M	T	H
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C	0.07 (0.05)	0.00 (0)	3.43 (0.99)	6.52 (2.67)
<i>Amaranthus viridis</i> L.	0.34 (0.23)	0.00 (0)	6.46 (2.59)	4.12 (2.04)

<i>Bidens pilosa</i> L.	1.09 (0.55)	1.03 (0.42)	11.98 (2.37)	17.28 (4.96)
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	0.55 (0.35)	0.67 (0.43)	4.86 (1.32)	2.88 (1.33)
<i>Cyperus rotundus</i> L.	0.46 (0.16)	0.48 (0.19)	2.33 (0.60)	0.47 (0.28)
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	16.39 (2.26)	27.13 (2.52)	5.66 (1.21)	0.40 (0.17)
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	7.17 (1.55)	5.50 (1.40)	8.94 (2.36)	0.77 (0.42)
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	0.23 (0.06)	2.61 (1.17)	10.55 (2.0)	16.27 (3.25)
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	5.36 (0.71)	7.83 (1.35)	4.95 (1.15)	5.58 (1.19)
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	3.39 (0.62)	3.36 (0.57)	3.68 (0.63)	6.56 (1.59)
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	24.01 (3.85)	14.66 (3.68)	10.84 (4.05)	0.00 (0)
<i>Melochia pyramidata</i> L.	7.07 (1.57)	5.87 (1.33)	2.08 (0.66)	1.39 (0.50)
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	4.60 (1.82)	7.54 (2.98)	0.16 (0.1)	0.19 (0.13)
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	0.09 (0.06)	0.10 (0.07)	5.48 (2.13)	2.83 (1.43)
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	15.34 (1.98)	15.23 (2.01)	9.76 (2.08)	27.03 (4.75)
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	6.96 (2.50)	0.15 (0.08)	0.33 (0.25)	0.02 (0.02)
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	4.52 (1.72)	4.55 (1.53)	0.00 (0)	0.04 (0.02)
Total	97.64	96.73	91.47	92.37

Trait abundances

We transformed the data to obtain the trait abundances for each treatment (see section 2.5). Supplementary materials 1 provides details on average abundances of the traits during the Year 2 period in terms of biomass for qualitative traits (life form, family, type of reproduction, and life history) and the CMWs for the quantitative traits (SLA, LDMC, and seedmass). Traits of the 17 species are also described in Supplementary materials 2. A PCA indicated which trait attributes were favored by the different weed management treatments (Fig. 3). Because seedmass CWM did not significantly differ between treatments, it was removed from the

analysis (see supplementary materials 1). The first two axes explained more than 72% of the variability in the data. Axis 1 (46%) separated M and HM from T and H, and most of the difference was explained by life history, type of reproduction, and life form. Axis 2 (26%) separated H from the other treatments based mainly on the comparison of SLA/LDMC, life form, and sexual traits.

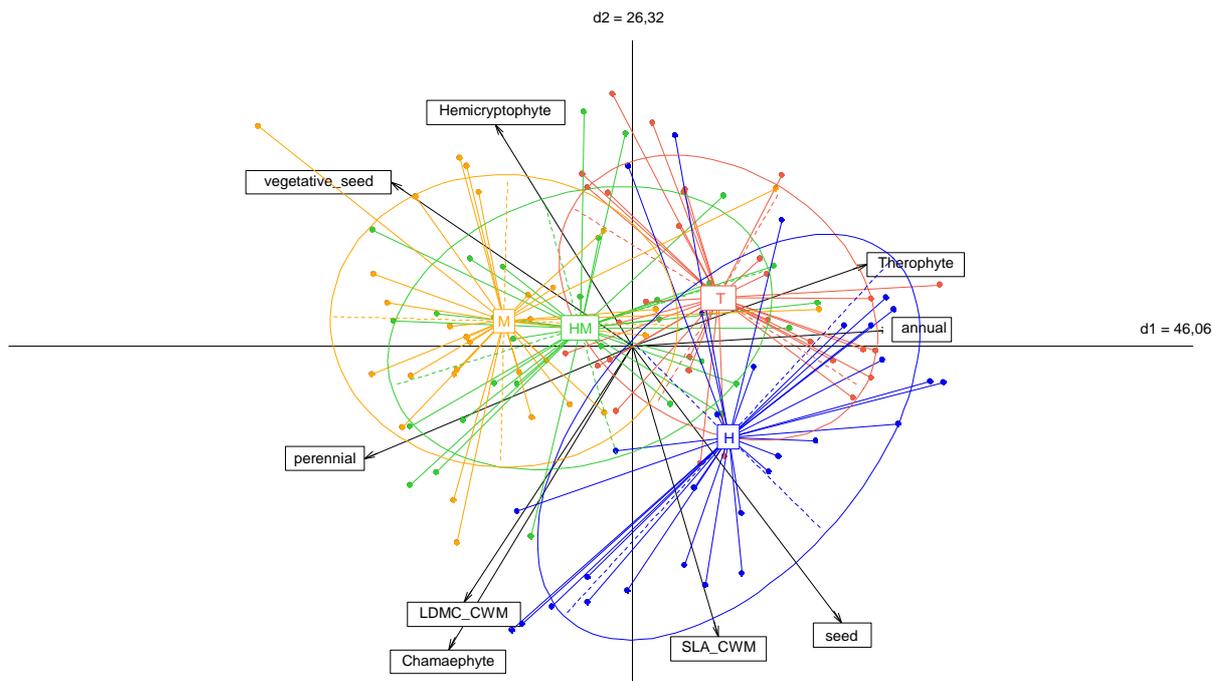


Figure 3. Principal component analysis on the most abundant attributes of the different pertinent response traits. Quantitative traits are expressed as community weighted mean values for SLA ($m^2 \cdot kg^{-1}$) and LDMC ($g \cdot kg^{-1}$); the attributes of qualitative traits were expressed in relative abundances.

The SLA CWM was highest for H. LDMC CWMs were higher for HM and M than for H or T (see supplemental data). These two variables were sufficient to separate HM and M samples from H and T samples (see Fig. 4). Their range of variation was more restricted for HM and M than for T or H (Fig. 4).

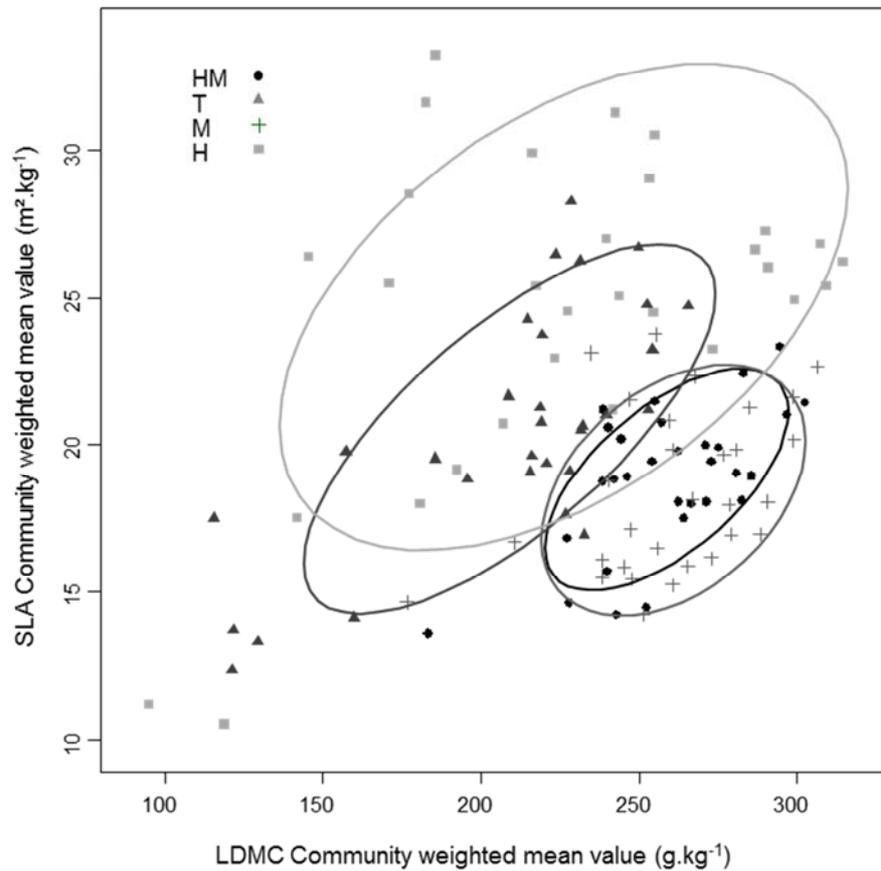


Figure 4. SLA versus LDMC community weighted means of groundcover communities during the Year 2 period as affected by the weed management treatments: HM = hammermill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide.

We represented the different categorical attributes of traits with spider plots, which are useful for investigating multivariate profiles (Smith *et al.*, 2011). The spider plots in Figure 5 illustrate the absolute biomasses of life forms, (Fig. 5a), families (Fig. 5b), and life history/type of reproduction trait attributes (Fig. 5c) as affected by treatment (red = H; blue = HM; grey = M; yellow = T).

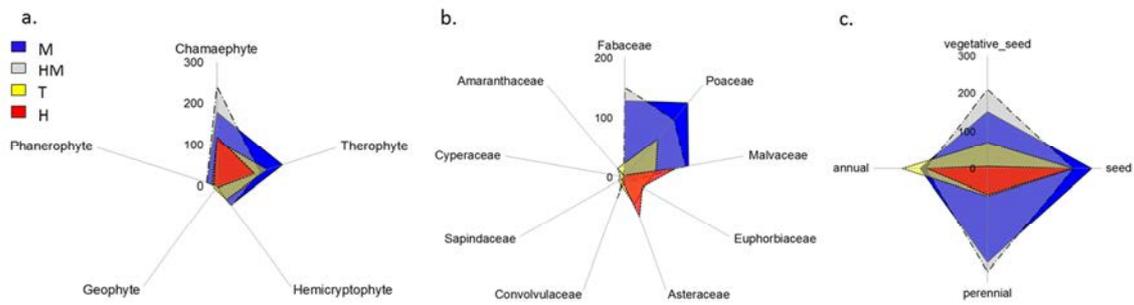


Figure 5. Spider plots of response trait attributes and related information for the Year 2 period as affected by the weed management treatments: hammermill (HM) in blue, tillage (T) in yellow, mowing (M) in transparent grey, or herbicide (H) in red. Average biomass (in grams) of the life form (a), family (b), and life history/type of reproduction (c) trait attributes are illustrated.

All average abundance values of trait attributes, by traits relative abundances, CWMs, and their statistical comparisons between treatments are resumed in supplementary data. Comparisons of treatments can differ depending on whether absolute abundance vs. relative abundance is used. For example, the absolute abundance of chamaephytes was significantly greater for M than for T or H but the relative abundance of chamaephytes did not significantly differ between H and M. Similarly, the absolute abundance of the annual life history trait and seed reproduction trait did not significantly differ among H, HM, and M but the relative abundance of these traits was significantly higher for H than for HM or M. These differences in relative abundances are due to the differences in the absolute abundance of the perennial life history trait and the vegetative reproduction trait that was greater for HM and M than for H.

Asteraceae, Amaranthaceae, and Euphorbiaceae were significantly more abundant for H and T than for HM or M, whereas Poaceae and Fabaceae were more abundant for HM and M than for T or H. The abundances of the vegetative and the perennial life history attributes were greater for HM and M than for T or H but the abundance of the seed reproduction

attribute did not significantly differ among the treatments. The abundances of the annual species were greater for T than for H or M. Annual and seed species dominated for H.

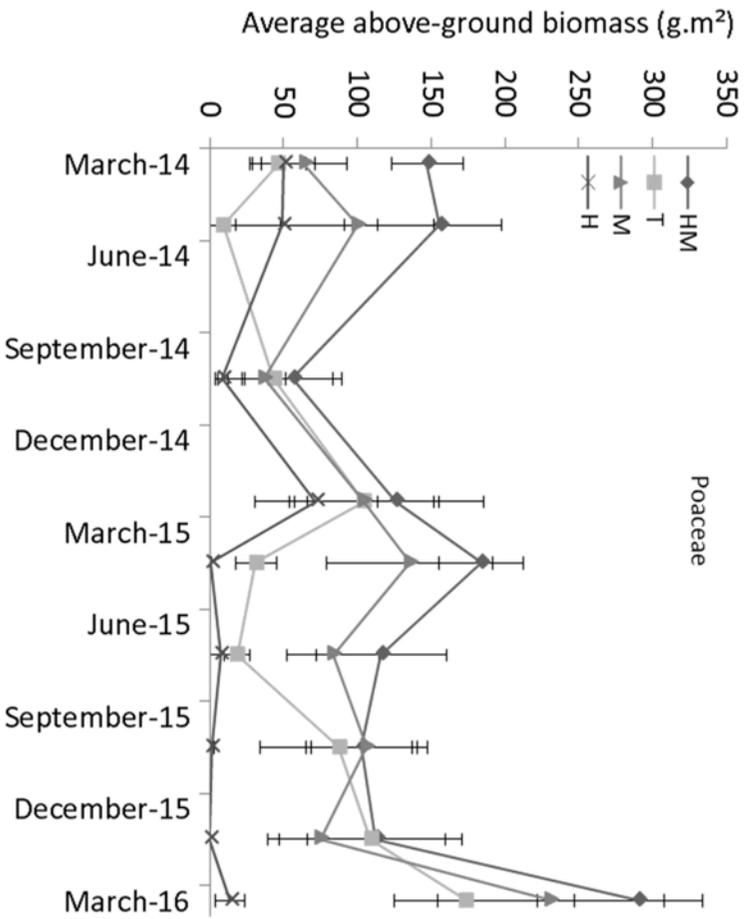
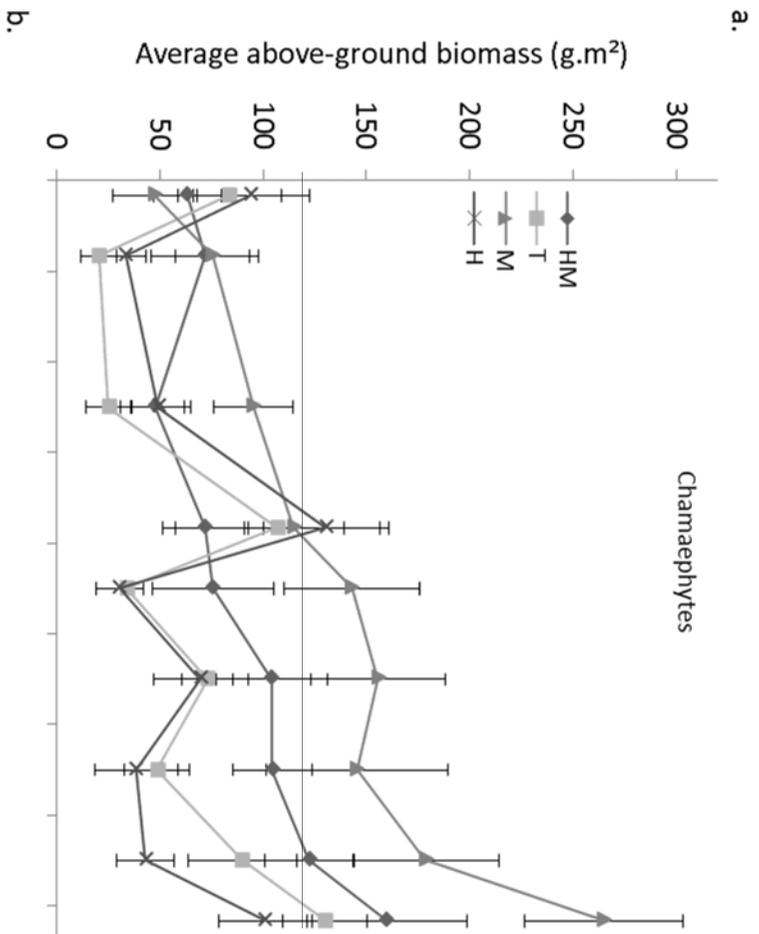


Figure 6. Average above-ground biomass of the chamaephytes (a) and Poaceae species (b) during the whole experiment from March 2014 to March 2016 as affected by the weed

management treatments: HM = hammermill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide. Values are mean \pm SE.

We next consider how the abundance of chamaephytes and Poaceae were affected by the treatments during the entire experiment. We focus on the chamaephytes because of their conditional propagation profiles and on Poaceae species because of their potential to be highly deleterious in orchards. The abundance of chamaephytes (as indicated by biomass) is progressively increased among time between two interventions for HM and M and was generally greater than for H. It was much greater for HM and M than for T (Fig. 6a). The abundance of Poaceae species declined to very low levels in H, generally increased in HM and M, and was variable in T (Fig. 6b). We observed at field that poaceae tufts could survive to the T perturbation.

Discussion

In this study, we point out main differences in the vegetal species that composed the covers of HM and M compared to H from a qualitative and particularly from a quantitative point of view. Previous studies have found that qualitative changes occur more slowly than quantitative ones and could then be accentuated with time. De Cauwer *et al.* (2006) reported an increase in species richness shortly after perturbation due to the insertion of annual species in the created niche. With time, however, the species richness in plant cover induced by an intense perturbation tends to decrease because of interspecific competition (Zanin *et al.*, 1997). Capitanio and Carcaillet (2008) also documented these processes across time after a wildfire. In the current study, the perturbations caused by H and T were much greater than those caused by HM or M and resulted in the creation of niches that could be colonized following each management action. This would in turn result in greater diversity in H and T than in HM or M and could explain the larger ranges of SLA and LDMC CWM values and the more homogeneous spider plots for H and T than for HM and M; the latter two treatments selected for plants with high LDMC values and low SLA values over time. H leads to the total

destruction of groundcover and therefore creates niches for numerous species, which cannot however become abundant (in terms of biomass) because they are destroyed at each management time. The perturbation was less for T than for H and was variable. This could explain its intermediate species composition with as much shared species with H than with M or HM. Because HM and M do not destroy all of the plants in the treated area, they enable certain species to establish, spread, and dominate and therefore do not support a high degree of species richness.

We showed that total biomasses differed among the treatments and that these differences were significant from the second year of experiment. We observed an increase of the chamaephytes particularly pronounced and progressive with time for mowing treatment (fig. 6a) along with increases in biomass for M and HM. This was consistent with the result of Castro and Freitas (2009), who reported that when grazing intensity decreased, the subsequent increase in biomass was linked to the replacement of herbaceous plants with shrubs. Likewise, Zanin *et al.* (1997) showed that when perturbations stopped, chamaephytes and hemicryptophytes replaced therophytes as the dominant plants in the groundcover.

According to Zanin *et al.* (1997), the changes in the groundcover that occur when chemical and physical perturbations are stopped can be considered a form of ecological succession. These papers also indicated how functional traits of plants change with succession. In Castro and Freitas (2009), heavily grazed plots were dominated by short therophytes with high SLA values, low LDMC values, and low seed mass; in plots that had been abandoned for a decade, the chamaephytes that replaced therophytes were progressively replaced by nanophanerophytes. Plant height, LDMC values, and seed masses increased with the time of abandonment whereas SLA values decreased. According to Castro *et al.* (2010), changes in the plant community in response to perturbation and the cessation of perturbation were sufficiently described by life form and SLA. Considering the intensity and type of perturbation, our results are consistent with those observed by Castro and colleagues. The theory of

successions has a different temporal scale, ranging from years to decades, but give information on the transitions from perturbed cover (herbicide, hard grazing) to less perturbed area (mowing, abandonment).

We observed that the dominant families, life forms, and life histories of the groundcover differed among the weed management treatments. We identified two groups of traits associated with the different treatments. The first group included a perennial life history, vegetative reproduction, high LDMC CWM values, and more chamaephytes and hemicryptophytes than other life forms; this first group of traits was associated with M and HM (Fig. 3). The second group of traits included an annual life history, reproduction via seeds, high SLA CWM values, and more therophytes than other life forms; the second group was associated with H. M and HM tended to favor Fabaceae, Poaceae, and Malvaceae, while H and T tended to favor Asteraceae, Euphorbiaceae, and Amaranthaceae (Fig. 5). However, the number of observed species in each family was too low to indicate a definite link between family and weed management.

The differences that we observed in life form and SLA and LDMC values seem to reflect adaptations by the groundcover community to the level and type of weed management perturbation. SLA and LDMC values can be considered as the reflect of the resilience trade-off in response to perturbations (Bernhardt-Römermann, 2011). Heavy grazing is associated with low LDMC values and high SLA values, which would support rapid growth; less severe perturbations are associated to lower SLA and higher LDMC values, which would support conservation of tissue (Cruz *et al.*, 2010). The combination of low LDMC and high SLA values is associated with a rapid return on investment and short-lived leaves, while the combination of high LDMC and low SLA values is associated with a low rate of return on investment and long-lived leaves with comparable light capture during the whole life (Westoby, 1998). The results of the current study were consistent with this view of plant strategy in that the treatment with intense perturbation (H) was characterized by low LDMC

and high SLA values, i.e., herbicide treatment selected for plants that would favor the rapid return on investment rather than conservation.

Furthermore, Meiss *et al.* (2008) found in a glasshouse experiment that the strength of the response to cutting depends on the position of the cut relative to the position of the plant's buds. In the current study, chamaephytes were more abundant in mowed plots than in the other plots. This was reasonable given that the plants in the mowing treatment were cut at a height of 10 cm, which would have left the chamaephytes with buds that could support regeneration and spread (Fig. 6). The species remain between two weed management times and progressively spread as observed on the field data.

According to the Grime 'mass ratio' hypothesis, the influence of a species on ecosystem processes is directly related to its abundance (Grime, 1998). In a functional point of view, the importance of functional diversity predominate on diversity *per se* (Petchey and Gaston, 2002; Mokany *et al.*, 2008). The current study assessed how functional traits of the groundcover changed in response to weed management and had the larger goal of understanding how to enhance biological control. Although we found substantial differences in the response traits resulting from different methods of weed management, with higher biomasses in response to regular HM and M compared to H and T, further characterization of underlying effect traits has to be done to attest whether or not these vegetal covers are more efficient for biological control. Finding relations between response and effect traits should increase our understanding of the community properties and of how communities affect their environment (Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008). Although the relationship between response and effect traits in terms of biological control is unclear in the current study, we suspect that sexually reproducing annual species will produce more flowers than asexually reproducing species, and that such flowers could function as alternative foods for natural enemies like ladybird beetles and lacewings (Stelzl and Devetak, 1999; Giorgi *et al.*, 2009). The biomass of sexually reproducing annual species, however, did not differ among the four treatments. On the other hand, chamaephytes and hemicryptophytes, which were

more abundant for HM and M than for H or T, could provide better shelter for natural enemies than the rather shelters provided by the erect therophytes following herbicide treatment. Additional research is needed to determine how the covers assessed in the current study affect biological control to therefore determine which kind of weed management will enhance biological control of insect pests in citrus orchards.

Conclusion

In a citrus orchard on La Reunion Island, we compared the taxonomic composition and functional response traits of the spontaneous groundcover as affected by four weed management treatments. The biomass of the groundcover was greater with mowing or hammermill treatments than with herbicide or tillage treatments. Mowing and hammermill treatments favored perennial species, vegetative reproduction, high leaf dry matter content (LDMC), chamaephytes, and hemicryptophytes. Herbicide treatment favored annual species, seed reproduction, high specific leaf area (SLA), and therophytes. Relative to the other treatments, mowing resulted in a substantial and progressive increase in chamaephytes over time. Our results indicate that the changes in a plant community in response to weed management methods can be described in terms of life form, SLA, LDMC, life history, and type of reproduction. This work is a first step in optimizing the conservation of biological control in orchards with the goal of reducing insecticide application. Additional research is needed to determine how weed management alters the effect traits of the groundcover with respect to biological control.

Acknowledgements

This work was supported by the National Office for Water and Water Environment (ONEMA), (Ecophyto program, 'Biodiversité-Ecophyto', Agrum'Aide, 2014-2018). The authors thank Rose-My Payet, Léo Santurette, and Mélodie Ollivier for support, and the whole technical field staff for the management and implementation of the experiment. The authors thank B. Jaffee for English improvement.

References

- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 74, 19-31.
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protect.* 1, 405-430.
- Assédé, E.P., Adomou, A.C., Sinsin, B., 2012. Magnoliophyta, biosphere reserve of Pendjari, atacora province, Benin. *Check list* 8, 642-661.
- Bernhardt-Römermann, M., 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *J. Ecol.* 99, 777–787.
- Capitaino, R., Carcaillet, C., 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *For. Ecol. Manage.* 255, 431-439.
- Castro, H., Freitas, H., 2009. Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *J. Arid Environ.* 73, 506-511.
- Castro, H., Lehsten, V., Lavorel, S., Freitas, H., 2010. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agric., Ecosyst. Environ.* 137, 183-191.
- Colbach, N., Granger, S., Guyot, S.H.M., Mézière, D., 2014. A trait-based approach to explain weed species response to agricultural practices in a simulation study with a cropping system model. *Agric., Ecosyst. Environ.* 183, 197-204.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335-380.
- Cruz, P., De Quadros, F.L.F., Theau, J.P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., Carvalho, P.C.F., 2010. Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecol. Manage.* 63, 350-358.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P.,

Storkey, J., Wardle, D.a., Harrison, P.a., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873-2893.

de Bello, F., Lepš, J.A.N., SebastiÀ, M.T., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *J. Appl. Ecol.* 42, 824-833.

De Cauwer, B., Reheul, D., D'Hooghe, K., Nijs, I., Milbau, A., D'hooghe, K., 2005. Evolution of the vegetation of mown field margins over their first 3 years. *Agric., Ecosyst. Environ.* 109, 87-96.

de Cauwer, B., Reheul, D., D'hooghe, K., Nijs, I., Milbau, A., 2006. Disturbance effects on early succession of field margins along the shaded and unshaded side of a tree lane. *Agric., Ecosyst. Environ.* 112, 78-86.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, 1300-1305.

Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15, 295-304.

Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agric., Ecosyst. Environ.* 158, 147-155.

Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 103-119.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional

markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.P., Thébault, A., Vile, D., Zarovali, M.P., 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Ann. Bot.* 99, 967-985.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15, 688-695.

Giorgi, J.A., Vandenberg, N.J., McHugh, J.V., Forrester, J.A., Ślipiński, S.A., Miller, K.B., Shapiro, L.R., Whiting, M.F., 2009. The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biol. Control* 51, 215-231.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902-910.

Hernández Plaza, E., Navarrete, L., González-Andújar, J.L., 2015. Intensity of soil disturbance shapes response trait diversity of weed communities: The long-term effects of different tillage systems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 207, 101-108.

IUSS, 2014. World reference base for soil resources 2014 international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.

Jürgens, N., Strohbach, B., Schmiedel, U., Rügheimer, S., Erb, E., Wesuls, D., Schrenk, J., Dreber, N., Schmidt, M., Mayer, C., Zizka, A., Horn, P., Mills, A., Etzold, S., Schulz, A., Beaumont, J., Oncken, I., Revermann, R., Niesler, I., Kwembeya, E., Deckert, J., Kuhlmann, M., Reddig, C., Miehllich, G., Christiaan, R., Finckh, M., Kruger, S., Coetzee, M., Fortuin, A., Ihlenfeldt, H., Le Roux, A., Erb, P., Groengroeft, A., Helme, N., 2017. Photo Guide to Plants

of Southern African plants. www.southernafricanplants.net, BioCentre Klein Flottbek, Hamburg, Germany, (accessed 01 12 2017).

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E., 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *J. Veg. Sci.* 25, 235-247.

Kew, R.B.G., 2014. Seed Information Database (SID). <http://data.kew.org/sid>, (accessed 01-12-2017).

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.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? , *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 149-164.

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.* 12, 474-478.

Le Bourgeois, T., 1999. AdvenRun : principales mauvaises herbes de La Réunion : description - herbicides. CIRAD.

Le Bourgeois, T., Bonnet, P., Edelin, C., Grard, P., Prosperi, M.J., Theveny, F., Barthélémy, D., 2008. IDAO A Multimedia Approach to Computer Aided Identification. <http://idao.cirad.fr/>, (accessed 01.12.2017).

Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Mas, M.T., Poggio, S.L., Verdú, a.M.C., 2007. Weed community structure of mandarin orchards under conventional and integrated management in northern Spain. *Agric., Ecosyst. Environ.* 119, 305-310.

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10, 621-630.

Meiss, H., Munier-Jolain, N., Henriot, F., Caneill, J., 2008. Effects of biomass, age and functional traits on regrowth of arable weeds after cutting. *Journal of Plant Diseases and Protection - Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Special Is*, 493-499.

Miñarro, M., 2012. Weed communities in apple orchards under organic and conventional fertilization and tree-row management. *Crop Protect.* 39, 89-96.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96, 884-893.

Pakeman, R.J., Queded, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* 10, 91-96.

Peco, B., de Pablos, I., Traba, J., Levassor, C., 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic Appl. Ecol.* 6, 175-183.

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5, 402-411.

Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography (collected translated papers of C. Raunkiaer)*. Oxford University Press, Oxford (UK).

Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agric., Ecosyst. Environ.* 194, 17-28.

Simoës, M.P., Belo, A.F., Pinto-Cruz, C., Pinheiro, A.C., 2014. Natural vegetation management to conserve biodiversity and soil water in olive orchards. *Span. J. Agric. Res.* 12, 633-633.

Singh, A., Zhang, X.-Q., Xu, D.-P., Li, A.-N., Zhang, Y.-J., Wang, F., Zhen, J., Li, S., Li, H.-B., Hussain, H.T., 2014. Observations on the vascular wall flora of Varanasi city, India. *Int. J. Mod. Biol. Res.* 5, 40-55.

Singh, K., Shukla, A.N., Singh, J., 2010. State-level inventory of invasive alien plants, their source regions and use potential. *Curr. Sci.* 99, 107-114.

Smith, R.G., Gareau, T.P., Mortensen, D.A., Curran, W.S., Barbercheck, M.E., 2011. Assessing and Visualizing Agricultural Management Practices: A Multivariable Hands-On Approach for Education and Extension. *Weed Technol.* 25, 680-687.

Stelzl, M., Devetak, D., 1999. Neuroptera in agricultural ecosystems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 74, 305-321.

Streit, B., Rieger, S.B., Stamp, P., Richner, W., 2002. The effect of tillage intensity and time of herbicide application on weed communities and populations in maize in central Europe. *Agric., Ecosyst. Environ.* 92, 211-224.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biol.* 14, 1125-1140.

Team, R.D.C., 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. pp. 409-409.

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., Tschardtke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.

Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015. A functional characterisation of a wide range of cover crop species: growth and nitrogen acquisition rates, leaf traits and ecological strategies. *PLoS one* 10, e0122156-e0122156.

Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B., Petit, S., 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agric., Ecosyst. Environ.* 179, 179-186.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10, 609-620.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213-227.

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

Zanin, G., Otto, S., Riello, L., Borin, M., 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 66, 177-188.

Supplementary materials

1. Abundances of traits (as indicated by biomass and relative biomass) as affected by the weed management treatments during the Year 2 period. The units are $m^2.kg^{-1}$ for SLA, $g.kg^{-1}$ for LDMC, g for community weighted mean values, and $g.m^{-2}$ for all other traits. Values are means \pm standard errors. For each trait, means followed by different letters are significantly different (Kruskal-Wallis test). Ch: Chamaephytes, He: Hemicryptophytes, Ge: Geophytes, Th: Therophytes, Ph: Phanerophytes, Am: Amaranthaceae, As: Asteraceae, Co: Convolvulaceae, Cy: Cyperaceae, Eu: Euphorbiaceae, Fa: Fabaceae, Ma: Malvaceae, Po: Poaceae, Sa: Sapindaceae, S: Seed, V_S: Vegetative_Seed, A: Annual, P: Perennial.

		Treatment				
	Attributes	KW test	T	H	HM	M
	SLA_CWM	3.2e-07	20.5 \pm 0.7 ^b	24.7 \pm 1.0 ^a	18.8 \pm 0.4 ^b	18.4 \pm 0.5 ^b
	LDMC_CWM	3.5e-07	209.1 \pm 7.7 ^b	226.1 \pm 10.7 ^b	258.8 \pm 4.6 ^a	260.8 \pm 5.0 ^a
	seedmass_CWM	n.s.	4.9 \pm 0.6 ^a	5.5 \pm 0.5 ^a	4.6 \pm 0.4 ^a	5.4 \pm 0.6 ^a
Life form	Ch	6.5e-06	110.4 \pm 13.6 ^b	56.2 \pm 9.2 ^b	179.8 \pm 19.7 ^{ab}	240.5 \pm 19.9 ^a
	He	1.5e-08	39.8 \pm 13.7 ^a	4.6 \pm 2.4 ^b	56.6 \pm 12.8 ^a	59.5 \pm 13.6 ^a
	Ge	1.9e-07	7.8 \pm 2.0 ^a	0.6 \pm 0.3 ^b	1.7 \pm 0.5 ^b	1.9 \pm 0.8 ^b
	Th	1.8e-02	127.1 \pm 19.5 ^{ab}	95.2 \pm 21.9 ^b	164.6 \pm 22.8 ^a	108.8 \pm 18.3 ^{ab}
	Ph	1.7e-02	11.8 \pm 2.7 ^a	8.0 \pm 3.9 ^b	24.3 \pm 8.3 ^{ab}	25.7 \pm 8.1 ^{ab}
Family	Am	6.3e-12	18.4 \pm 7.3 ^a	15.3 \pm 8.3 ^a	1.0 \pm 0.7 ^b	0.02 \pm 0.02 ^b
	As	4.2e-13	61.2 \pm 8.1 ^a	77.2 \pm 20.9 ^a	4.1 \pm 1.9 ^b	5.1 \pm 1.9 ^b
	Co	3.0e-04	15.9 \pm 3.1 ^{ab}	9.5 \pm 1.8 ^b	22.3 \pm 3.0 ^a	36.8 \pm 7.1 ^a
	Cy	1.9e-07	7.8 \pm 2.0 ^a	0.6 \pm 0.3 ^b	1.7 \pm 0.5 ^b	1.9 \pm 0.8 ^b
	Eu	1.1e-10	35.6 \pm 7.9 ^a	33.2 \pm 6.1 ^a	1.0 \pm 0.3 ^b	13.1 \pm 5.8 ^b
	Fa	0	23.6 \pm 5.9 ^b	0.9 \pm 0.4 ^c	127.2 \pm 15.8 ^a	149.0 \pm 17.7 ^a
	Ma	7.0e-4	52.1 \pm 11.2 ^b	86.0 \pm 14.8 ^{ab}	106.6 \pm 12.9 ^a	101.8 \pm 10.7 ^a
	Po	2.2e-13	84.0 \pm 20.8 ^b	4.7 \pm 2.4 ^c	161.3 \pm 21.1 ^a	126.2 \pm 23.6 ^{ab}
	Sa	3.3e-05	11.8 \pm 2.7 ^a	7.9 \pm 3.9 ^b	2.1 \pm 1.4 ^b	3.0 \pm 2.0 ^b
Type of	S	n.s.	240.0 \pm 18.2 ^a	229.2 \pm 29.9 ^a	274.5 \pm 20.2 ^a	227.1 \pm 16.7 ^a

reproduction	V_S	4.4e-16	70.4 ± 16.3 ^b	6.1 ± 2.7 ^c	152.8 ± 23.6 ^a	209.9 ± 22.6 ^a
Life history	A	1.7e-3	221.7 ± 22.6 ^a	156.8 ± 28.9 ^b	155.5 ± 15.0 ^{ab}	126.2 ± 17.8 ^b
	P	8.55e-	88.8 ± 14.4 ^b	78.5 ± 13.9 ^b	271.8 ± 27.9 ^a	310.8 ± 25.6 ^a
14						
Relative biomass						
(%)						
Life form	Ch	1.6e-03	31.7 (2.7) ^b	51.7 (5.4) ^a	42.4 (4.3) ^{ab}	54.2 (3.8) ^a
	He	7.7e-08	9.1 (2.3) ^a	1.1 (0.4) ^b	11.8 (2.2) ^a	13.0 (3.0) ^a
	Ge	7.0e-07	2.3 (0.6) ^a	0.5 (0.3) ^b	0.5 (0.2) ^b	0.5 (0.2) ^b
	Th	n.s.	38.0 (4.6)	33.5 (4.9)	37.8 (4.7)	23.7 (3.4)
	Ph	n.s.	4.9 (1.3)	2.9 (1.3)	5.1 (1.7)	5.2 (1.7)
Family	Am	4.5e-12	6.5 (2.6) ^a	4.1 (2.0) ^a	0.3 (0.2) ^b	0.004 (0) ^b
	As	1.8e-14	20.9 (3.6) ^a	26.6 (5.2) ^a	1.2 (0.6) ^b	1.1 (0.4) ^b
	Co	n.s.	5.0 (1.1) ^a	5.6 (1.1) ^a	5.4 (0.7) ^a	7.8 (1.3) ^a
	Cy	7.0e-07	2.3 (0.6) ^a	0.5 (0.3) ^b	0.5 (0.2) ^b	0.5 (0.2) ^b
	Eu	1.4e-12	10.5 (2.0) ^a	16.3 (3.2) ^a	0.2 (0.1) ^b	2.6 (1.2) ^b
	Fa	0	6.0 (1.2) ^b	0.5 (1.2) ^c	27.9 (2.7) ^a	31.9 (2.7) ^a
	Ma	6.2e-3	15.5 (2.4) ^b	35.0 (4.8) ^a	25.8 (3.3) ^{ab}	24.5 (2.9) ^{ab}
	Po	5.6e-13	20.0 (4.1) ^b	1.1 (0.5) ^c	35.8 (4.2) ^a	27.7 (4.4) ^{ab}
	Sa	5.2e-05	4.9 (1.3) ^a	2.9 (1.3) ^b	0.5 (0.4) ^b	0.7 (0.4) ^b
	Type of reproduction	S	1.1e-10	74.4 (3.9) ^b	90.5 (2.5) ^a	64.5 (3.6) ^{bc}
	V and S	6.7e-16	17.1 (3.0) ^c	2.1 (0.6) ^d	33.2 (3.6) ^b	45.2 (3.1) ^a
Life history	A	7.1e-08	71.2 (3.7) ^a	62.8 (5.1) ^a	42.3 (3.5) ^b	35.8 (3.3) ^b
	P	1.5e-10	0.20 (0.26) ^b	0.30 (0.05) ^b	0.55 (0.04) ^a	0.61 (0.04) ^a

2. The 17 species that were used for analyses because the sum of their biomasses represented together at least 80% of the total biomass for each treatment at each sample time across the 2 years of the experiment. Qualitative attributes (life form, family, type of reproduction, and life history) and seed mass (g) were obtained

from the literature. Quantitative traits were measured in the current study using standard methods for SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$) and LDMC ($\text{g}.\text{kg}^{-1}$) (see section 2.3.).

Species	Life form	Family	SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$)	LDMC ($\text{g}.\text{kg}^{-1}$)	Seedma SS (g)	Reproduc tion	Life history
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C	Therophyte	Asteraceae	16,6	152,9	7,4	seed	annual
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Therophyte	Amaranthaceae	17,4	234,4	0,4	seed	annual
<i>Bidens pilosa</i> L.	Therophyte	Asteraceae	34,4	175,8	2,1	seed	annual
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	Phanerophyte	Sapindaceae	24,0	313,1	25,51	seed	annual
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Geophyte	Cyperaceae	16,7	208,0	0,25	both	perennial
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Chamaephyte	Fabaceae	13,6	302,7	4,5	seed	perennial
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	Hemicryptophyte	Poaceae	24,2	235,9	0,24	both	annual
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Chamaephyte	Euphorbiaceae	34,3	226,5	6	seed	annual
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	Therophyte	Convolvulaceae	20,6	167,9	37,13	seed	annual
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Chamaephyte	Malvaceae	25,0	325,1	1,9	seed	annual
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Therophyte	Poaceae	14,0	230,3	0,2	seed	annual
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Chamaephyte	Malvaceae	22,5	311,2	1,49	seed	perennial
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Hemicryptophyte	Poaceae	14,6	221,1	0,7	both	perennial
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Therophyte	Asteraceae	18,6	143,0	0,57	seed	annual
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Chamaephyte	Malvaceae	26,4	333,7	2,5	seed	perennial
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Therophyte	Fabaceae	22,3	240,6	10,3	seed	perennial
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	Phanerophyte	Fabaceae	20,3	237,7	6,5	both	perennial

The impacts of weed management on Phytoseiidae density and diversity through the modification of resident vegetation in orchards

M. Rothé¹, F. Le Bellec¹, R.-M. Payet¹, S. Kreiter² and C. Bockstaller³

¹ CIRAD, UPR Hortsys, Station de Bassin-Plat, 97410, Saint-Pierre, Réunion, France

² Montpellier SupAgro, UMR CBGP INRA/ IRD/ CIRAD/ Montpellier SupAgro, 34988 Montpellier-sur-Lez cedex, France.

³ LAE, INRA, Université de Lorraine, 68000 Colmar, France

Abstract

Conservation biological control is a means to reduce pesticide spraying dependency and its frequent and toxic impact. It is particularly suitable for citrus orchards which often comprise of large uncultivated areas. However, until now, weed management in orchards has been aimed at eliminating crop–weed competition on resources. We hypothesize that manipulating vegetal communities through adapted weed management may maintain or even increase the population of natural enemies which would then be more easily mobilized during massive pest attacks on trees. The impacts of weed management practices themselves on natural enemies are described but the effects arising from the modification of spontaneous plant communities on Phytoseiidae populations within an orchard are not clearly established. In this study we evaluate the impact of weed management on Phytoseiidae, which are natural predatory mites of the Tetranychoidae, Eriophyoidae and Tarsonemidae families, the latter being the major pests of citrus crops in the Reunion Island. A functional-trait approach, involving a two-year follow-up of the vegetal ground cover subjected to four different weed management methods in an experimental Citrus orchard in the Reunion Island, revealed that spontaneous vegetal communities can be modified in quantity and quality over time. Following two years of differentiated management, however, we found no overall difference

in the abundance of Phytoseiidae or in the families that represent them. These populations are also very variable across different sampling sessions because they are subject to environmental factors over and beyond the effects of ground cover. We also show that 17 from the 18 plant species tested harbour Phytoseiidae with varying degrees of abundance and strong variations as well between the two sampling sessions. We conclude that all weed management methods produce plant communities that are capable of harbouring Phytoseiidae. We confirm that the modification of ground cover is possible through weed management methods. If these plant communities do not globally influence the presence of Phytoseiidae, their composition could therefore be oriented to attract greater numbers of the natural enemies of citrus pests, such as ladybugs or parasitoids whose need for alternative food such as nectar or pollen is attested.

Key-words: Agroecology; biological control; Citrus orchard; Functional trait; Natural enemies; Weeds.

Introduction

Conservation biological control, which consists in enhancing the ecosystem service by increasing populations of natural enemies in orchards, is a means to reduce dependency on toxic insecticide treatments, hence their impacts. Indeed, numerous studies have shown that insect-plant interactions can support biological control by increasing the very presence of natural enemies (Altieri and Letourneau, 1982; Wyss, 1996); Altieri (1999); (Landis *et al.*, 2000; Sarthou *et al.*, 2014), yet pesticides and herbicides are still commonly used, impacting the environment but also biological control itself (Theiling and Croft, 1988).

Citrus orchards in the Reunion Island are subject to strong pest pressures which affect fruit yields and quality, resulting in a significant use of pesticides. Among these pests, phytophagous mites cause significant crop damages and are subject to preventive

treatments because they are difficult to detect. Several species of the Phytoseiidae family are known to be effective predators of phytophagous mites, such as *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) (Abad-Moyano *et al.*, 2009), eriophyoid mites and *Polyphagotarsonemus latus* (Banks) (Acari: Tarsonemidae) (Gerson, 1992). Their use in the protection of citrus orchards would minimize the negative impact on natural enemies, and on the environment, of the widely used acaricides. The generalist Phytoseiidae mites are able to use alternative foods like pollen or nectar and can thus survive in the absence of prey. For some Phytoseiidae genera, these resources are essential to their development (McMurtry *et al.*, 2013). The availability of alternative food sources from an orchard cover can be modified by changing its vegetal composition.

Until now, weed management in orchards has been aimed at eliminating weed competition on crop resources (Hanson *et al.*, 2017). Today, many studies focus on the management of this large uncultivated area and its contribution to systems sustainability (Landis *et al.*, 2000). The manipulation of vegetal communities through weed management has already shown interesting results, in particular on the change in functional traits of spontaneous plant communities subjected to tillage, mulch, mowing or herbicide spraying (Mas *et al.*, 2007; Miñarro, 2012; Simoes *et al.*, 2014).

Several studies addressed the immediate or short-term impact of management practices on Phytoseiidae populations (Addison *et al.*, 2000; Mailloux *et al.*, 2010; Funayama, 2016; Sahraoui *et al.*, 2016), others compared the impact of wild cover, bare soil and monospecific cover on the biological control of tetranychid mites but not the impact, on Phytoseiidae populations in orchards, of modifying spontaneous plant communities through weed management practices. In this study, we focus more precisely on the impact of weed management methods on Phytoseiidae populations hosting capacity of resulting plant communities in order to increase biological control in citrus orchards in a sustainable way. We decided to use a functional approach for its capacity to generalise the results to various plant communities and various groups of natural enemies (Lavorel *et al.*, 1997). We

measured: (i) the modification of a single vegetation community subjected to four methods of weed management (tillage, mowing, grinding and herbicide) over two years and (ii) the capacity of these four resulting plant communities to harbour the populations of Phytoseiidae.

2. Material and methods

2.1. Study site and experimental design

An experiment was conducted at the CIRAD research station, Saint-Pierre, in the Reunion Island (21°19'25S; 55°29'18E; altitude: 153 m). The experimental site was a 3000 m² citrus orchard (*Citrus sinensis* x *C. reticulata* cv. Tangor grafted on *Citrango Carrizo*) with 149 trees planted in March 2012, after a 2-year spontaneous fallow, in a Cambisol soil (IUSS, 2014) (66.4 % clay, 25.6 % silt, and 8 % sand). The wet season spans from November to April and the dry season from June to October. The local average annual precipitation for the period 2014 to 2016 was 1025 mm.

The experiment began in March 2014. From March 2012 to February 2014 (before the experiment started), a chemical fertilizer (30-10-10, 100 g per tree) and/or an organic fertilizer ('Fulet', 3-6-12 +4MgO, 1.5 kg per tree) were applied twice each year at the base of the trees. The orchard was irrigated every 3 days with a drip watering system during the dry season. Weeds around the tree base and within 50-cm radii around them were controlled with the herbicide glyphosate (360 g.L⁻¹ and 4 L.ha⁻¹). Weeds in the 5-m-wide area between rows were controlled with a hammer mill.

The experiment used a split-plot design to test the effects of different weed management methods on the composition of the ground cover community. Four weed management treatments were compared: tillage (T), mowing (M), hammer mill (HM), and herbicide (H). There were four plots (13 m * 5 m) in each of six replicates, and each replicate included all

four treatments. A split-plot design was used to avoid the constraints of mechanization. Mowing and herbicide-spraying treatments were carried out in the same inter-rows so that they would not be disturbed by the tractors used for tillage or hammer mills. Hammer mills are the most commonly used engines for weed-management in citrus orchards on the Reunion Island.

Mowing was done with an adapted hedge-trimmer, which cuts up weeds at 10 cm above ground. A hammer mill (SML 155 SEPPI®) was used to crush weeds at the soil level. The herbicide treatment using Glyphosate (360 g.L^{-1} at 4 L.ha^{-1}) eliminated all weeds. A disk harrow (Grégoire and Besson®) was implemented once or twice in order to destroy the maximum of weeds. Weed management activities were activated when the ground cover was estimated by a farmer as being too high. The timing for treatment was the same for all four treatments, and their timing was spaced out by a period of 93 ± 27 days (mean \pm SD) depending on the season.

2.2. Weed sampling

Thirty-seven weed species were identified in the inter-rows of the experimental site by an exhaustive floristic survey (Le Bourgeois, 1993) conducted at the start of experiment (13 March 2014), just before the treatments were applied. The spontaneous vegetal community was found to be homogeneous, i.e., the total above-ground biomass and the species biomass did not differ among elementary plots.

From March 2014 to March 2016, the plots were sampled nine times, i.e., the plots were sampled just before weed management activities which were conducted on 13th March 2014, 20th May 2014, 17th October 2014, 3rd February 2015, 13th April 2015, 20th July 2015, 25th October 2015, 12th January 2016 and 27th March 2016. On these dates, two quadrats (40 cm^2) were randomly thrown into each plot. The plants within each quadrat were cut at the soil

surface, sorted according to species, dried at 80 °C for 48 h, and weighed to determine above-ground biomass.

2.3. The selection of traits for database purposes

Six traits, well-known for determining plant responses to disturbance, were assessed in the current study. Two of these response traits were Specific Leaf Area (SLA) and Leaf Dry Matter Content (LDMC). Resilience to disturbance, linked to potential growth rates, is positively correlated with SLA and is negatively correlated with LDMC (Bernhardt-Römermann, 2011). This is consistent with the trade-off between acquisition/conservation strategies. On the one hand, species with acquisition strategies have high SLA and low LDMC values; these values are associated with rapid growth. On the other hand, species with conservation strategies have low SLA and high LDMC values; these values are associated with slow growth (Tribouillois *et al.*, 2015). The third response trait observed was Life form (Raunkiaer, 1934), which includes sets of correlated traits related to architecture and persistence (relevant to disturbance) (McIntyre *et al.*, 1999). The other response traits considered were seed mass, type of reproduction and life history, which can affect how plants respond to disturbance (Trichard *et al.*, 2013).

We assembled a database describing the response traits and other properties of the weeds observed in the current study. A trait can be continuous or categorical and its value or treatment at any place and time is called an “attribute” (Lavorel *et al.*, 1997). For each species, the published literature was used to determine its family (Amaranthaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Poaceae, Sapindaceae); reproduction type, i.e., according to characteristics such as seeds (seed), or vegetative growth and seeds (vegetative_seed); life history (annual or perennial); and life form (chamaephyte, hemicryptophyte, geophyte, therophyte, or phanerophyte). This information was obtained from the following papers: (Le Bourgeois, 1999; Le Bourgeois *et*

al., 2008; Singh *et al.*, 2010; Assédé *et al.*, 2012; Singh *et al.*, 2014; Jürgens *et al.*, 2017). SLA and LDMC, in contrast, were measured as part of the current study by standard methods (Garnier *et al.*, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003; Kazakou *et al.*, 2014).

2.4. Comparison of taxonomic and functional traits across communities

To compare the composition of ground cover communities among treatments, we computed the Sørensen quantitative and qualitative similarity indices (Magurran, 1988; Zanin *et al.*, 1997; De Cauwer *et al.*, 2005):

$$\text{Qualitative index} = \left[\frac{2C}{A + B} \right] * 100$$

where A is the number of species of the first of the two compared treatments, B is the number of species of the other treatment, and C is the number of their common species.

$$\text{Quantitative index} = \left[\frac{2Nt}{Na + Nb} \right] * 100$$

where Na is the sum of the proportion of the species present in the first treatment, Nb is the same for the second treatment, and Nt is the sum of the lowest proportion (a or b) for each species.

Trait values at the community level were calculated according to the mass ratio hypothesis (Grime, 1998) which states that ecosystem processes are predominantly influenced by the dominant species in a community. A weighted mean value was calculated for quantitative traits (e.g., SLA) (Garnier *et al.*, 2004), and the relative abundance of the trait attributes was determined for qualitative traits (e.g., life-form) (de Bello *et al.*, 2010).

The abundance of a trait at each sampling time and for each plot was inferred from the dry masses of the species that expressed that trait, i.e., here and throughout, trait abundance is

based on the dry mass of plants rather than on the number of plants. They were expressed as g of dry matter.m⁻².

The community weighted mean values (CWMs) of the quantitative traits (SLA, and LDMC) for each plot on each sampling date were computed as:

$$\text{trait CWM} = \sum_{i=1}^n p_i * \text{trait}_i$$

where p_i is the relative contribution of species i to the maximum biomass of the community, n is the number of the most abundant species that together represented at least 80 % of the total biomass (Pakeman and Quested, 2007) for each treatment and sampling date for the 2 years of experiment, and trait_i is the trait value of species i (Garnier *et al.*, 2004). CWMs for SLA and LDMC were expressed as m².kg⁻¹ and g.kg⁻¹, respectively; the other trait attributes were expressed in terms of their relative abundance.

2.5. Phytoseiidae samplings

2.5.1. On the ground covers

Three samplings were carried out on the same experimental plot, at least 3 months after the last weed management timings in March, August and December 2016, and in April 2017. As detailed in Mailloux *et al.* (2010), the sampling protocol for each date consisted of haphazardly throwing a 40-cm-wide wooden frame on the ground cover of the twelve plots (four treatments, three replicates per treatment). All plants were identified; their abundances were visually estimated in percentage of the frame cover. Mites were removed from vegetation by means of the 'dipping-checking-washing of leaves' method (Boller, 1984). Phytoseiidae mites were then counted under a stereomicroscope (40 x magnification, EZ4 LEICA®), and mounted in Hoyer's medium on slides, then identified under a calibrated interference contrast microscope (200 x magnification, DM750, LEICA®). The generic

classification concepts of Chant and McMurtry (2007) were used for the identification of Phytoseiidae.

We used the reciprocal Simpson index to compare the diversity of the vegetal ground covers because it leads to a more intuitive interpretation of diversity than do Shannon or Simpson indices. Jost (2006) described the former as a real diversity index while the latter expresses a degree of entropy (Jost, 2006). Actually, the reciprocal index is equal to the number of species in case of an even distribution of the community species and it decreases with unevenness. It reflects the number of dominant species, i.e. species having high abundance
In comparison to the other:

$${}^2D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S \frac{ni(ni-1)}{N(N-1)}}$$

With 2D : Diversity index of order 2, ni : abundance of vegetal species (g.m^{-2}), N : total biomass of the sampling quadrat (g.m^{-2}).

2.5.2 On the vegetal species

Eighteen common species were sampled twice on the same experimental plot, the 20th of February and 30th of March 2017. For each sample, three individuals with at least 30 leaves were collected. Mites were removed, counted and identified as previously described. For each plant species, the numbers of trichomes per cm^2 and the presence or absence of domatia were observed and reported in Supplementary data 3.

2.6 Statistical analyses

Absolute and relative average biomasses and standard errors were computed with R software (Team, 2015). Principal component analyses (PCAs) performed with FactoMineR, and ade4 R packages were used to assess the effects of the weed management treatments

on trait values and abundances, as well as the effects of vegetal species on mite populations. Only major trait attributes and vegetal species were included in the analyses. Weed management treatments were set as supplementary variables. Because of the heteroscedasticity of the variances, we used the Kruskal-Wallis non-parametrical test with the Bonferroni method to adjust P values and to compare the relationships between weed management treatments and mean response trait values; abundance of vegetal species as well as Phytoseiidae population between weed management treatments.

3. Results

3.1. Growth rate of plant communities modified by weed management methods

The total ground cover biomasses are not different between treatments before April 2015 (Kruskal-Wallis test, $df = 3$; $P > 0.05$) but do differ in the 4 sampling dates ($P = 0.002, 0.05, 0.008, 0.005$, respectively) between April 2015 and January 2016 (Figure 1a). The modified growth rates of the vegetal communities from the second year indicate that their composition in quality and/or quantity of plant species diverge, so we decided to split the data into two periods for the rest of the analyses: Year 1 from March 2014 to March 2015, and Year 2 from April 2015 to March 2016. The average biomasses of the plant communities in Year 1 show no significant difference between treatments. For year 2, the biomasses for HM and M are not significantly different from each other but are significantly larger than those for T and H (Figure 1b, Kruskal-Wallis test, $df = 3$, $P < 0.001$).

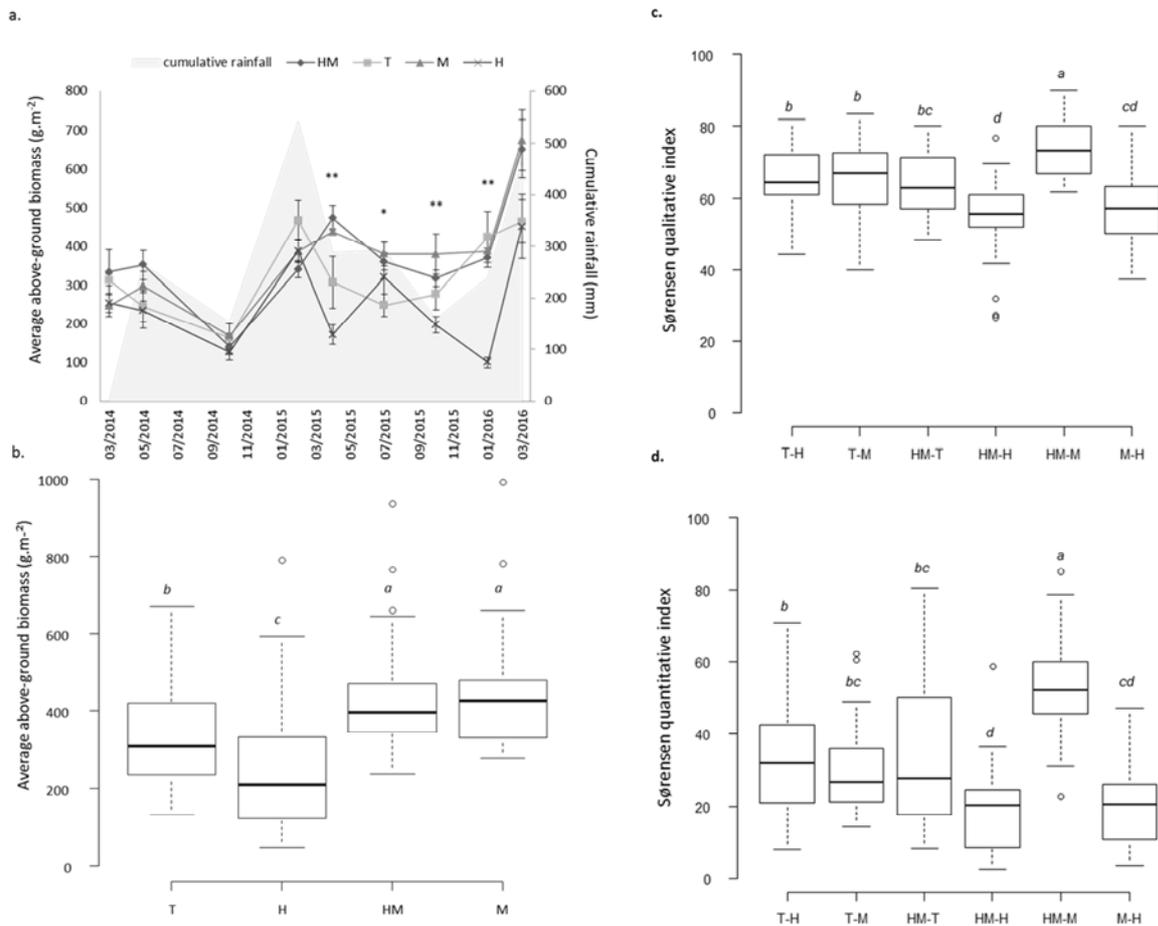


Figure 1. Average above-ground biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) as affected by four weed management treatments (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide) for a. the whole period and for b. the Year 2 period. In a., asterisks indicate significant differences between treatments at each time (Kruskal-Wallis test, $df = 3$, $P < 0.001$), and grey areas indicate the cumulative rainfall between two weed management times. In b., treatments with different letters are significantly different (Kruskal-Wallis test, $df = 3$, $P < 0.001$). Average Sørensen qualitative similarity index (c) and average Sørensen quantitative similarity index (d) for the Year 2 period as affected by four weed management treatments (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide). Groups with different letters are significantly different (for both indices: Kruskal-Wallis, $df = 5$, $P < 0.001$).

3.2. The impact of weed management methods on ground cover compositions

Compositions of vegetal communities evolved during the experimentation. Thirty-seven species were identified at the beginning, and a total of 55 species were recorded throughout

the two experimental years (43 for HM, 40 for M, 42 for T, and 52 for H). The Sørensen qualitative and quantitative similarity indices, calculated on Year 2, show significant differences in similarities between pairs of treatments (Fig. 1c and d). The qualitative index varies between 54.4 %, for the HM-H comparison, to 74.1 % for the HM-M comparison. The quantitative index varies from 19.0 %, for the HM-H comparison, to 53.4 % for the HM-M comparison. Both measures showed the same order of significance for the different groups. The indices indicate that HM and M are the most similar treatments and that H and HM are the most different. H is more comparable to T than to M or HM. The indices are not different regardless of the treatment compared to T whose ground cover composition seems intermediate to that of the other treatments.

Diversity indices 2D are not significantly different between the treatments for the first year (HM = M = 3.80, T = 4.19, H = 3.97). For the second year, the indices for T and HM increase (4.94, 4.66 respectively) and become higher than H index which decreases (3.46). The M index is not different from the other 3 treatments (with 4.19). These results indicate that more dominant species take place in T and HM treatments with time.

Subsequently, we restricted the study to the 18 vegetal species that are sufficient to account for at least 80 % of the total ground cover biomass for each individual plot at each harvest. The abundance of these species for Year 2 is represented in figure 2. We note that they differ significantly according to the weed management methods used. Thus *Desmanthus virgatus* (L.) Willd. (Fabaceae) is very abundant for M and HM, whereas it is almost absent for H and at an intermediate level for T. On the contrary, *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) will be present consistently for H and T only. *Melinis repens* (Willd.) Zizka (Poaceae) shows the highest abundance for HM and is absent for H.

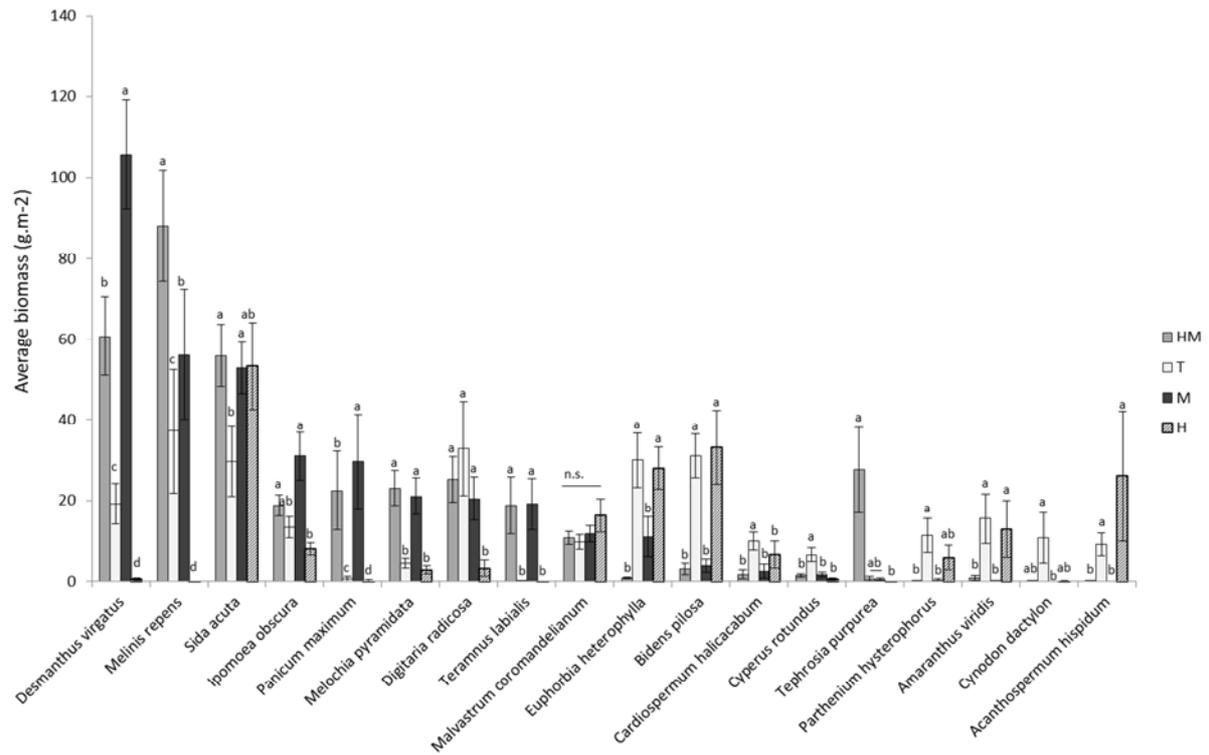


Figure 2. Average abundances over the second year of the 18 most abundant plant species in g.m⁻² according to the weed management methods used (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide). Groups with different letters are significantly different.

3.3. Abundance of response traits depending on the weed management method used

These same 18 species were used to analyse the abundance of response trait attributes (Table 1).

Species	Life form	Family	SLA (m ² .kg ⁻¹)	LDMC (g.kg ⁻¹)	Repro	Life history
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C	Therophyte	Asteraceae	16,6	152,9	seed	annual
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Therophyte	Amaranthaceae	17,4	234,4	seed	annual
<i>Bidens pilosa</i> L.	Therophyte	Asteraceae	34,4	175,8	seed	annual
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	Phanerophyte	Sapindaceae	24,0	313,1	seed	annual
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Geophyte	Cyperaceae	16,7	208,0	both	perennial
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Hemicryptophyte	Poaceae	30,5	363,6	both	perennial
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Chamaephyte	Fabaceae	13,6	302,7	seed	perennial
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	Hemicryptophyte	Poaceae	24,2	235,9	both	annual
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Chamaephyte	Euphorbiaceae	34,3	226,5	seed	annual
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	Therophyte	Convolvulaceae	20,6	167,9	seed	annual
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Chamaephyte	Malvaceae	25,0	325,1	seed	annual
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Therophyte	Poaceae	14,0	230,3	seed	annual
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Chamaephyte	Malvaceae	22,5	311,2	seed	perennial
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Hemicryptophyte	Poaceae	14,6	221,1	both	perennial
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Therophyte	Asteraceae	18,6	143,0	seed	annual
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	Chamaephyte	Malvaceae	26,4	333,7	seed	perennial
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Therophyte	Fabaceae	22,3	240,6	seed	perennial
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	Phanerophyte	Fabaceae	20,3	237,7	both	perennial

Table 1. Description of the 18 most abundant plant species across the 2 years of the experiment. Qualitative attributes (life form, family, type of reproduction (Repro), and life history) and seed mass (g) were obtained from the literature. Quantitative traits were measured in the current study using standard methods for SLA (m².kg⁻¹) and LDMC (g.kg⁻¹).

We transformed the data to obtain the relative abundance of traits for each treatment (see section 2.5). A main component analysis allows us to see which trait attributes are the most represented in the different weed management treatments (Figure 3).

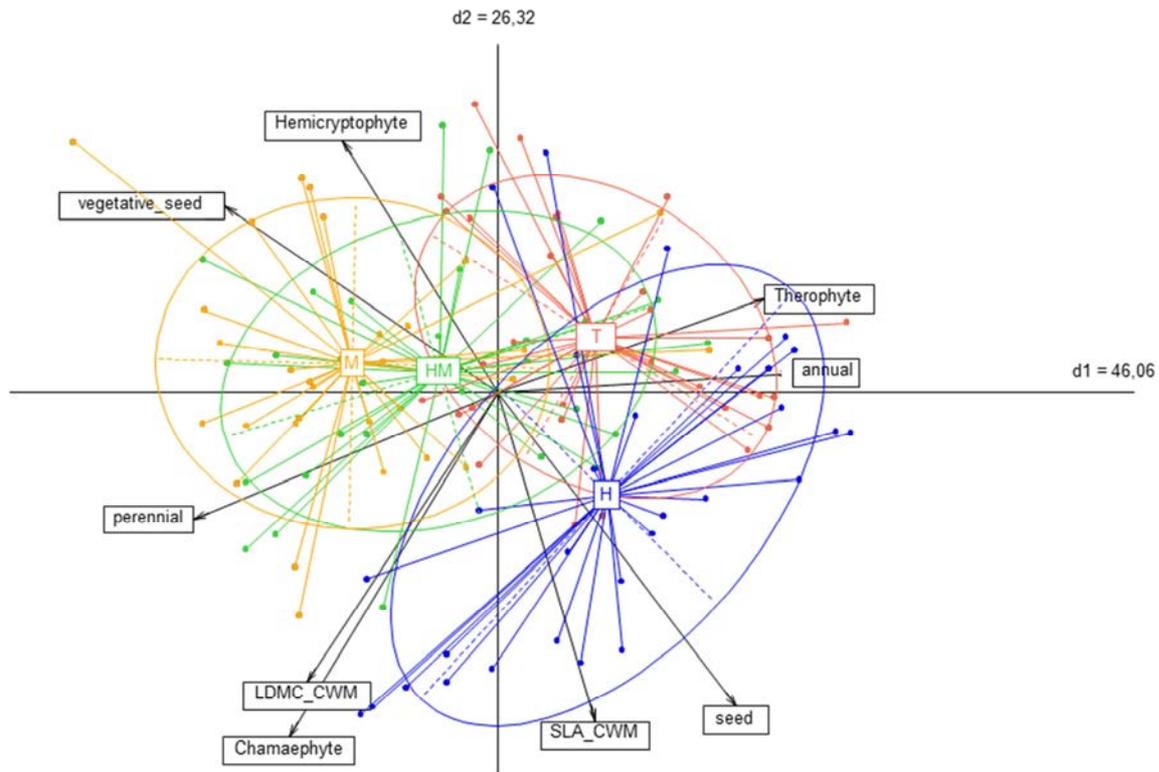


Figure 3. Principal component analysis on the most abundant attributes of the different pertinent response traits. Quantitative traits are expressed as community weighted mean values for SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$) and LDMC ($\text{g}.\text{kg}^{-1}$); the attributes of qualitative traits were expressed in relative abundances. (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide).

The relative abundance data used to develop the PCA are available in supplementary data. The first 2 axes explain more than 72 % of inertia in the data. Axis 1 (46 %) separates M and HM from T and H, and the main difference is explained by the traits of life history, type of reproduction and life form. Axis 2 (26 %) discriminates H from other treatments with a major contribution of SLA and LDMC, followed by life form traits and reproductive traits. Thus, perennial and vegetative propagated species are more represented for M and HM treatments, whereas annual species with sexual reproduction predominate in the T and H ground covers. M and HM covers have a lower SLA and a stronger LDMC than T and H. This difference illustrates the favouritism of conservative species with slower growing for HM and M which are less destructive treatments than H and T which favour fast growing species.

The attributes of response traits are not represented equitably between treatments; we then compared their absolute abundances between the weed management methods. All absolute trait abundances and their statistical comparisons are summarized in Table 2.

Treatment

	Attributes	KW test	T	H	HM	M
SLA_CWM		***	20.5 ± 0.7 ^b	24.7 ± 1.0^a	18.8 ± 0.4 ^b	18.4 ± 0.5 ^b
LDMC_CWM		***	209.1 ± 7.7 ^b	226.1 ± 10.7 ^b	258.8 ± 4.6^a	260.8 ± 5.0^a
seedmass_CWM		n.s	4.9 ± 0.6 ^a	5.5 ± 0.5 ^a	4.6 ± 0.4 ^a	5.4 ± 0.6 ^a
Life form	Ch	***	110.4 ± 13.6 ^b	56.2 ± 9.2 ^b	179.8 ± 19.7 ^{ab}	240.5 ± 19.9^a
	He	***	39.8 ± 13.7 ^a	4.6 ± 2.4^b	56.6 ± 12.8 ^a	59.5 ± 13.6 ^a
	Ge	***	7.8 ± 2.0^a	0.6 ± 0.3 ^b	1.7 ± 0.5 ^b	1.9 ± 0.8 ^b
	Th	**	127.1 ± 19.5 ^{ab}	95.2 ± 21.9^b	164.6 ± 22.8 ^a	108.8 ± 18.3 ^{ab}
Family	Ph	**	11.8 ± 2.7^a	8.0 ± 3.9 ^b	24.3 ± 8.3 ^{ab}	25.7 ± 8.1 ^{ab}
	Am	***	18.4 ± 7.3^a	15.3 ± 8.3^a	1.0 ± 0.7 ^b	0.02 ± 0.02 ^b
	As	***	61.2 ± 8.1^a	77.2 ± 20.9^a	4.1 ± 1.9 ^b	5.1 ± 1.9 ^b
	Co	***	15.9 ± 3.1 ^{ab}	9.5 ± 1.8 ^b	22.3 ± 3.0^a	36.8 ± 7.1^a
	Cy	***	7.8 ± 2.0^a	0.6 ± 0.3 ^b	1.7 ± 0.5 ^b	1.9 ± 0.8 ^b
	Eu	***	35.6 ± 7.9^a	33.2 ± 6.1^a	1.0 ± 0.3 ^b	13.1 ± 5.8 ^b
	Fa	***	23.6 ± 5.9 ^b	0.9 ± 0.4 ^c	127.2 ± 15.8^a	149.0 ± 17.7^a
	Ma	***	52.1 ± 11.2 ^b	86.0 ± 14.8 ^{ab}	106.6 ± 12.9^a	101.8 ± 10.7^a
	Po	***	84.0 ± 20.8 ^b	4.7 ± 2.4 ^c	161.3 ± 21.1^a	126.2 ± 23.6 ^{ab}
	Sa	***	11.8 ± 2.7^a	7.9 ± 3.9 ^b	2.1 ± 1.4 ^b	3.0 ± 2.0 ^b
Type of reproduction	S	n.s	240.0 ± 18.2 ^a	229.2 ± 29.9 ^a	274.5 ± 20.2 ^a	227.1 ± 16.7 ^a
	V_S	***	70.4 ± 16.3 ^b	6.1 ± 2.7 ^c	152.8 ± 23.6^a	209.9 ± 22.6^a
Life history	A	***	221.7 ± 22.6^a	156.8 ± 28.9 ^b	155.5 ± 15.0 ^{ab}	126.2 ± 17.8 ^b
	P	***	88.8 ± 14.4 ^b	78.5 ± 13.9 ^b	271.8 ± 27.9^a	310.8 ± 25.6^a

Table 2. Abundances of traits as affected by the weed management treatments used during the Year 2 period. (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide). The units are m².kg⁻¹ for specific leaf area (SLA) community weighted mean values (CWM), g.kg⁻¹ for CWM of leaf dry matter content (LDMC_CWM), g for CWM of seed mass (seedmass_CWM), and g.m⁻² for all other traits. Values are means ± standard errors. For each trait, means followed by different letters are significantly different (Kruskal-Wallis (KW) test). Ch: Chamaephytes, He: Hemicryptophytes, Ge: Geophytes, Th: Therophytes, Ph: Phanerophytes, Am: Amaranthaceae, As: Asteraceae, Co: Convolvulaceae, Cy: Cyperaceae, Eu: Euphorbiaceae, Fa: Fabaceae, Ma: Malvaceae, Po: Poaceae, Sa: Sapindaceae, S: Seed, V_S: Vegetative_Seed, A: Annual, P: Perennial.

The abundance of chamaephytes is significantly higher for M than for T or H. The annual species abundance is higher for T than for the other treatments and the sexually reproduced specie abundances are not different among treatments. On the other hand, perennial and vegetative reproduction species are more abundant for HM and M than for H and T. The Asteraceae, Amaranthaceae, and Euphorbiaceae families were significantly more abundant for H and T than for HM and M, while Poaceae and Fabaceae were more present for HM and M than for T or H. The limited number of species for certain families does not allow us to conclude in terms of generality on the possible impact of the weed management methods used with respect to their quantities. However, we pay particular attention to the Poaceae (*Panicum maximum* Jacq.), which can pose a major problem in orchards because of their competitive ability. They are strongly suppressed by the H treatment while they increase with treatments HM and M.

3.4 Composition and abundance of Phytoseiidae

Of the 3 sampling sessions, 649 Phytoseiidae were surveyed. Table 2 presents the genus of Phytoseiidae and the distribution of numbers by genus. The most abundant species in each genus were: *Amblyseius largoensis* (Muma); *Euseius ovaloides* (Blommers); *Kuzinellus bourbonensis* Kreiter & Ueckermann; 2 unidentified *Neoseiulus* species, *Neoseiulus* sp.1 and sp.2; *Phytoseius haroldi* Ueckermann & Kreiter; *Proprioseiopsis ovatus* (Garman); *Typhlodromus (Anthoseius) moraesii* Kreiter & Ueckermann. The 3 most abundant genera are: *Typhlodromus (Anthoseius)* (35.7 %); *Phytoseius* (30.4 %) and *Neoseiulus* (20.2 %). The identified Phytoseiidae are all generalist.

Genus Phytoseiidae	Number of Phytoseiidae			
	HM	T	M	H
<i>Amblyseius spp.</i>	3 ± 0.7	4 ± 1.0	2 ± 0.4	0
<i>Euseius sp.</i>	3 ± 0.7	5 ± 0.3	16 ± 1.3	2 ± 0.4
<i>Kuzinellus sp.</i>	1 ± 0.3	2 ± 0.4	4 ± 1.3	4 ± 0.9
<i>Neoseiulus spp.</i>	35 ± 5.7	50 ± 5.5	22 ± 3.2	24 ± 3.1
<i>Phytoseius spp.</i>	73 ± 4.6	20 ± 1.7	45 ± 2.4	59 ± 4.2
<i>Proprioseiopsis spp.</i>	0	40 ± 3.1	1 ± 0.3	2 ± 0.4
<i>Typhlodromus (Anthoseius) spp.</i>	24 ± 2.4	70 ± 2.6	34 ± 2.3	104 ± 3.4
Phytoseiidae (total)	139 ± 28.9	191 ± 25.0	124 ± 19.7	195 ± 31.4

Table 3 Phytoseiidae genus and numbers given the weed management method. HM: Hammer mill; T: Tillage; M: Mowing; H: Herbicide.

T and H treatments contain globally more Phytoseiidae than M and HM, however the trend does not exceed the threshold of significance. The distributions of Phytoseiidae by genus are very variable between the replicates within a treatment and do not allow to highlight possible differences of Phytoseiidae genera between treatments, as would have suggested the number of *Proprioseiopsis* spp. almost exclusively found on the cover of treatment T.

The number of Phytoseiidae is much higher for the sampling Session 3 (563 Phytoseiidae) than for Session 1 or 2 (42 and 44, respectively). This led us to focus on this sampling session and analyse more precisely the relationships that may exist between its Phytoseiidae populations, weed management methods and plant species abundances.

3.5 The relationship between ground cover and Phytoseiidae

Figure 4 shows a principal component analysis performed with the percentage of soil covered with each vegetal species present and the number of Phytoseiidae recorded in the quadrats of Session 3 (see materials and methods 2.5.1). In supplementary variables, we have shown weed management treatments (coloured ellipses) to confirm the consistency of this sampling session compared to the trends observed in the plant communities of Year 2.

The first axis (22.87 % of inertia) is mainly elaborated with the percentage of soil covered variables of *Acanthospermum hispidum* D.C. (Asteraceae) and *D. virgatus*. It is positively correlated with LDMC, *D. virgatus*, *Melochia pyramidata* L. (Malvaceae) and the type of reproduction attribute "vegetative_seed". It is negatively correlated with community SLA variables, *Euphorbia heterophylla* L. (Euphorbiaceae) and *A. hispidum*. This axis shows an interaction with the weed management treatments (R^2 : 0.80, P -value: 0.004), it contrasts HM and M with T and H. Axis 2 (21.6 %) is mainly developed with the Phytoseiidae abundance variable and does not relate to weed management treatments. It is positively correlated with *Malvastrum coromandelianum* L. Garcke (Malvaceae) and *Tephrosia purpurea* (L.) Pers. (Fabaceae), with the type of reproduction attribute "Seed" and with the life form attributes Chamaephyte and Therophyte. It is negatively correlated with the type of reproduction "vegetative_seed", Hemicryptophytes and *Panicum maximum* (Jacq.) and Phytoseiidae.

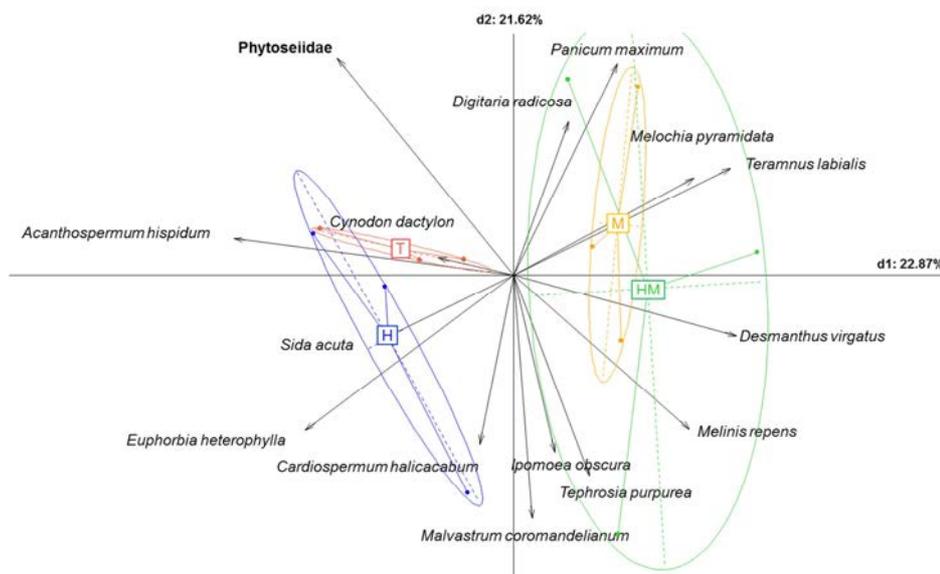


Figure 4. Principal component analysis with abundances of vegetal species (in percentage of soil covered) and numbers of Phytoseiidae ($n.m^{-2}$). Weed management methods are set as supplementary variables and illustrated by colored ellipsoids : HM: Hammer mill; T: Tillage; M: Mowing; H: Herbicide.

As seen roughly in Table 3, no evident relationship between the overall number of Phytoseiidae and the weed management treatments appears. Figure 4 suggests that there is

neither any relationship between the total number of Phytoseiidae and the abundance of a plant species other than a trend for *P. maximum* and an inverse covariation with *M. coromandelianum* and *T. purpurea*. We have unsuccessfully statistically tested the relationships between the quantities of Phytoseiidae and the abundance of plant species present in the quadrats. However, the observation of the number of Phytoseiidae according to the abundances of plant species in the Supplementary data 3, suggests a relationship between the abundance of predators and the presence of *P. maximum* or *A. hispidum*.

In order to compare more precisely the capacity of these plant species to host Phytoseiidae, we conducted two sessions of Phytoseiidae samplings on major plant species, one by one. The results are presented in Figure 5, showing the numbers of Phytoseiidae per 100 g of each plant. Phytoseiidae are present on all species tested except on *Cyperus rotundus* L. (Cyperaceae). This presence may be more or less important and varies within sessions for a single plant species. The density of Phytoseiidae is comparable between the 2 samples only for *B. pilosa*, *M. repens*, *Parthenium hysterophorus* L. (Asteraceae), *A. hispidum* and to a lesser extent for *P. maximum* and last for *C. rotundus* from which they are absent. We do not observe consistency of the Phytoseiidae families for the vegetal species (data not shown).

Contrary to what could have been expected, we do not show direct relationships between density of Phytoseiidae, density of trichomes or presence of domatia. On figure 5, we can see that plants, like *P. maximum*, with observed domatia and high density of trichomes do not host as much Phytoseiidae as *B. pilosa* with few trichomes, and no more than *D. virgatus*, which have few trichomes and no observed domatia. Domatia are observed on *S. acuta* and *T. purpurea*, whereas these vegetal species did not host any Phytoseiidae during sample 2. *C. rotundus* has no visible trichomes nor domatia and do not host any Phytoseiidae, however *M. pyramidata* present the same characteristics and hosts Phytoseiidae even if the population is not as large as for other vegetal species.

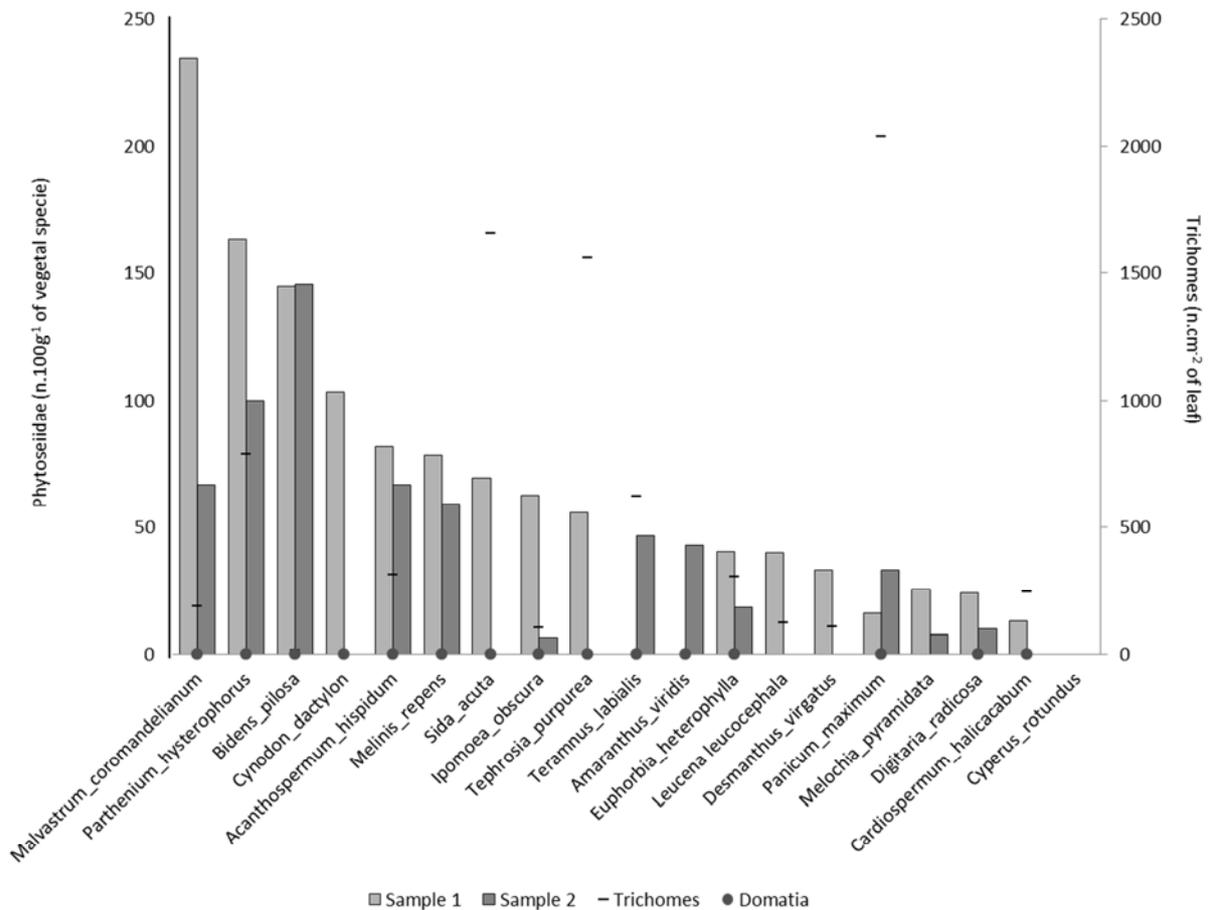


Figure 5. The bars represent the numbers of Phytoseiidae per 100 g of each vegetal species for samples 1 and 2. Black dots when present indicate that domatia were observed on the plant and hyphens represent on a second absciss the density of trichomes on the lower leaf surface of the plant.

Discussion

We have shown that it is possible to manipulate the ground cover composition using weed management methods, and that these covers were all capable of hosting populations of Phytoseiidae, being one of the key natural enemies of citrus orchards. Weed management, based on simple decision rules, is already a routine part of citrus orchard farming operations so that this approach is particularly appropriate for its use by producers. In this study, we point out the main differences observed in the vegetal species which composed the ground covers of HM and M compared to H from a qualitative, and particularly from a quantitative,

point of view. We showed that total biomasses differed among the treatments and that these differences are significant as early as the second year of the experiment.

We observed that the dominant families, life forms, and life histories of the ground cover differed among the weed management treatments applied. We identified two groups of traits associated with the different treatments. The first group included a perennial life history, vegetative reproduction, high LDMC CWM values, and more chamaephytes and hemicryptophytes than other life forms; this first group of traits were associated with M and HM (Fig. 3 and table 2). The second group of traits included an annual life history, reproduction via seeds, high SLA CWM values, and more therophytes than other life forms; the second group was associated with H. M and HM tended to favour Fabaceae, Poaceae, and Malvaceae, while H and T tended to favour Asteraceae, Euphorbiaceae, and Amaranthaceae (table 2). However, the number of observed species in each family was too low to indicate a definite relationship between families and weed management.

The differences we observed in life form, SLA and LDMC values seem to reflect adaptations by the ground cover community in line with the level and type of weed management perturbation. SLA and LDMC values can be considered as reflecting resilience trade-off in response to perturbations (Bernhardt-Römermann, 2011). Heavy grazing is associated with low LDMC values and high SLA values, which would support rapid growth; less severe perturbations are associated with lower SLA and higher LDMC values, which would support the conservation of tissues (Cruz *et al.*, 2010). The combination of low LDMC and high SLA values is associated with a rapid return on investment and short-lived leaves, while the combination of high LDMC and low SLA values is associated with a low rate of return on investment and long-lived leaves with comparable light-capture during the whole life cycle (Westoby, 1998). The results of our study were consistent with this view of plant strategy in that the treatment with intense perturbation (H) was characterized by low LDMC and high SLA values, i.e., herbicide treatment selected for plants would favour a rapid return on investment rather than conservation. Furthermore, Meiss *et al.* (2008) found in a glasshouse

experiment that the strength of a response to cutting depends on the position of the cut relative to the position of the plant's buds. In our study, chamaephytes were more abundant in mowed plots than in the other plots. This was reasonable given that the plants in the mowing treatment were cut at a height of 10 cm, which would have left the chamaephytes with buds which could support regeneration and spread (Fig. 6). The species prevail between two weed management timings and progressively spread as observed on data from the field.

This was consistent with the result of Castro and Freitas (2009), who reported that when grazing intensity decreased, the subsequent increase in biomass was related to the replacement of herbaceous plants with shrubs. Likewise, Zanin *et al.* (1997) showed that when perturbations stopped, chamaephytes and hemicryptophytes replaced therophytes as the dominant plants in the ground cover. According to Zanin *et al.* (1997), changes in the ground cover that occur when chemical and physical perturbations are stopped can be considered as a form of ecological succession. According to Castro and Freitas (2009), plant height, LDMC values, and seed masses increased in step with abandonment in time, whereas SLA values decreased. The theory of successions has a different temporal scale, ranging from years to decades, but they provide information on the transitions which occur from perturbed covers (herbicide, hard grazing) to less perturbed areas (mowing, abandonment) which we can observe at the weed management temporal scale on the field.

Although we found substantial differences in response traits resulting from different weed management methods, with higher biomasses in response to regular HM and M compared to H and T, we hardly find any relationship between ground covers and greater efficiency in biological control with Phytoseiidae populations. Cultural practices have different immediate impacts on Phytoseiidae populations. Thus, plowing seems to favour their migration from the herbaceous stratum to the trees (Sahraoui *et al.*, 2016) whereas monthly mowing in apple orchards leads to a decrease in the control of *T. urticae* by Phytoseiidae because they may suffer from a shortage of alternative food from cover crops (Funayama, 2016). Herbicide sprayings are known to impact Phytoseiidae populations directly (Hislop and Prokopy, 1981)

causing their temporary decrease at least. Our study reveals that modifying spontaneous vegetation by means of management practices does not seem to affect Phytoseiidae population rates, which remain the same whatever treatments are applied.

Typhlodromus (Anthoseius) (35.7 %); *Phytoseius* (30.4 %) and *Neoseiulus* (20.2 %) were the three dominant genera of Phytoseiidae of all sampling sessions with no difference between weed management treatments. From a functional point of view, the importance of functional diversity predominates on diversity *per se* (Petchey and Gaston, 2002; Mokany *et al.*, 2008), which may explain that even if ground covers differ in composition, they can have the same functional impact on predator densities. The relationship between response and effect traits in terms of biological control is unclear in the current study, we suspect that sexually reproducing annual species will produce more flowers than asexually reproducing species, and that such flowers could function as alternative foods for natural enemies, such as Phytoseiidae. The biomass of sexually reproducing annual species, however, did not differ among the four treatments, which could explain the lack of differences in mite populations. On the other hand, chamaephytes and hemicryptophytes, which were more abundant for HM and M than for H or T, could provide better dense shadowed shelter for Phytoseiidae which avoid direct exposure to sunlight (McMurtry *et al.*, 2013) than the shelters provided by the erect therophytes following herbicide treatment would. Finding relationships between response and effect traits should increase our understanding of community properties and on how communities affect their environment (Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008).

Generally, we find that populations of Phytoseiidae present within the same ground cover vary widely in different sampling sessions and are most certainly subjected to greater environmental factors, as reflected by the effects of seasons (de Villiers and Pringle, 2011), over and above the effects of vegetable ground cover attributes. Childers and Denmark (2011) also showed that the presence of Phytoseiidae on a plant could vary from one month

to another within the same year, which could explain the variation in the amount of Phytoseiidae found between our isolated plant samples.

Phytoseiidae were found in greater or lesser proportions on 17 out of the 18 plants tested in our covers. This is consistent with Childers and Denmark's study (2011) who found that, from the 82 plants species they tested, Phytoseiidae were associated with 71 of them. In our study, only *C. rotundus* did not host Phytoseiidae. Other authors have identified Phytoseiidae on the *C. rotundus* plant (Sahraoui *et al.*, 2014) but De Villiers and Pringle (2011) had not detected any Phytoseiidae on the very similar species *Cyperus esculentus* L. On the contrary species such as *B. pilosa*, *M. repens*, *P. hysterophorus* and *A. hispidum* appear to be suitable for hosting these natural predators.

It has been shown that the presence of Phytoseiidae can be influenced by foliar traits such as domatia (O'Dowd D, 1989; Pemberton and Turner, 1989) or foliar trichomes density (Kreiter *et al.*, 2002; Roda *et al.*, 2003; Schmidt, 2014). In our study, trichome densities and the presence of domatia in vegetal species do not by themselves explain the differences in abundance of Phytoseiidae hosted. A study of the impact of the abundance of effect traits on predator populations needs to be done at the vegetal community level

Our study states the amount of mite predators in the herbaceous stratum. However, the increase of Phytoseiidae on orchard ground cover is not systematically associated with an improvement in biological control on the trees tested (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011; Sahraoui *et al.*, 2014; Sahraoui *et al.*, 2016) and measures on the effectiveness of biological control in the canopy should complement these results. Sahraoui *et al.* (2014) have shown in their study that certain Phytoseiidae genera from the ground cover can be hardly adapted to survive in the canopy. Thus they found that *Euseius stipulatus* (Athias-Henriot) predominates on the canopy whereas it was hardly present on the ground cover. This very competitive generalist (Abad-Moyano *et al.*, 2010b), in large numbers in the canopy, is less effective than the generalist and impairs biological control (Abad-Moyano *et al.*, 2010a). A cover with poor

quality pollen, detrimental to the survival of generalists, can then be favourable to a less competitive specialist. Yet specialists are more likely to feed on prey than generalists, thus increasing the abundance of specialists, which can enhance the quality of biological control against Tetranychidae, for example (Pina *et al.*, 2012). Indeed, some studies do point to a possible decline in the efficiency of biological control due to an increase in generalists, to the detriment of specialists (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011). One can then raise the question as to whether testing less diversified ground covers, by selecting plant species that appear to be most suitable for target predators, is actually justified (Aguilar-Fenollosa *et al.*, 2011; Sahraoui *et al.*, 2016). On the other hand, mite predator generalists are less sensitive to the lack of prey than specialists are, because of their ability to use alternative foods (McMurtry, 1992), which allows more stability in populations over time. Colloff *et al.* (2013) have shown that the presence of generalists in great numbers in a ground cover suitable for their hosting could suffice to lead to an economically advantageous control against Kelly's citrus thrips, *Pezothrips kellyanus* (Bagnall).

By the constant presence of Phytoseiidae, regardless of the ground cover from the different management practices applied, our results induces us to consider modifying resident vegetation on additional criteria, such as its attractiveness to other natural enemies, an important parameter for citrus orchards to ensure more global biological control. For instance, *D. virgatus*, which has a significant amount of extra-floral nectar, is favoured in a moderately perturbed ground cover maintained by mowing (M) and it could provide alternative food for ladybugs and lacewings which play a role in the regulation of aphids while harbouring Phytoseiidae generalists. In the same vein, our results show that *B. pilosa* hosts a large number of Phytoseiidae and that it is significantly more present in H and T. Yet this species is known to favour Syrphidae and bring food to Coccinellidae (Amaral *et al.*, 2013), so that it could be used to sustain the presence of natural enemies in more perturbed environments.

Conclusion

In this study, we show that spontaneous vegetal communities can be modified in quantity and quality over time, using weed management methods, whilst maintaining the abundance of Phytoseiidae populations. More precisely, our results revealed that 17 out of the 18 vegetal species tested do host Phytoseiidae with variable degrees of abundance. If these diversified vegetal communities do not globally influence the presence of Phytoseiidae, their composition could therefore be oriented towards the search for additional natural enemies seeking habitat in citrus orchards such as ladybugs or parasitoids, whose need for alternative food such as nectar or pollen is attested. Further research is needed to validate this assumption.

Acknowledgements

This work was supported by the National Office for Water and Water Environment (ONEMA), (Ecophyto program, 'Biodiversité-Ecophyto', Agrum'Aide, 2014-2018). The authors thank students Léo Santurette, and Mélodie Ollivier for their support, and the whole technical field staff for the management and implementation of the experiment. The authors thank Corinne O'Connor, for her language editing work on this article.

References

- Abad-Moyano, R., Pina, T., Dembilio, O., Ferragut, F., Urbaneja, A., 2009. Survey of natural enemies of spider mites (Acari: Tetranychidae) in citrus orchards in eastern Spain. *Exp. Appl. Acarol.* 47, 49-61.
- Abad-Moyano, R., Urbaneja, A., Hoffmann, D., Schausberger, P., 2010a. Effects of *Euseius stipulatus* on establishment and efficacy in spider mite suppression of *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* in clementine. *Exp. Appl. Acarol.* 50, 329-341.
- Abad-Moyano, R., Urbaneja, A., Schausberger, P., 2010b. Intraguild interactions between *Euseius stipulatus* and the candidate biocontrol agents of *Tetranychus urticae* in Spanish clementine orchards: *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*. *Exp. Appl. Acarol.* 50, 23-34.
- Addison, J.A., Hardman, J.M., Wilde, S.J., 2000. Pollen availability for predaceous mites on apple: spatial and temporal heterogeneity. *Experimental & Applied Acarology* 24, 1-18.

- Aguilar-Fenollosa, E., Ibáñez-Gual, M.V., Pascual-Ruiz, S., Hurtado, M., Jacas, J.A., 2011. Effect of ground-cover management on spider mites and their phytoseiid natural enemies in clementine mandarin orchards (II): Top-down regulation mechanisms. *Biol. Control* 59, 171-179.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 74, 19-31.
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protect.* 1, 405-430.
- Amaral, D.S.S.L., Venzon, M., Duarte, M.V.a., Sousa, F.F., Pallini, A., Harwood, J.D., 2013. Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biol. Control* 64, 338-346.
- Assédé, E.P., Adomou, A.C., Sinsin, B., 2012. Magnoliophyta, biosphere reserve of Pendjari, atacora province, Benin. *Check list* 8, 642-661.
- Bernhardt-Römermann, M., 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *J. Ecol.* 99, 777-787.
- Castro, H., Freitas, H., 2009. Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *J. Arid Environ.* 73, 506-511.
- Chant, D.A., McMurtry, J.A., 2007. Illustrated keys and diagnoses for the genera and subgenera of the Phytoseiidae of the world (Acari: Mesostigmata). Indira Publishing House, West Bloomfield.
- Childers, C.C., Denmark, H.A., 2011. Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) within citrus orchards in Florida: species distribution, relative and seasonal abundance within trees, associated vines and ground cover plants. *Exp. Appl. Acarol.* 54, 331-371.
- Colloff, M.J., Lindsay, E.A., Cook, D.C., 2013. Natural pest control in citrus as an ecosystem service: Integrating ecology, economics and management at the farm scale. *Biol. Control* 67, 170-177.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335-380.
- Cruz, P., De Quadros, F.L.F., Theau, J.P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., Carvalho, P.C.F., 2010. Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecol. Manage.* 63, 350-358.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.a., Harrison, P.a., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* 19, 2873-2893.
- De Cauwer, B., Reheul, D., D'Hooghe, K., Nijs, I., Milbau, A., D'hooghe, K., 2005. Evolution of the vegetation of mown field margins over their first 3 years. *Agric., Ecosyst. Environ.* 109, 87-96.
- de Villiers, M., Pringle, K.L., 2011. The presence of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and its predators on plants in the ground cover in commercially treated vineyards. *Exp. Appl. Acarol.* 53, 121-137.
- Funayama, K., 2016. Influence of mowing on dynamics of native phytoseiid mites and *Tetranychus urticae* in apple orchards in northern Japan. *Exp. Appl. Acarol.* 70, 57-67.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15, 688-695.
- Gerson, U., 1992. Biology and control of the broad mite, *Polyphagotarsonemus latus* (Banks)(Acari: Tarsonemidae). *Exp. Appl. Acarol.* 13, 163-178.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902-910.

Hanson, B.D., Roncoroni, J., Hembree, K.J., Molinar, R., Elmore, C.L., 2017. Weed Control in Orchards and Vineyards. In: Thomas B, M.B.M.D. (Ed.), Encyclopedia of applied plant sciences. Academic Press (Elsevier Ltd), Waltham, USA, pp. 479-484.

Hislop, R.G., Prokopy, R.J., 1981. Integrated management of phytophagous mites in Massachusetts (U.S.A.) apple orchards. 2. Influence of pesticides on the predator *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) under laboratory and field conditions. *Protection Ecology* 3, 157-172.

IUSS, 2014. World reference base for soil resources 2014 international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.

Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375.

Jürgens, N., Strohbach, B., Schmiedel, U., Rügheimer, S., Erb, E., Wesuls, D., Schrenk, J., Dreber, N., Schmidt, M., Mayer, C., Zizka, A., Horn, P., Mills, A., Etzold, S., Schulz, A., Beaumont, J., Oncken, I., Revermann, R., Niesler, I., Kwembeya, E., Deckert, J., Kuhlmann, M., Reddig, C., Miehl, G., Christiaan, R., Finckh, M., Kruger, S., Coetzee, M., Fortuin, A., Ihlenfeldt, H., Le Roux, A., Erb, P., Groengroeft, A., Helme, N., 2017. Photo Guide to Plants of Southern African plants. www.southernafricanplants.net, BioCentre Klein Flottbek, Hamburg, Germany, p. (accessed 01 12 2017).

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E., 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *J. Veg. Sci.* 25, 235-247.

Kreiter, S., Tixier, M.S., Croft, B.A., Auger, P., Barret, D., 2002. Plants and Leaf Characteristics Influencing the Predaceous Mite *Kampimodromus aberrans* (Acari: Phytoseiidae) in Habitats Surrounding Vineyards.

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.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? , *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 149-164.

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.* 12, 474-478.

Le Bourgeois, T., 1993. Weeds in cotton rotation in Northern Cameroon (Africa). Habitat amplitude and infestation rate; phenological. *Evolution et Ecologie*. Université Montpellier 2

Le Bourgeois, T., 1999. *AdvenRun : principales mauvaises herbes de La Réunion : description - herbicides*. CIRAD.

Le Bourgeois, T., Bonnet, P., Edelin, C., Grard, P., Prosperi, M.J., Theveny, F., Barthélémy, D., 2008. IDAO A Multimedia Approach to Computer Aided Identification. <http://idao.cirad.fr/>, p. (accessed 01.12.2017).

Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Mailloux, J., Le Bellec, F., Kreiter, S., Tixier, M.-S., Dubois, P., 2010. Influence of ground cover management on diversity and density of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in Guadeloupean citrus orchards. *Experimental & Applied Acarology* 52, 275-290.

Mas, M.T., Poggio, S.L., Verdú, a.M.C., 2007. Weed community structure of mandarin orchards under conventional and integrated management in northern Spain. *Agric., Ecosyst. Environ.* 119, 305-310.

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10, 621-630.

McMurtry, J.A., 1992. Dynamics and potential impact of 'generalist' phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental & Applied Acarology* 14, 371-382.

McMurtry, J.A., De Moraes, G.J., Sourassou, N.F., 2013. Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic and Applied Acarology* 18, 297-320.

Meiss, H., Munier-Jolain, N., Henriot, F., Caneill, J., 2008. Effects of biomass, age and functional traits on regrowth of arable weeds after cutting. *Journal of Plant Diseases and Protection - Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Special Is*, 493-499.

Miñarro, M., 2012. Weed communities in apple orchards under organic and conventional fertilization and tree-row management. *Crop Protect.* 39, 89-96.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96, 884-893.

O'Dowd D, J., 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 37, 191-236.

Pakeman, R.J., Quested, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* 10, 91-96.

Pemberton, R.W., Turner, C.E., 1989. Occurrence of Predatory and Fungivorous Mites in Leaf Domatia. *Am. J. Bot.* 76, 105-112.

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5, 402-411.

Pina, T., Argolo, P.S., Urbaneja, A., Jacas, J.A., 2012. Effect of pollen quality on the efficacy of two different life-style predatory mites against *Tetranychus urticae* in citrus. *Biol. Control* 61, 176-183.

Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography* (collected translated papers of C. Raunkiaer). Oxford University Press, Oxford (UK).

Roda, A., Nyrop, J., English-Loeb, G., 2003. Leaf pubescence mediates the abundance of non-prey food and the density of the predatory mite *Typhlodromus pyri*. *Experimental & Applied Acarology* 29, 193-211.

Sahraoui, H., Kreiter, S., Lebdi-Grissa, K., Tixier, M.S., 2016. Sustainable weed management and predatory mite (Acari: Phytoseiidae) dynamics in Tunisian citrus orchards. *Acarologia* 56, 517-532.

Sahraoui, H., Tixier, M.S., Lebdi-Grissa, K., Kreiter, S., 2014. Diversity and abundance of Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) in three crop management strategies of citrus orchards in Tunisia. *Acarologia* 54, 155-169.

Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agric., Ecosyst. Environ.* 194, 17-28.

Schmidt, R.a., 2014. Leaf structures affect predatory mites (Acari: Phytoseiidae) and biological control: a review. *Experimental & applied acarology* 62, 1-17.

Simoes, M.P., Belo, A.F., Pinto-Cruz, C., Pinheiro, A.C., 2014. Natural vegetation management to conserve biodiversity and soil water in olive orchards. *Span. J. Agric. Res.* 12, 633-633.

Singh, A., Zhang, X.-Q., Xu, D.-P., Li, A.-N., Zhang, Y.-J., Wang, F., Zhen, J., Li, S., Li, H.-B., Hussain, H.T., 2014. Observations on the vascular wall flora of Varanasi city, India. *Int. J. Mod. Biol. Res.* 5, 40-55.

Singh, K., Shukla, A.N., Singh, J., 2010. State-level inventory of invasive alien plants, their source regions and use potential. *Curr. Sci.* 99, 107-114.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biol.* 14, 1125-1140.

Team, R.D.C., 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. pp. 409-409.

Theiling, K.M., Croft, B.A., 1988. Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agric., Ecosyst. Environ.* 21, 191-218.

Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., Justes, E., 2015. A functional characterisation of a wide range of cover crop species: growth and nitrogen acquisition rates, leaf traits and ecological strategies. *PloS one* 10, e0122156-e0122156.

Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B., Petit, S., 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agric., Ecosyst. Environ.* 179, 179-186.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213-227.

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

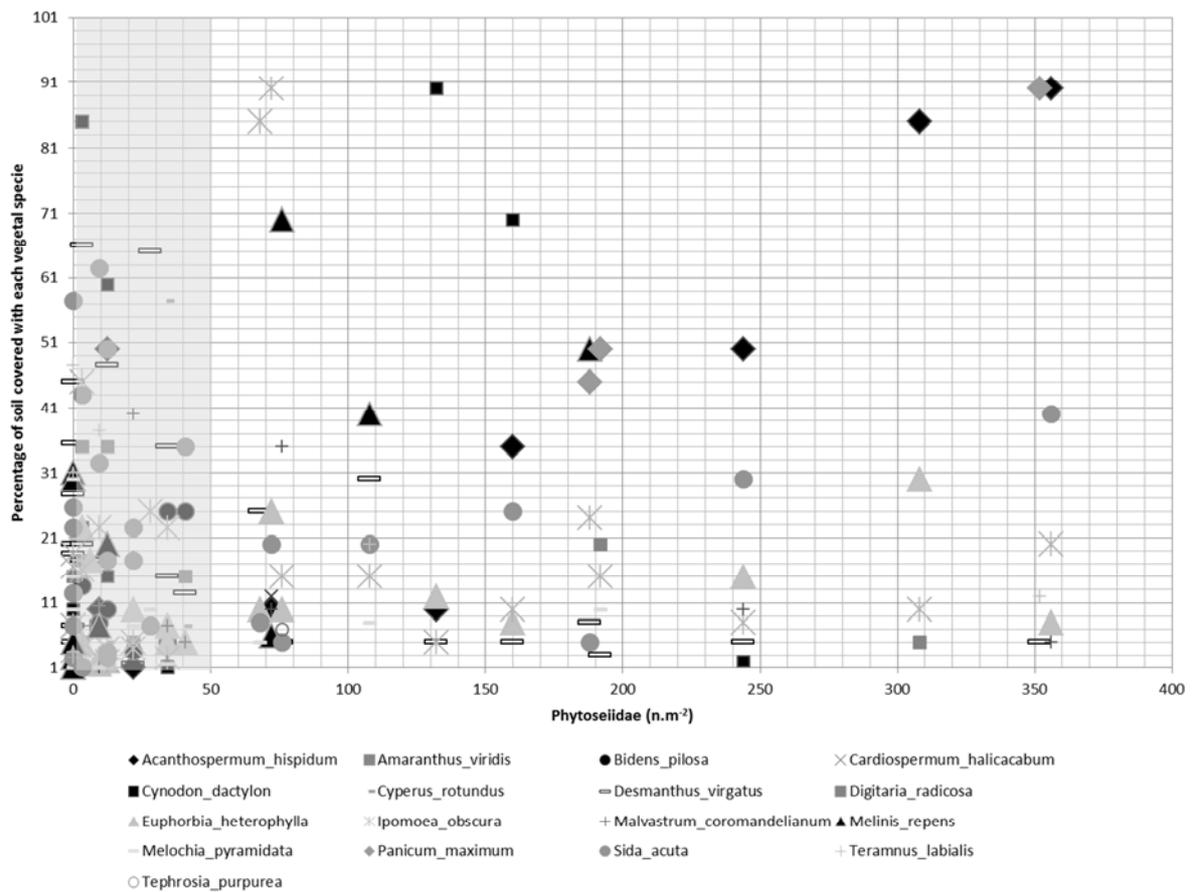
Zanin, G., Otto, S., Riello, L., Borin, M., 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agric., Ecosyst. Environ.* 66, 177-188.

Supplementary data

		Treatment				
	Attributes	KW test	T	H	HM	M
	SLA_CWM	***	20.5 ± 0.7 ^b	24.7 ± 1.0 ^a	18.8 ± 0.4 ^b	18.4 ± 0.5 ^b
	LDMC_CWM	***	209.1 ± 7.7 ^b	226.1 ± 10.7 ^b	258.8 ± 4.6 ^a	260.8 ± 5.0 ^a
Relative biomass (%)						
Life form	Ch	**	31.7 ± 2.7 ^b	51.7 ± 5.4 ^a	42.4 ± 4.3 ^{ab}	54.2 ± 3.8 ^a
	He	***	9.1 ± 2.3 ^a	1.1 ± 0.4 ^b	11.8 ± 2.2 ^a	13.0 ± 3.0 ^a
	Ge	***	2.3 ± 0.6 ^a	0.5 ± 0.3 ^b	0.5 ± 0.2 ^b	0.5 ± 0.2 ^b
	Th	n.s.	38.0 ± 4.6	33.5 ± 4.9	37.8 ± 4.7	23.7 ± 3.4
	Ph	n.s.	4.9 ± 1.3	2.9 ± 1.3	5.1 ± 1.7	5.2 ± 1.7
Family	Am	***	6.5 ± 2.6 ^a	4.1 ± 2.0 ^a	0.3 ± 0.2 ^b	0.004 ± 0 ^b
	As	***	20.9 ± 3.6 ^a	26.6 ± 5.2 ^a	1.2 ± 0.6 ^b	1.1 ± 0.4 ^b
	Co	n.s.	5.0 ± 1.1 ^a	5.6 ± 1.1 ^a	5.4 ± 0.7 ^a	7.8 ± 1.3 ^a
	Cy	***	2.3 ± 0.6 ^a	0.5 ± 0.3 ^b	0.5 ± 0.2 ^b	0.5 ± 0.2 ^b
	Eu	***	10.5 ± 2.0 ^a	16.3 ± 3.2 ^a	0.2 ± 0.1 ^b	2.6 ± 1.2 ^b
	Fa	***	6.0 ± 1.2 ^b	0.5 ± 1.2 ^c	27.9 ± 2.7 ^a	31.9 ± 2.7 ^a
	Ma	**	15.5 ± 2.4 ^b	35.0 ± 4.8 ^a	25.8 ± 3.3 ^{ab}	24.5 ± 2.9 ^{ab}
	Po	***	20.0 ± 4.1 ^b	1.1 ± 0.5 ^c	35.8 ± 4.2 ^a	27.7 ± 4.4 ^{ab}
	Sa	***	4.9 ± 1.3 ^a	2.9 ± 1.3 ^b	0.5 ± 0.4 ^b	0.7 ± 0.4 ^b
	Type of reproduction	S	***	74.4 ± 3.9 ^b	90.5 ± 2.5 ^a	64.5 ± 3.6 ^{bc}
V and S		***	17.1 ± 3.0 ^c	2.1 ± 0.6 ^d	33.2 ± 3.6 ^b	45.2 ± 3.1 ^a
Life history	A	***	71.2 ± 3.7 ^a	62.8 ± 5.1 ^a	42.3 ± 3.5 ^b	35.8 ± 3.3 ^b
	P	***	0.2 ± 0.26 ^b	0.3 ± 0.05 ^b	0.5 ± 0.04 ^a	0.6 ± 0.04 ^a

Supplementary data 1. Abundances of traits as affected by weed management treatments during the Year 2 period. (HM = hammer mill, T = tillage, M = mowing, and H = herbicide). The units are m².kg⁻¹ for specific leaf area (SLA) community weighted mean values (CWM), g.kg⁻¹ for CWM of leaf dry matter content (LDMC_CWM). For all other traits, the relative abundance of attributes per trait in a treatment is expressed in percentages. Values are means ± standard errors. For each trait, means followed by different letters are significantly different (Kruskal-

Wallis (KW) test). Ch: Chamaephytes, He: Hemicryptophytes, Ge: Geophytes, Th: Therophytes, Ph: Phanerophytes, Am: Amaranthaceae, As: Asteraceae, Co: Convolvulaceae, Cy: Cyperaceae, Eu: Euphorbiaceae, Fa: Fabaceae, Ma: Malvaceae, Po: Poaceae, Sa: Sapindaceae, S: Seed, V_S: Vegetative_Seed, A: Annual, P: Perennial.



Supplementary data 2. Representation of the number of Phytoseiidae for each elementary plot (in Phytoseiidae.m⁻²) and biomass (g.m⁻²) of the vegetal species contained in the cover samples. The shaded area corresponds to samples from Session 1 and 2, while Session 3 appears on the white area of the graph.

Species	Trichomes (nb.cm ⁻²)	Domatia	Sample 1	Sample 2
			Phytoseiidae.100g-1 of plant	Phytoseiidae.100g-1 of plant
<i>Acanthospermum hispidum</i> D.C.	312	Yes	81,8	66,7
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Glabrous	Yes	0,0	42,9
<i>Bidens pilosa</i> L.	15	Yes	144,4	145,5
<i>Cardiospermum halicacabum</i> var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Bl.	244	Yes	13,0	0,0
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Glabrous	No	103,4	0,0
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Glabrous	Yes	0,0	0,0
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	108	No	33,3	0,0
<i>Digitaria radicata</i> (J.Presl) Miq.	Glabrous	Yes	24,2	10,0
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	304	Yes	40,3	18,2
<i>Ipomoea obscura</i> (L.) Ker Gawl.	104	Yes	62,5	6,7
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	188	Yes	39,9	0,0
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Glabrous	Yes	234,8	66,7
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	212	No	78,1	59,1
<i>Melochia pyramidata</i> L.	Glabrous	No	25,6	7,7
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	2036	Yes	16,1	33,3
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	786	Yes	163,1	100,0
<i>Sida acuta</i> Burm.f.	1656	Yes	69,4	0,0
<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	1555	Yes	55,6	0,0
<i>Teramnus labialis</i> (L.f.) Spreng.	621	Yes	0,0	46,7

Supplementary data 3 Majority species with number of trichomes observed in n.m², presence (Yes) or absence (No) of domatia associated with the number of phytoseiidae observed per 100g of plant during sampling 1 and 2.

Impact de modalités de gestion de l'enherbement spontané en verger d'agrumes sur l'abondance et la diversité des populations de Coccinelles

M. Rothé¹, N. Pelletier¹, A.M. Touneji-Catouaria¹, C. Bockstaller², F. Le Bellec^{1,3}, A. Ratnadass^{1,3}

¹CIRAD, UPR HortSys, 97455 Saint-Pierre, La Réunion, France

²LAE, INRA, Université de Lorraine, 68000 Colmar, France

³HortSys, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Résumé

Troisième production fruitière à La Réunion, l'agrumiculture subit d'importantes attaques de Pucerons, contre lesquels recours est fait à la lutte chimique, avec son cortège d'effets néfastes sur l'homme et l'environnement. De plus, du fait de sa compétition supposée avec les arbres pour les ressources, l'enherbement des vergers est détruit avec des herbicides. Or cet enherbement pourrait servir d'habitat aux ennemis naturels des ravageurs, en particulier les Coccinelles, prédatrices de Pucerons, évitant ainsi le recours aux insecticides. L'étude présentée a été entreprise sur deux années dans un verger d'agrumes pour déterminer l'impact de quatre modalités contrastées de gestion de l'enherbement sur les populations de Coccinelles, à savoir : i) F : la fauche ; ii) CC : le travail superficiel du sol ; iii) BM : le broyage du couvert ; iv) H : l'application d'un herbicide total. Les Coccinelles ont été capturées pendant cinq semaines chaque année, par interception dans des pièges cornets unidirectionnels. Un total de 700 Coccinelles de 12 espèces appartenant à quatre sous-familles ont été recensées. Ces espèces étaient très majoritairement aphidiphages, *Scymnus constrictus* étant très largement dominante. Un effet négatif significatif de la proximité à une bordure riche en diversité végétale sur l'abondance et la diversité des Coccinelles a été observé. Les Coccinelles ont été significativement plus abondantes sur couvert développé que sur couvert bas. En revanche, on n'a pas mis en évidence d'effet des modalités de gestion sur l'abondance des Coccinelles, avec toutefois un effet négatif de la modalité H marginalement significatif. L'étude a malgré tout validé le piège cornet pour estimer l'abondance et la diversité de populations de Coccinelles, et le statut de bio-indicateurs de perturbation des habitats pour ces auxiliaires. Des suggestions sont faites quant aux études à mener pour réduire voire supprimer l'utilisation d'insecticides et d'herbicides en vergers d'agrumes.

Mots-clés

Réunion ; *Scymnus* ; désherbage mécanique ; herbicide ; piège

Abstract

Impact of some management modalities of resident vegetation in a citrus orchard on ladybird abundance and diversity

*Citrus fruits are the third fruit crop in Reunion island and their production is badly affected by significant Aphid damage. Those are chemically controlled by means of pesticides with their associated adverse effects on humans and the environment. Furthermore, due to suspected competition for resources with trees, resident vegetation in orchards is eliminated with herbicides. Actually, this resident vegetation may serve as a habitat for natural enemies of crop pests, particularly for Ladybirds, which are well-known Aphid predators, what would make possible reduction of insecticide use. Here we present a two years study in a citrus orchard on the impact of four contrasted weed management treatments on ladybird populations, viz: i) F: mowing; ii) CC: tillage; iii) milling; iv) herbicide spraying. Ladybirds were captured for five weeks each year, by Malaise-derived flight interception traps. A total of 700 Ladybird specimens, belonging to 12 species distributed over four subfamilies were captured. These were mainly aphidophagous, with *Scymnus constrictus* largely dominant. We found a significant effect of vicinity due to a field margin with diversified vegetation on Ladybird abundance and diversity. Ladybirds were also significantly more abundant on high grass cover than on low grass cover. On the other hand, the effect of weed management modalities on Ladybird abundance was not attested. However, a marginally significant negative impact of the modality H was found. This study nevertheless validated the interception trap used for the assessment of Ladybird population abundance and diversity, and the status of habitat disturbance bio-indicators for these natural enemies. Suggestions are made for future studies aiming at reducing or even stopping insecticide and herbicide use in citrus orchards.*

Key words

Réunion; *Scymnus*; mechanical weed control; herbicides; traps

Introduction

Avec environ 8400 tonnes de fruits produits par an sur environ 300 ha, l'agrumiculture est la troisième production fruitière de l'île de La Réunion après les cultures d'ananas et de bananes (DAAF La Réunion 2014 ; Agreste, 2015). Néanmoins, une pression parasitaire due au contexte climatique tropical de l'île (chaleur et forte hygrométrie toute l'année) limite cette production.

Les principaux ravageurs des agrumes à La Réunion sont des insectes piqueurs-suceurs, en particulier des Pucerons (Hemiptera : Aphididae) comme *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe) et *Toxoptera citricida* Kirkaldy, par leur dégâts directs liés à la spoliation de sève ou par le dépôt de miellat occasionnant le développement de fumagine (Quilici et al., 2003). A cela s'ajoute, pour le second, considéré à ce titre comme le plus nuisible, la transmission du CTV (Citrus Tristeza Virus) amenant au dépérissement progressif, et plus ou moins rapide, des arbres selon les associations porte-greffe/variété (Rocha-Peña et al. 1995). Pour lutter contre les Pucerons, la méthode chimique est encore la plus utilisée à la Réunion. On assiste toutefois à une prise de conscience croissante de la part de la société sur l'importance de faire évoluer les pratiques agricoles afin de préserver les hommes et l'environnement. Ceci notamment dans le cadre du plan national Ecophyto, malgré ses résultats jusqu'alors mitigés (Sentenac et Thiéry, 2009 ; Guichard et al., 2017).

Les Coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) sont des prédateurs généralistes d'Hémiptères piqueurs-suceurs, en particulier de Pucerons (Wratten, 1976). Les Coccinelles sont plus ou moins consommatrices de Pucerons suivant les espèces, une larve pouvant consommer plus de 40 Pucerons par jour (Iperti, 1999). Le maintien d'un enherbement permettant de favoriser l'établissement de prédateurs est une voie privilégiée de la lutte biologique (LB) par conservation, l'une des composantes de la Protection agroécologique des cultures (PAEC)(Deguine et al., 2016), par rapport aux autres formes de LB comme celle par introduction / acclimatation et celle par augmentation / inondation (e.g. Caltagirone et Doust, 1989 ; Amadou et al., 2017). L'enherbement, notamment s'il est peu perturbé, offre en effet aux ennemis naturels des ravageurs des habitats et ressources nécessaires à leur survie et développement.

Or les espèces végétales qui composent l'enherbement des vergers d'agrumes sont généralement considérées comme des plantes adventices si elles sont en compétition avec les arbres pour l'eau ou les nutriments. C'est pour cette raison que la plupart du temps, les agriculteurs choisissent de maîtriser cet enherbement avec des moyens soit mécaniques (labour), soit chimiques (herbicides) ou encore les deux pratiques combinées (Hanson et al., 2017). Bien qu'efficaces à court terme, ces pratiques ne sont pas sans effets sur l'environnement, puisque l'application d'herbicides entraîne

une diminution conséquente de la présence d'insectes utiles dans les cultures et que le travail du sol peut conduire à des risques érosifs (MEA, 2005) mais aussi endommager le système racinaire des arbres.

C'est dans ce contexte qu'a été entreprise l'étude présentée dans cet article, avec pour objectif de déterminer dans quelle mesure des modes de gestion de l'enherbement contrastés impactaient les populations de Coccinelles dans les couverts végétaux en vergers d'agrumes.

Matériels et méthodes

Dispositif expérimental

Le site expérimental est un verger d'agrumes (149 arbres de *Citrus sinensis* x *C. reticulata* cv. Tangor greffé sur *Citrangue Carrizo*) de 3000 m² planté en mars 2012 situé à Saint-Pierre, station de Bassin-Plat (21°19'25S; 55°29'18E ; 150m asl), après deux ans de jachère spontanée, dans un Cambisol (IUSS, 2015) (66,4% d'argile, 25,6% de limon et 8% de sable).

Sur le côté Nord-Est du verger, une bande de *Desmodium intortum* (Mill.) Urb. (Fabaceae) sépare la parcelle d'une haie d'espèces mellifères réunionnaises endémiques constituée de : *Dombeya acutangula* Cav. (Sterculiaceae) ; *Psiadia retusa* (Lam.) DC. (Asteraceae) ; *Psiadia dentata* (Cass.) DC. ; *Indigofera amoxylus* (DC.) et de *Sida extipularis* (Cav.) (Malvaceae). L'ensemble est entouré d'une zone naturelle d'enherbement spontané, qui de même que le couvert végétal des inter-rangs hors parcelles élémentaires expérimentales, est géré mécaniquement avec un broyeur à marteaux (voir plus bas). Le côté Nord-Ouest du verger est protégé par un brise vent constitué de Jacquiers (*Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae)).

Depuis mars 2014, un essai a été entrepris, en vue de tester les effets de différentes méthodes de gestion de l'enherbement sur des arthropodes auxiliaires. On a comparé quatre modalités de gestion, déclenchées lorsque la hauteur du couvert était considérée comme étant gênante pour un producteur (entre 70 et 80 cm de hauteur), avec les mêmes dates d'intervention pour les quatre modalités:

- F : la fauche au moyen d'une débroussailleuse dont la tête a été équipée d'une barre de coupe (taille-haie), coupant le couvert végétal à 10 cm au-dessus du sol.
- CC : la destruction du couvert par travail de la couche superficielle du sol au moyen d'une herse à disque (Cover-Crop® de Grégoire and Besson®)
- BM : le broyage du couvert au niveau du sol au moyen d'un broyeur à marteaux (SML 155® de SEPPI M.®)

- H : l'élimination des espèces du couvert par application de l'herbicide Glyphosate (@ 360 g-L-1 @ 4 L·ha-1).

Les dimensions des parcelles élémentaires étaient de 65 m² (13 m * 5 m) correspondant aux quatre modalités dans chacun des six blocs du dispositif expérimental utilisé, en blocs complets partiellement randomisés, du fait que les parcelles élémentaires correspondant aux modalités F et H ont été placées sur les mêmes lignes afin d'éviter la perturbation des couverts liée à la mécanisation lourde utilisée pour les modalités CC et BM (cf. Figure 1).

Instrumentation et observations

Du 20/04 au 04/07/2016, puis du 06/04 au 12/05/2017, des pièges cornets unidirectionnels développés par Sarthou JP (2009) ont été placés deux par deux tête-bêche (orientés respectivement Nord-Ouest et Sud-Est) sur chaque parcelle élémentaire de la moitié Nord du dispositif (soit 24 pièges sur 12 parcelles : cf. Figure 1). Les piégeages ont duré 5 semaines en 2016 tout comme en 2017. Les sessions de piégeage pour l'année 1 ont eu lieu du 20/04/2016 au 27/04/2016 juste avant l'opération de gestion de l'enherbement puis du 06/06/2016 au 04/07/2016 après intervention, sur le couvert ras puis en croissance. La session de piégeage de l'année 2 a été continue, sur un couvert développé. Les Coccinelles capturées dans les flacons d'éthanol à 70° de chaque piège le 27/04, le 13/06 et le 04/07 en 2016, et chaque semaine du 13/04 au 12/05 en 2017, ont été identifiées et comptées sous loupe binoculaire au laboratoire.

L'identification jusqu'au niveau de l'espèce a été effectuée sur la base des publications de Chazeau et al. (1974), Quilici et al. (2003) et Nicolas et al. (2015). Ces données ont permis le calcul de l'abondance de l'entomofaune de Coccinellidae (nombre total d'individus capturés) et de sa diversité (indice de Shannon–Weaver H')(Shannon, 1948).

La valeur de l'indice de Shannon-Weaver a été calculée avec la formule [1] suivante :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i \quad [1]$$

avec $i = 1$ à s , où p_i = proportion (entre 0 et 1) d'une espèce i dans un piège et s = nombre total d'espèces observées dans ce piège.

Analyse des données

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (Team RDC 2015). Les effets de la modalité de gestion de l'enherbement sur l'abondance des populations de Coccinelles et leur diversité ont fait l'objet d'une analyse de variance suivie d'un test *post-hoc* de comparaisons

multiples de Tukey, après vérification de la normalité des données (test de Shapiro) et de l'homoscédasticité des variances (test de Bartlett).

L'abondance des Coccinelles a été exprimée en pourcentage du nombre d'individus piégés sur 5 semaines pour chaque couple de piège (i.e. sur chaque parcelle élémentaire) par rapport au nombre total d'individus piégés sur le dispositif, afin de pouvoir comparer les deux années de piégeage en termes de répartition et évolution de la population de Coccinelles, même si les abondances globales diffèrent. Pour cela, la corrélation entre les effectifs de Coccinelles capturés entre les deux sessions de piégeage (Année 1 et Année 2) a été calculée au moyen du r de Pearson à partir des cumuls sur 5 semaines des effectifs capturés par parcelle (deux pièges).

L'effet du degré de développement du couvert végétal sur l'abondance des populations de Coccinelles a fait l'objet du test non paramétrique de Kruskal-Wallis car les données ne vérifiaient pas les conditions de normalité. Les abondances de Coccinelles étaient exprimées, pour cette analyse uniquement, en nombre d'individus capturés pour chaque couple de pièges (sur chaque parcelle élémentaire).

Résultats

Inventaire des Coccinelles de l'enherbement du verger d'agrumes

Les piégeages effectués présentent des abondances différentes de Coccinelles avec un total de 146 Coccinelles piégées la première année et 544 la deuxième année.

Pour la deuxième année, la répartition des Coccinellidae a pu être détaillée jusqu'à l'espèce. Douze espèces différentes appartenant à quatre sous-familles ont ainsi été recensées. Les résultats de cette deuxième année (inventaire et répartition spécifique des Coccinelles) sont présentés dans le Tableau 1.

Ceci n'a pas toujours été possible pour la première année, en particulier au niveau des Scymninae autres que *Scymnus constrictus* Mulsant. Cette sous-famille représentait 81,9% des effectifs (eux-mêmes composés à 96% de *S. constrictus*), les Chilocorinae 17,9% (avec la seule espèce *Exochomus laeviusculus* Weise) et les Coccinellinae 0,8% (avec la seule espèce *Cheilomenes sulphurea* (Olivier).

Respectivement 96,8 % des Coccinelles piégées la première année, et 92,5 % de celles piégées la deuxième année, étaient aphidiphages. Sur les deux années, les espèces *S. constrictus* et *E. laeviusculus* ont été largement dominantes. Malgré la différence d'abondance entre les deux années, les populations de Coccinelles ont présenté malgré tout des similitudes dans leur répartition sur le verger. La corrélation entre les effectifs de Coccinelles capturés entre les deux sessions de piégeage sur les parcelles élémentaires était significative (Pearson, $r=0,76$; $p<0,01$).

Effectifs et diversité des Coccinelles en fonction de la gestion de l'enherbement

Etant donné la similitude de répartition des Coccinelles dans les différents pièges entre les deux années, nous avons par la suite exprimé la répartition des Coccinelles piégées à une date donnée sur la parcelle en pourcentage du total de Coccinelles piégées à cette date pour tenir compte des fluctuations d'effectifs d'une session de piégeage à l'autre. Après vérification de la normalité des données (test de Shapiro ; $W = 0,9$; n.s.), puis de l'homoscédasticité des variances par un test de Bartlett pour les modalités de gestion (K-squared = 1,354 ; ddl = 3 ; n.s.) et les blocs (K-squared = 0,988 ; ddl = 2 ; n.s.), nous avons testé par une analyse de variance l'effet des modalités de gestion de l'enherbement ($F= 2,4$; ddl=3 ; $p=0,095$) et du bloc ($F= 7,4$; ddl=2 ; $p=0,004$). Nous avons ensuite appliqué un test *post-hoc* de comparaisons multiples (Tukey) afin d'obtenir les différences existant entre les groupes de Coccinelles pour chaque couple de modalités de gestion de l'enherbement et de blocs (Figure 2a). Les résultats, cumulés sur les deux années, montrent qu'il y a moins de Coccinelles piégées pour la modalité H que pour les modalités BM, CC ou F. Ces différences ne sont toutefois que « marginalement » significatives ($p=0,095$). La répartition des Coccinelles sur l'enherbement du verger est en revanche significativement dépendante du bloc sur lequel elles ont été piégées. Nous observons un gradient décroissant des effectifs de Coccinelles du Bloc A (le plus éloigné de la bordure de Desmodium et d'espèces de mellifères endémiques) vers le Bloc C, avec significativement plus de Coccinelles pour le Bloc A par rapport aux blocs B et C (Figure 2b).

On retrouve les mêmes tendances pour ce qui est de la diversité des Coccinelles (estimée seulement en Année 2). Ainsi, pour l'indice H' de Shannon-Weaver, après vérification de la normalité des données (test de Shapiro ; $W = 0,932$; n.s.), puis de l'homoscédasticité des variances par un test de Bartlett pour les modalités de gestion (K-squared = 2,403; ddl = 3 ; n.s.) et les blocs (K-squared = 3,112 ; ddl = 2 ; n.s.), nous avons testé par une analyse de variance l'effet des modalités de gestion de l'enherbement ($F= 0,06$; ddl=3 ; n.s.) et du bloc ($F= 0,20$; ddl=2 ; $p=0,047$). Les résultats sont présentés en Figure 3.

Abondance des Coccinelles en fonction du développement des couverts végétaux

Les piégeages de l'année 1 ont été effectués avant et après intervention sur le couvert végétal. Pour chaque traitement, les données soumises à des tests de rang (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) ont permis de mettre en évidence que les Coccinelles piégées étaient significativement plus nombreuses en présence d'un couvert développé qu'en présence d'un couvert ras ou en début de croissance, et ce globalement ($H = 21,2$; $ddl = 2$; $P = 2 \cdot 10^{-5}$) mais aussi individuellement pour toutes les modalités à l'exception de la modalité BM (Figure 4) (**BM** : $H = 3,1$; $ddl = 2$; $p = 0,21$; **CC** : $H = 7,3$; $ddl = 2$; $p = 0,03$; **F** : $H = 5,5$; $ddl = 2$; $p = 0,06$; **H** : $H = 7,4$; $ddl = 2$; $p = 0,02$).

Discussion

Le dispositif expérimental avait pour objectif de faire le lien entre les effectifs de Coccinelles et la composition spécifique du couvert végétal en fonction de la modalité de gestion de l'enherbement. Ces modalités favorisent telle ou telle espèce végétale, plus ou moins source de refuge ou de ressources alimentaires alternatives (pollen, nectar floral ou extra floral, proies alternatives, miellat). A cet égard, l'effet de la hauteur de la végétation tel qu'observé peut être liée à l'abondance de telles caractéristiques favorables qui se retrouvent notamment chez les Poaceae, famille végétale sur laquelle la présence de Coccinelles a aussi été souvent rapportée (Koji et al., 2007 ; Dong et al., 2012 ; Diepenbrock et Finke, 2013 ; Rhino et al., 2016). Le broyage et la fauche sont les modalités de gestion de l'enherbement qui favorisent le plus la repousse des Poaceae, favorables aux Coccinelles, tandis que l'application d'herbicide est celle qui affecte négativement le plus la présence de ces espèces végétales (notamment avec la matière active et la dose utilisées). La modalité herbicide est également celle qui cause la perturbation la plus importante, avec la modalité de travail du sol, puisque elles aboutissent à un sol nu ou presque avant repousse du couvert. Nos résultats montrent également une diminution des populations de Coccinelles après intervention sur le couvert, ce qui indique que le temps de la repousse, le couvert est moins efficace. Or ce temps sera d'autant plus long que l'intensité de perturbation des modalités de gestion seront fortes. Les Coccinelles peuvent donc, à l'instar des Acariens Phytoséiides (Le Bellec et al., 2010), et bien que plus mobiles que ces derniers, constituer des bio-indicateurs de l'impact des pratiques de gestion de l'enherbement en vergers d'agrumes.

L'étude a par ailleurs mis en évidence un effet significatif du bloc, et donc *a priori* de la proximité de la bordure de « diversité végétale ». Nous faisons l'hypothèse que la bordure est riche en refuges plus permanents et plus abondantes en ressources pour les auxiliaires, l'effet observé pourrait ainsi être un effet « puits ». Cet effet se retrouve au niveau de la biodiversité, avec un indice de Shannon-

Weaver H' de 0,9 dans le bloc près de cette bordure, significativement plus faible que celui (1,3) dans le bloc le plus éloigné. Ces résultats sont contre-intuitifs par rapport à ceux de différents travaux sur l'effet de la diversification végétale sur l'abondance des auxiliaires dans les cultures (e.g. Rusch et al., 2011). Toutefois, plusieurs études ont montré que les populations de Coccinelles dans les cultures étaient moins favorisées par la proximité d'habitats semi-naturels en comparaison à celles d'autres groupes d'auxiliaires (e.g. Phoofolo et al., 2010 ; Hatt et al., 2017). Par ailleurs, le rôle de « puits » d'habitats semi-naturels pour d'autres prédateurs a aussi été mis en évidence en verger (Marliac et al. 2015). Ces résultats devraient néanmoins être aussi confirmés dans des parcelles plus grandes, e.g. celles de producteurs.

Les pièges cornets unidirectionnels utilisés (Sarhou, 2009) sont des pièges d'interception qui permettent des captures plus localisées que la tente Malaise ordinairement utilisée pour ce type d'étude (Malaise, 1937 ; Sarospataki et Marko, 1995 ; Sheikh et al., 2016), en réduisant la quantité d'insectes récoltés. Or un piégeage plus localisé se prête mieux aux expérimentations visant à évaluer l'impact d'un aménagement spécifique sur les populations d'insectes volants, les différences de populations observées pouvant être plus facilement associées à l'environnement proche (Sarhou, 2009). Ces pièges, ici évalués pour la première fois en milieu tropical (Sarhou, com. pers.) se sont donc montrés adaptés à notre dispositif et à la famille d'insectes ciblée. Nous avons en effet capturé dans cette étude 12 espèces de Coccinelles sur les 24 espèces répertoriées sur l'île (Nicolas et al., 2015), pour certaines en nombres conséquents.

De plus, les résultats de l'étude montrent des niveaux de captures dans l'ensemble moins élevés avec couvert bas qu'avec couvert haut allant dans le sens de notre hypothèse d'un piégeage essentiellement localisé. Ceci dans la mesure où un couvert bas, se traduisant par une entrée du piège plus dégagée, aurait intuitivement tendance à favoriser l'interception d'individus volants sur de plus grandes distances.

Reste que pour s'affranchir davantage de « pollutions » liées à l'interception de Coccinelles provenant de l'extérieur de la parcelle, et en particulier des parcelles voisines sur lesquelles ont été appliquées les autres modalités de gestion, il serait préférable de travailler sur des parcelles plus grandes, comme celles qui se trouvent chez des producteurs. En effet, les Coccinelles peuvent se déplacer à plus de 75 m dans une culture à partir d'une bordure (Long et al., 1998).

Il aurait aussi été pertinent de faire le lien entre les prédateurs que sont les Coccinelles et leur proies (Hémiptères piqueurs-suceurs). Il est en effet reconnu que *S. constrictus* est préférentiellement aphidiphage mais peut également consommer des Psylles et des Aleurodes (Quilici et al., 2003), alors que *E. laeviusculus* est plus polyphage, se nourrissant de Pucerons (toutes les espèces présentes sur

agrumes) mais également de Psylles, de Cochenilles, d'Aleurodes et occasionnellement d'Acariens. L'abondance de ces prédateurs ne reflète donc pas forcément la baisse des populations de Pucerons. Or le piège cornet n'est pas adapté à la capture d'Hémiptères comme les Pucerons et les Cochenilles, notamment du fait de la faible proportion des individus ailés dans leurs populations, par rapport aux aptères. Pour ce faire, il devrait être couplé à une autre méthode de capture ou d'échantillonnage.

Enfin, dans l'objectif de lutte biologique par conservation, il aurait bien sûr aussi été intéressant de faire le lien entre les populations de Coccinelles interceptées dans l'enherbement et celles observées sur les arbres (de même que leur proies). Toutefois, le dispositif existant n'aurait pas permis d'évaluer l'effet du mode de gestion de l'enherbement sur ces populations, car les rangées d'arbres se situent à cheval entre des modalités différentes. Dans ce cas, il serait préférable de travailler sur des parcelles plus grandes de producteurs. A cet égard, il faut noter que les *Scymnus* spp. (comme *S. constrictus*, majoritaire sur nos parcelles), sont insensibles aux signaux d'oviposition répulsifs déposés lors des pontes des Coccinelles conspécifiques. Cette propriété pourrait permettre une forte augmentation localisée de leurs populations et donc d'amener à une prédation massive et efficace en cas d'attaques de pucerons. C'est la raison pour laquelle Magro et al. (2017) suggèrent leur intérêt potentiel dans la lutte biologique. Ces espèces sont également capables de résister à des températures élevées, à une pluviométrie importante et à une pénurie de proies (Kuklinski et Borgemeister, 2002). Des informations plus précises sur leurs besoins écologiques ainsi que sur la fonctionnalité pertinente d'un couvert nécessaire à leur prolifération seraient précieuses pour déterminer si le contrôle qu'elles exercent sur les populations de Pucerons peut être amélioré.

En conclusion, bien que devant être complétée par d'autres observations, cette étude contribue donc à l'évolution souhaitable des pratiques agricoles vers une réduction voire une suppression des applications de pesticides de synthèse, plus particulièrement des herbicides d'une part, et des insecticides d'autre part. Ceci passera par un compromis entre pratiques de gestion favorisant les ennemis naturels comme les Coccinelles et la nécessité de ne pas créer par le couvert une concurrence qui nuirait à la production fruitière.

Remerciements

Ce travail a reçu le soutien financier de l'Agence Française pour la Biodiversité (ex ONEMA) dans le cadre de l'APR 'Biodiversité-Ecophyto' (projet Agrum'Aide, 2014-2018). Les auteurs remercient Raphaëlle Mouttet (Anses, CBGP) pour les interactions sur les identifications, Jean-Pierre Sarthou pour son appui à la conception des pièges d'interception ainsi que tout le personnel technique de terrain pour la gestion et la mise en œuvre de l'expérience.

References

- Agreste. 2015. Statistique agricole annuelle 2014 semi-définitive. *Mémento 2015*: 34.
- Amadou L, Baoua IB, Ba MN, Haussmann B, Altiné M. 2017. Gestion de la chenille mineuse de l'épi du mil par des lâchers du parasitoïde *Habrobracon hebetor* Say au Niger. *Cahiers Agricultures* 26: 55003.
- Caltagirone LE, Doult RL. 1989. " The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control." *Annual Review of Entomology* 34: 1-16.
- DAAF La Réunion. 2014. La production fruitière à La Réunion. *Agreste Analyses* 92: 1-12.
- Chazeau J, Etienne J, Fürsh H. 1974. Les Coccinellidae de L'île de la Réunion (Insecta Coleoptera) » *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 210/Zoologie 140: 265-297.
- Deguine J-P, Gloanec C, Laurent P, Ratnadass A, Aubertot J-N. 2016. Protection agroécologique des cultures. Versailles: Editions Quae, 287 p.
- Diepenbrock LM, Finke DL. 2013. Refuge for native lady beetles (Coccinellidae) in perennial grassland habitats. *Insect Conservation and Diversity* 6: 671-679.
- Dong ZK, Gao FJ, Zhang RZ. 2012. Use of ryegrass strips to enhance biological control of aphids by ladybirds in wheat fields. *Insect Science* 19: 529-534.
- Guichard L, Dedieu F, Jeuffroy MH, Meynard JM, Reau R, Savini I. 2017. Le plan Ecophyto de réduction d'usage des pesticides en France : décryptage d'un échec et raisons d'espérer. *Cahiers Agricultures* 26: 14002.
- Hanson BD, Roncoroni J, Hembree KJ, Molinar R, Elmore CL. 2017. Weed Control in Orchards and Vineyards. In: Thomas B, Murray BG et Murphy DJ (eds), *Encyclopedia of applied plant sciences*, 2nd ed. Academic Press (Elsevier Ltd), Waltham, USA, p. 479-484.
- Hatt S, Mouchon P, Lopes T, Francis F. 2017. Effects of wildflower strips and an adjacent forest on aphids and their natural enemies in a pea field. *Insects* 8: 99.
- Iperti G, 1999. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 323-342.
- 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. *World Soil Resources Reports* 106. FAO, Rome.

Koji S, Khan ZR, Midega CAO. 2007. Field boundaries of *Panicum maximum* as a reservoir for predators and a sink for *Chilo partellus*. *Journal of Applied Entomology* 131: 186-196.

Kuklinski F, Borgemeister C. 2002. Cotton pests and their natural enemies in Madagascar. *Journal of Applied Entomology* 126: 55-65.

Le Bellec F, Mailloux J, Dubois P, Rajaud A, Kreiter S, Bockstaller C, Tixier MS, Malézieux E. 2010. Phytoseiid mites (Acari) are bioindicators of agricultural practice impact on the agroecosystem functioning: the case of weed management in citrus orchards. In: Wery J, Shili-Touzi I, Perrin A (eds) *Proceedings of Agro 2010: the XIth ESA Congress, August 29th–September 3rd, 2010*. Montpellier, France.

Long RF, Corbett A, Lamb C, Reberg-Horton C, Chandler J, Stimmann M. 1998. Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *California Agriculture* 52: 23-26.

Magro A, Hill MC, Gomez MC, Hemptinne JL. 2017. Is assessment of oviposition sites using conspecific larval cues a general mechanism in aphidophagous ladybirds (Coccinellidae)? *Journal of Applied Entomology* 141: 235-240.

Malaise R. 1937. A new insect trap. *Entomologisk Tidskrift* 58: 148-160.

Marliac G, Simon S, Mazzia C, Penvern S, Lescourret F, Capowiez Y. 2015. Increased grass cover height in the alleys of apple orchards does not promote *Cydia pomonella* biocontrol. *Biocontrol* 60: 805–815.

MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. Summary for decision makers. In *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington, D.C.: Island Press : 1-19.

Nicolas V, Coutanceau J-P, Poussereau J, Gomy Y. 2015. Les Coccinelles de l'Île de La Réunion : Synthèse des données (Coleoptera, Coccinellidae). In: Gomy, Y. (coord.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de La Réunion*. Supplément au Bulletin de liaison d'ACOREP-France « Le Coléoptériste », 1: 58-77.

Phoofolo MW, Giles KL, Elliott NC. 2010. Effects of relay-intercropping sorghum with winter wheat, alfalfa, and cotton on lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) abundance and species composition. *Environmental Entomology* 39: 763-774.

Quilici S, Vincenot D, Franck A. 2003. Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion. Saint-Denis: CIRAD, 168 p.

R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. pp. 409-409.

Rhino B, Verchère A, Thibaut C, Ratnadass A. 2016. Field evaluation of sweet corn varieties for their potential as a trap crop for *Helicoverpa zea* under tropical conditions. *International Journal of Pest Management* 62: 3-10.

Rocha-Peña MA, Niblett CL, Lee RF, Ochoa-Corona FM, Lastra R, Garnsey SM, Yokomi RK. 1995. CTV and its aphid vector *Toxoptera citricida*—threats to citrus production in the Caribbean and Central and North America. *Plant Disease* 79: 437–444.

Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. 2011. Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape ecology* 26: 473-486.

Sarospataki M, Marko V. 1995. Flight activity of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) at different strata of a forest in relation to migration to hibernating sites. *European Journal of Entomology* 92: 415-419.

Sarthou JP. 2009. Le piège cornet unidirectionnel, nouveau piège entomologique d'interception. *L'entomologiste* 65: 107-108.

Sentenac, G., Thiéry, D. 2009. Les méthodes de lutte biologique ou biotechnique contre les insectes et acariens, ravageurs ou vecteurs, nuisibles à la vigne. *Le progrès agricole et viticole* 126: 471-479.

Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379–423 and 623–656.

Sheikh AH, Thomas M, Bhandari R, Meshram H. 2016. Malaise trap and insect sampling: Mini Review. *Bio Bulletin* 2: 35-40.

Wratten SD. 1976. Searching by *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia×vulgaris* Hayne). *Ecological Entomology* 1: 139-142.

Légendes / legends

Tableau 1. Liste des espèces de Coccinelles capturées sur l'enherbement du verger d'agrumes de Bassin-Plat en 2017.* d'après Quilici et al. 2003.**Relève des genres *Brumus* (*Brumus* cf *frater*) ou *Brumoides* (*Brumoides* cf *suturalis*), qui doivent faire l'objet d'une révision, car les clés actuelles ne permettent pas l'identification (Raphaëlle Mouttet, com. pers.). Les espèces relevant de ces deux genres sont généralement considérées comme Coccidiphages ou Polyphages (Nicolas et al., 2015).

Table 1. List of Ladybird species trapped on the citrus orchard vegetal cover in Bassin-Plat in 2017. * according to Quilici et al. 2003. ** *Brumus* (*Brumus* cf *frater*) or *Brumoides* (*Brumoides* cf *suturalis*) are to be reviewed as the current keys do not allow identification (Raphaëlle Mouttet, pers.). The species belonging to these two genera are generally considered as Coccidiphages or Polyphages (Nicolas et al., 2015).

Figure 1. Dispositif expérimental de Bassin-Plat (Saint-Pierre, Réunion).

Figure 1. Experimental design in Bassin-Plat (Saint-Pierre, Réunion).

Figure 2. Répartitions moyennes des Coccinelles sur le verger expérimental en fonction a. de la modalité de gestion de l'enherbement utilisée et b. de la situation géographique sur la parcelle. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (Analyse multivariée suivie d'un test de comparaisons multiples, seuil $p < 0,05$).

Figure 2. Average distributions of ladybirds on the experimental orchard according to a. the weed management method used and b. of the geographical location on the plot. Groups with different letters are significantly different (multivariate analysis followed by a multiple comparison test, threshold $p < 0.05$).

Figure 3. Répartition des indices de diversité des Coccinelles sur l'enherbement du verger en fonction a. de la modalité de gestion de l'enherbement et b. de la situation géographique sur le verger. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (Analyse multivariée suivi d'un test de comparaisons multiples, seuil $p < 0,05$).

Figure 3. Indices of Ladybird diversity on orchard vegetal cover given a. the management modality of the vegetal cover and b. of the geographical location on the orchard. Groups with different letters are significantly different (multivariate analysis followed by a multiple comparison test, threshold $p < 0.05$).

Figure 4. Effectifs de Coccinelles piégés en année 1 en fonction du développement des couverts végétaux. Les groupes avec des lettres différentes sont significativement différents (test de Kruskal-Wallis ; * $p < 0,05$; \cdot $p < 0,1$). « Haut » correspond au couvert développé, « Intermédiaire » au couvert en croissance et « Bas » au couvert juste après une intervention de gestion.

Figure 4. Numbers of Ladybirds trapped in year 1 according to the development of vegetal covers. The groups with different letters are significantly different (Kruskal-Wallis test, * $p < 0.05$, \cdot $p < 0.1$). "Top" corresponds to the cover developed, "Intermediate" to the growing cover and "Low" to the cover just after a management intervention.

Tableau 1 / Table 1

Sous-famille	Espèce	Proportion (%)	Régime alimentaire*
Chilocorinae	<i>Chilocorus nigritus</i> (Fabricius)	1,1	Aphidiphage
	<i>Exochomus laeviusculus</i> Weise	16,5	Aphidiphage
	<i>Platynapsis capicola</i> Crotch	0,6	Aphidiphage
	sp1**	1,1	?
Coccidulinae	<i>Lindorus lophantae</i> (Blaisdell)	0,2	Aphidiphage
Coccinellinae	<i>Cheilomenes sulphurea</i> (Olivier)	0,4	Aphidiphage
	<i>Psyllobora variegata</i> (Fabricius)	0,6	Mycophage
Scymninae	<i>Clithostethus arcuatus</i> (Rossi)	0,2	Aleurodiphage
	<i>Nephus oblongosignatus</i> Mulsant	1,8	Coccidiphage
	<i>Nephus voeltzkowi</i> Weise	3,9	Coccidiphage
	<i>Scymnus constrictus</i> Mulsant	73,5	Aphidiphage
	<i>Stethorus histrio</i> Chazeau	0,2	Acariphage

Figure 1

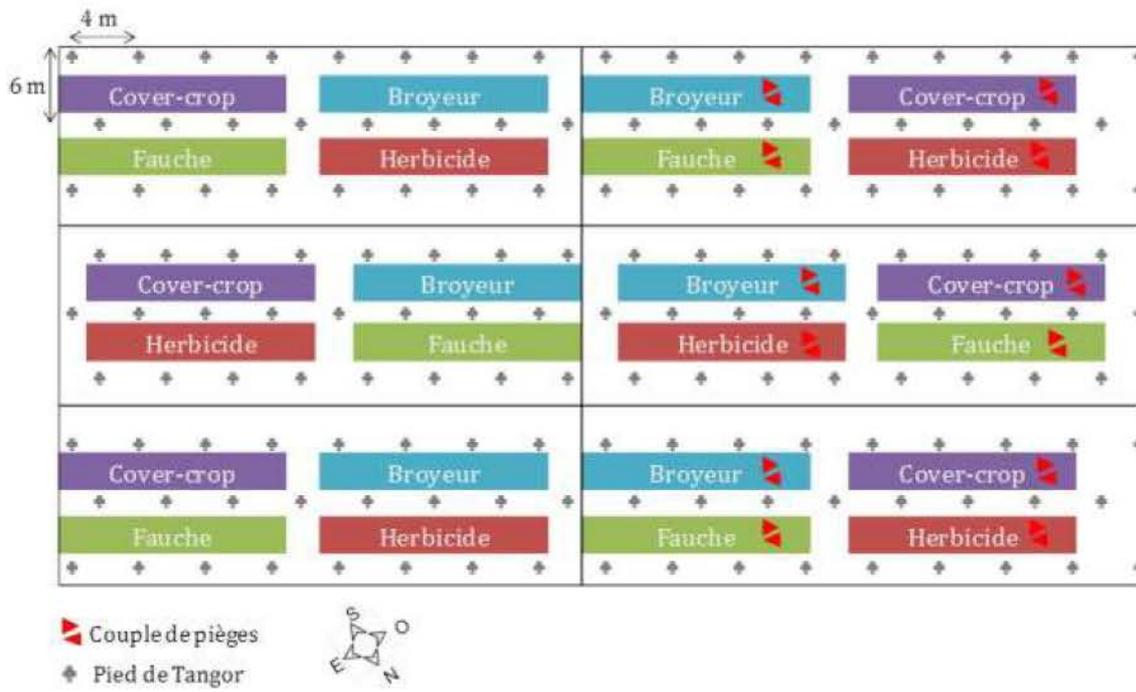


Figure 2

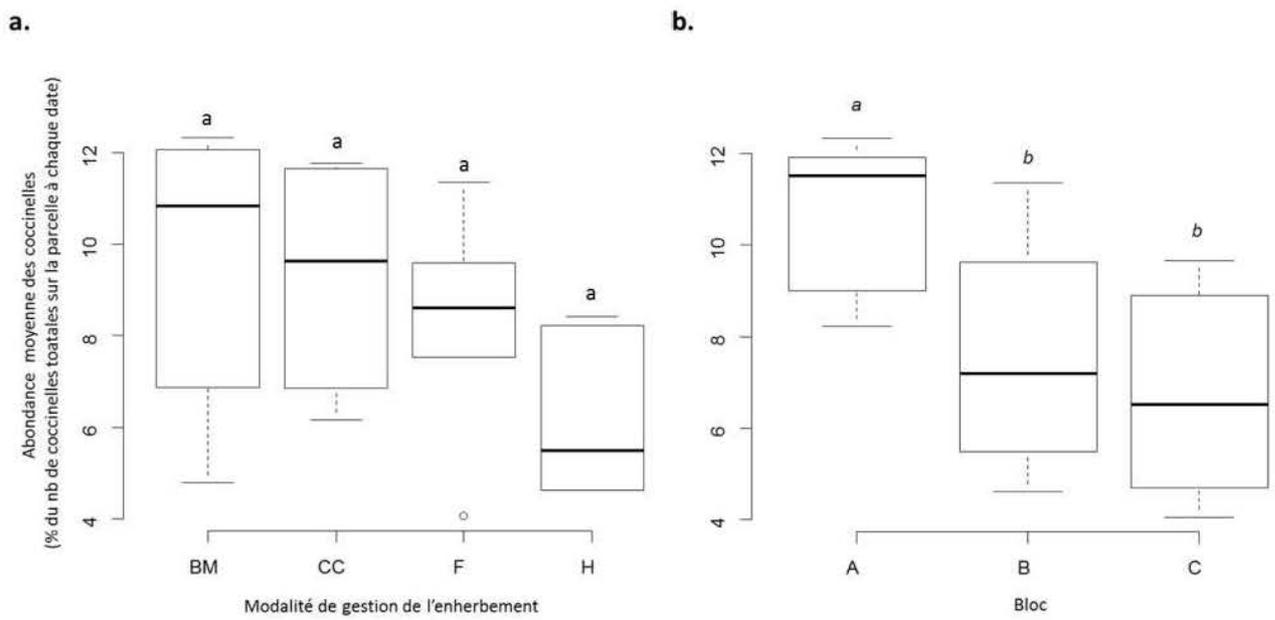


Figure 3

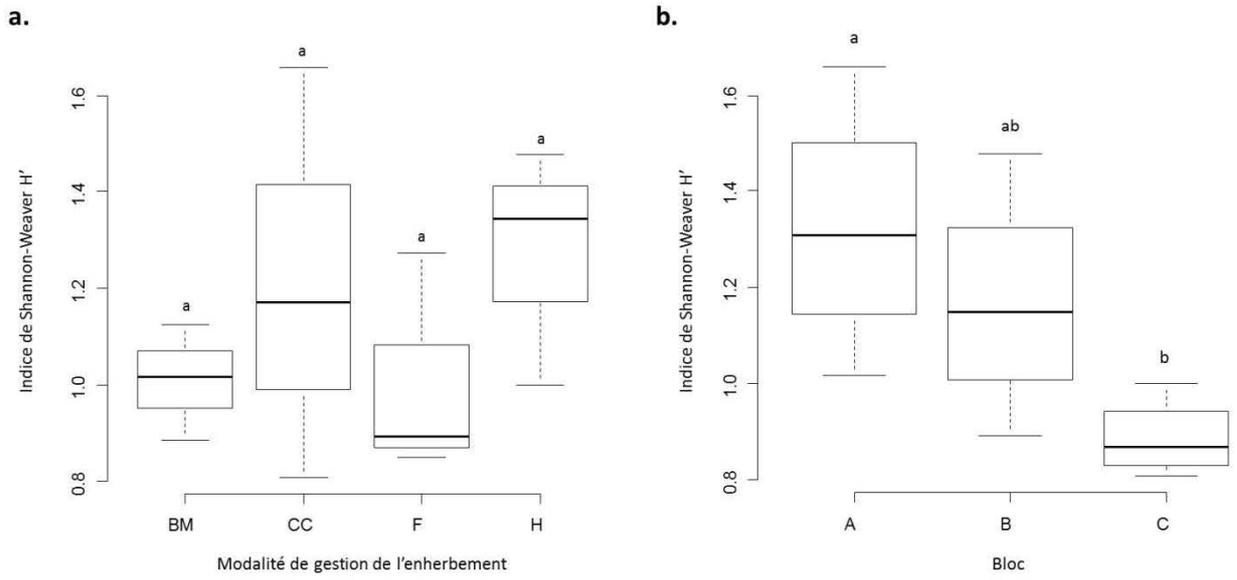
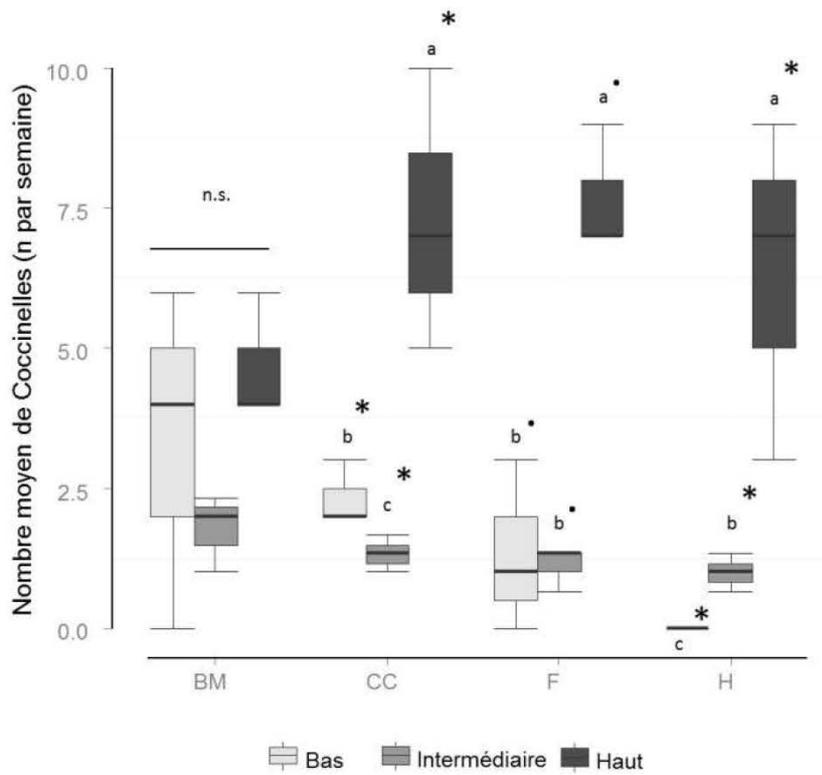


Figure 4



Impacts of weed management on Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) abundance and diversity on resident vegetation in a citrus orchard

M. Rothé^{1*}, N. Pelletier^{1†}, A.M. Touneji-Catouaria^{1‡}, C. Bockstaller^{2§}, F. Le Bellec^{1,3**}, A. Ratnadass^{1,3††}

¹CIRAD, UPR HortSys, 97455 Saint-Pierre, La Réunion, France

²LAE, INRA, Université de Lorraine, 68000 Colmar, France

³HortSys, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Abstract

Citrus fruits are badly affected by Aphids in Reunion island. Aphids are controlled by means of pesticides which have adverse effects on human and environmental health. Furthermore, due to suspected competition with citrus trees for resources, resident vegetation in orchards is considered as weeds and eliminated with herbicides. This resident vegetation could serve as a habitat for natural enemies of crop pests, particularly Ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae), which are well-known Aphid predators, thus resulting in a reduction in insecticide use. Here we present a two-year study conducted in an experimental citrus orchard, on the impacts of four different weed management treatments on Ladybird populations, viz: i) M: hedge-trimmer mowing; ii) T: disk harrow tilling; iii) HM: hammer mill crushing/mulching; iv) H: herbicide spraying. Ladybirds were captured for five weeks each year, using Malaise-derived flight interception traps. A total of 690 Ladybird specimens, belonging to 12 species distributed across four subfamilies, were captured. These were mainly aphidophagous, with *Scymnus*

* author for correspondence: marie.rothe@cirad.fr (Current address)

† pelletiernina97@gmail.com

‡ annamorgane.tounejicatouaria@yahoo.fr

§ christian.bockstaller@inra.fr

** fabrice.le_bellec@cirad.fr

†† alain.ratnadass@cirad.fr

constrictus Mulsant largely dominant. We found a significant effect on Ladybird abundance and diversity of distance to a field border with diversified vegetation. Ladybirds were also significantly more abundant on tall vegetal ground cover than on short cover. However, the effect of weed management treatments on Ladybird abundance was not established, although a marginally significant negative impact of herbicide application was found. This study nevertheless validated the use of the interception trap used for the assessment of Ladybird population abundance and diversity, and the potential status of bioindicators of habitat disturbance for these natural enemies.

Key words

Reunion island; *Scymnus constrictus*; mowing; tillage; mulching; herbicide; flight interception trap

Introduction

With *approx.* 8,400 tons of fruits produced each year over *approx.* 300 ha, citrus is the third most important fruit in Reunion island after pineapple and bananas (DAAF La Réunion 2014 ; Agreste 2015). However, pest pressure due to the tropical climate context of the island (high temperature and humidity year-round) drastically limits production. The main citrus pests in Reunion are sap-sucking insects, particularly Aphids (Hemiptera: Aphididae), e.g. *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe) and *Toxoptera citricida* Kirkaldy, due to their direct damage via sap uptake or honeydew secretion resulting in a sooty mold leaf coating (Quilici *et al.* 2003).

The latter species is considered more harmful, as it is responsible for the transmission of CTV (Citrus Tristeza Virus), resulting in progressive, more or less rapid dieback of trees, depending on rootstock-scion associations (Rocha-Peña *et al.* 1995). Chemicals remain the most widely used method in Reunion to combat Aphids. However, there is growing public awareness about the pressing need for an evolution of cultural practices by reduction of pesticide use to preserve human and environmental health.

Ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) are generalist predators of sap-sucking Hemiptera, particularly Aphids (Wratten 1976). The importance of Aphids in the Ladybird diet depends on the species; one larva

is able to consume more than 40 Aphids per day (Ipert 1999). Favouring the installation of predators is a major component of Conservation Biological Control, which is itself a component of Agroecological Crop Protection (ACP), (Deguine *et al.*, in press). ACP differs from other forms of Biological Control (BC), namely Classical BC via introduction/acclimation (e.g. Caltagirone & Doult 1989) and augmentative/inundative BC (e.g. Malan & Moore 2016). Grass cover is an important element for ACP, particularly when it is left undisturbed, by offering habitats and resources to natural enemies of crop pests which are necessary to their survival and development, .

Plant species that constitute the resident vegetation of citrus orchards are generally considered as weeds if they compete with trees for water or nutrients. This is why growers generally chose to control this cover either mechanically (tilling), or chemically (herbicide application), or by combining the two practices (Hanson *et al.* 2017). Although efficient in the short term, these practices have an adverse effect on the environment, since herbicide application results in a significant decrease of beneficial insects in crops, while tilling makes soils prone to erosion (MEA 2005) and may damage tree root system. This study was undertaken in this context, with the objective of determining to what extent different weed management practices affected Ladybird populations in the resident vegetation in citrus orchards.

Materials and methods

Study site and experimental design

The experimental site was a 0.3 ha citrus orchard (*Citrus sinensis* X *C. reticulata* cv. Tangor grafted on Citrange Carrizo) planted in March 2012, after a 2-year spontaneous fallow, at the CIRAD research station, Saint-Pierre, Reunion island (21°19'25S; 55°29'18E ; 153m asl), in a Cambisol soil (IUSS 2014) (66.4% clay, 25.6% silt, and 8.0 % sand). Tree rows were planted 6m apart, and on-row spacing was 4m.

On the North-East side, a strip of *Desmodium intortum* (Mill.) Urb. (Fabaceae) separated the orchard from a hedgerow of endemic Reunionese melliferous plant species, viz: *Dombeya acutangula* Cav. (Sterculiaceae); *Psiadia retusa* (Lam.) DC. (Asteraceae); *Psiadia dentata* (Cass.) DC.; *Indigofera amoxylus*

(DC.) and *Sida exstipularis* (Cav.) (Malvaceae). The orchard and adjacent hedgerow were surrounded by a resident vegetation area which, along with the vegetal cover in the 5m-wide area between rows, was controlled with a hammer mill (see below). The orchard was protected to its North-West side by a Jackfruit tree (*Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae)) wind-break (Fig. 1).

An experiment began in March 2014, in a complete block design with six replications, in view of evaluating the effects on beneficial arthropods in the resident vegetal ground cover, of four weed management treatments, activated when the ground cover was estimated by a farmer as being too high (70 to 80 cm high for at least one treatment), with the same timing for all four treatments.

The four weed management treatments compared were: mowing (M); tillage (T); hammer mill (HM), and herbicide (H). Mowing was performed with an adapted hedge-trimmer, which cuts weeds 10 cm above soil level. A disk harrow (Grégoire and Besson®) was used once or twice to destroy as many weeds as possible by tilling the upper layer of soil only. A hammer mill (SML 155 SEPPI®) was used to crush weeds at soil level. Hammer mills are actually the most widely used machinery for weed-management in citrus orchards in Reunion Island. The herbicide treatment consisted of Glyphosate applications (360 g.L^{-1} at 4 L.ha^{-1}) to eliminate all weeds.

These four treatments within each replicate [four plots of 65 m^2 (13 m X 5 m)] were pseudo-randomized to allow for heavy agricultural machinery traffic in the inter-rows harbouring the tillage and hammer mill treatments. Mowing and herbicide-spraying treatments therefore had to be carried out in the same inter-rows so that they would not be disturbed by this traffic (cf. Fig. 1).

Field instrumentation and observations

From 20th April to 4th July 2016, then from 6th April to 12th May 2017, a pair of unidirectional flight interception traps developed by Sarthou (2009) were placed « head-to-tail » (oriented respectively North-West and South-East) on every elementary plot of the Northern half of the experimental design (namely 24 traps on 12 plots : cf. Fig. 1). Trapping periods were five weeks both in 2016 and in 2017. There were three trapping sessions in 2016, and five in 2017. In 2016, traps were activated from 20th to 27th April, just

before weed management operations, then from 6th June to 4th July, after this operation, on short, then growing vegetal ground cover. In 2017, trapping took place during the whole period on high vegetal ground cover. Ladybirds were trapped in containers half filled with 70% ethanol, and after each trapping session, the contents of each trap was identified and counted using a stereomicroscope (EZ4 LEICA®).

Identification to the genus or species level was based on Chazeau et al. (1974), Quilici et al. (2003) and Nicolas et al. (2015). Insect counts allowed the calculation of Coccinellid entomofauna abundance (number of trapped individuals) and diversity (Shannon index H') (Shannon 1948).

The Shannon index value was calculated by the following formula [1] :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i \quad [1]$$

with $i = 1$ to s , where p_i = the probability of meeting a species i in a trap and s = the total number of species encountered in the trap.

Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R software (R Core Team 2015). To test the effects of the treatments on Ladybird abundance and diversity, the Analysis of Variance (ANOVA) was used, with the *post-hoc* Tukey test to adjust p-values for multiple comparisons, after checking data normality (Shapiro test) and homoscedasticity of the variances (Bartlett test).

Ladybird abundance was expressed as a percentage of the number of trapped individuals over five weeks for each pair of traps (*i.e.* on every elementary plot) to the total number of individuals trapped across the entire experimental orchard, to use data from both years (2016 and 2017) for comparing Ladybird population distribution and evolution across treatments, even though overall abundance levels were different for each year. Hence, correlations between the numbers of Ladybirds trapped each year were calculated using Pearson's r , and the cumulative numbers of trapped individuals per plot (*i.e.* two traps) calculated over five weeks.

To assess the effect of vegetal cover development on Ladybird abundance, we used the Kruskal-Wallis non-parametrical test because of the non-normality of data. Ladybird abundance was expressed, for this analysis, as the numbers of trapped individuals for every pair of traps (on every elementary plot).

Results

Inventory of Ladybird species trapped in the vegetal cover of the citrus orchard

Abundances of Ladybirds trapped differed between the two years, with a total of 146 individuals trapped in 2016, and 544 in 2017. In 2017, Ladybird population composition could be detailed down to the species. Twelve different species belonging to four sub-families were listed. Results of the second year (Ladybird inventory and distribution according to species) are given in Table 1.

This was not always possible in the first year, particularly for Scymninae other than *Scymnus constrictus* Mulsant. This sub-family represented 81.9% of the total number of Ladybirds trapped in 2016, with *S. constrictus* accounting for 96.0% of Scymninae. Chilocorinae (with only one species, *Exochomus laeviusculus* Weise) accounted for 17.9%, and Coccinellinae 0.8% (with only one species, *Cheilomenes sulphurea* (Olivier)).

In 2016 and 2017, respectively, 96.8%, and 92.5% of Ladybirds trapped were aphidophagous. Over both years, *S. constrictus* and *E. laeviusculus* were dominant. Despite differences in abundances between the two years, Ladybird populations were similar in their distribution across the orchard. Correlation between numbers of Ladybirds caught in the trapping periods of both years was significant (Pearson, $r=0.76$; $p<0.01$).

Abundance and diversity of Ladybirds according to vegetal cover management

Data normality was checked (Shapiro test: $W = 0.9$; n.s.), as well as variance homoscedasticity both for weed management treatments (Bartlett test: $K\text{-squared} = 1.354$; $df = 3$; n.s.) and blocks (Bartlett test: $K\text{-$

squared = 0.988; df = 2; n.s.). Over the two years, fewer Ladybirds were trapped on the « H » treatment than on the other three (Fig. 2a). However, these differences were only marginally significant (ANOVA: $F = 2.4$; $df=3$; $p=0.095$). On the other hand, differences between blocks were significant (ANOVA: $F=7.44$; $df=2$; $p=0.004$). Significantly more Ladybirds were trapped in Block A, the most distant from the border of *Desmodium* and melliferous endemic species, than on both Blocks B and C (Fig. 2b).

The same tendencies were found regarding Ladybird diversity (estimated only in 2017), for the Shannon-Weaver H' index (Fig. 3). Data normality was checked (Shapiro test: $W = 0.932$; n.s.), as well as variance homoscedasticity both for weed management treatments (Bartlett test: $K\text{-squared} = 2.403$; $df = 3$; n.s.) and blocks (Bartlett test: $K\text{-squared}=3.112$; $df=2$; n.s.). The effect of weed management treatments was not significant (ANOVA: $F=0.06$; $df=3$; n.s.). On the other hand, differences between blocks were significant (ANOVA: $F= 0.20$; $df=2$; $p=0.047$). Ladybird diversity was significantly higher in Block A than in C, with diversity in Block B being intermediate (Fig. 3).

Trappings in 2016 were conducted before and after weed management. For each treatment, data analysis using the non parametric Kruskal-Wallis test showed that Ladybirds were caught in significantly higher numbers on high vegetal cover than on low or growing vegetal cover, both overall ($H=21.2$; $df=2$; $P=2.10^{-5}$) and individually for each weed management treatment with the exception of the HM treatment (Fig. 4) (HM: $H=3.1$; $df=2$; $p=0.21$; T: $H=7.3$; $df=2$; $p=0.03$; M: $H=5.5$; $df=2$; $p=0.06$; H: $H=7.4$; $df=2$; $p=0.02$).

Discussion

A marginally significant negative impact of herbicide application on Ladybird abundance was found. Ladybirds were also significantly more abundant on tall vegetal ground cover than on short cover. Each weed management treatment favored different plant species offering either refuge or alternative trophic resources (pollen, floral or extra floral nectar, alternative prey, honeydew) (M. Rothé, in prep.). In this respect, the effect of vegetation height may be due to the abundance of Poaceae, a plant family on which Ladybird presence has often be reported (Koji *et al.* 2007; Dong *et al.* 2012; Diepenbrock & Finke 2013; Rhino *et al.* 2016).

Hamer mill and mowing are weed management practices that most favor regrowth of Poaceae, favorable to Ladybirds, while herbicide application has the most negative effect on these plant species (particularly with the chemical and dosage used). Herbicide treatment is the practice that causes the most disturbance, along with the tillage, since they both result in virtually bare soil before vegetal cover regrowth.

Our results also show a decrease in Ladybird abundance after weed management operations, which is evidence that the vegetal cover is less effective during its regrowth phase. Ladybirds may therefore, like Phytoseiidae mites (Le Bellec *et al.* 2010), be used as bio-indicators of the impact of weed management in citrus orchards, although they are more mobile than the mites.

On the other hand, the study has highlighted a significant block effect, *a priori* an effect of distance to the vegetationally diversified hedgerow and adjacent *Desmodium* strip, on Ladybird abundance. We hypothesize that this hedgerow is richer in more permanent habitats and resources for beneficial arthropods like ladybirds, which results in a “sink” effect due to the attractive effect of this semi-natural habitat (SNH) for the same. The same effect is found with biodiversity, with a lower Shannon-Weaver H' index value in the block adjacent to the vegetationally diversified hedgerow, than in the most distant block. Other studies have also shown that Ladybird abundance in crops was less affected by distance to SNHs compared to other groups of beneficials like hoverflies (e.g. Phoofolo *et al.* 2010 ; Hatt *et al.* 2017). On the other hand, the “sink” role of SNHs for other predators (namely earwigs) was also shown in orchards (Marliac *et al.* 2015). Our results should however be confirmed in larger plots (e.g. those of citrus growers).

Unidirectional flight interception traps we used (Sarhou 2009) allow more local trapping than the regular Malaise trap generally used for this type of study (Malaise 1937; Sarospataki & Marko 1995; Sheikh *et al.* 2016). The more localized the trapping, the more relevant it is to assess the impact of a specific management practice on populations of flying insects, since differences in population levels can more easily be ascribed to the immediate environment (Sarhou, 2009). These traps, evaluated here for the

first time in tropical conditions (J.P. Sarthou, pers. com.) thus proved suitable for our experimental design and for the target insect family, compared to other types of traps e.g. yellow or delta sticky traps (Achiano *et al.* 2017). Indeed, we captured members of 12 Ladybird species out of the 24 recorded on the island (Nicolas *et al.* 2015), and some of them in quite significant numbers.

Furthermore, results show that fewer insects were captured on low vegetal cover than on high vegetal cover, which is consistent with our hypothesis of a mainly localized trapping. Low cover height translates into a more open trap entrance, which favors the interception of insects flying over longer distances. To avoid inadvertently capturing Ladybirds coming from outside the plot, particularly from neighbouring plots on which other management practices were used, larger plots should be used (e.g. those of citrus growers). Ladybirds are able to fly over more than 75 m inside a field from its border (Long *et al.* 1998).

It would also have been valuable to determine the relationship between Ladybirds as predators and their prey (sap-sucking Hemiptera). It is accepted that *S. constrictus* is preferentially aphidophagous, although it may also predate upon Psyllids and Whiteflies (Quilici *et al.* 2003), while *E. laeviusculus* is more polyphagous, feeding on all Aphid species present on citrus trees, but also on Scale insects and Mealybugs, and occasionally on Mites. The abundance of these predators therefore does not necessarily reflect the decrease of Aphid populations. The Sarthou trap is not adapted to trapping Hemiptera like Aphids or Mealybugs/Scale insects, due to the generally low proportion of winged forms in their populations. To shed light on this relationship, another trapping or sampling method specifically targeting sap-sucking Hemiptera, should be used simultaneously.

Finally, from a Conservation Biological Control perspective, it would have been valuable to determine the relationship between Ladybird populations intercepted in the vegetal cover and those observed on citrus trees (along with their prey). However, the existing design would not have allowed assessment of the effect of weed management practices on these populations, since tree rows are located on the dividing lines between the different practices. In this respect, one should note that *Scymnus* spp. (e.g. *S. constrictus*, the most abundant species on our plots), do not respond to egg-laying repellent signals

deposited by conspecific Ladybirds. This trait could allow a strong localized increase in their population size, thus resulting in massive and efficient predation in case of Aphid outbreaks.

This is the reason why Magro *et al.* (2017) suggest their interest in Biological Control. These species can also survive in high temperatures, high rainfall and with scarcity of prey (Kuklinski & Borgemeister 2002). More accurate information on their ecological needs as well as on the relevant functionality of a vegetal cover needed for population outbreaks would be necessary to determine whether and to what extent control exerted on Aphid populations can be improved.

To conclude, although they should be supported by further observations, results from this study contribute to the desirable evolution of cultural practices towards a reduction or even a suppression of synthetic pesticide applications, specifically herbicides and insecticides. This will require a trade-off between management practices that encourage natural enemies such as Ladybirds, and the need to avoid competition for water and nutrients from the vegetal cover that would adversely affect fruit production.

Acknowledgements

This study was financially supported by the French Agency of Biodiversity (formerly ONEMA), in the framework of the tender 'Biodiversité-Ecophyto' (Agrum'Aide project, 2014-2018). The authors are grateful to Raphaëlle Mouttet (Anses, CBGP) for help with Ladybird identification and Jean-Pierre Sarthou for his support in the design of the interception traps used. They also thank all the technical staff of the Bassin-Plat research station for implementation and field management of the experiment.

References

ACHIANO, K.A., GILIOME, J.H., ALLSOPP, E. & WILLIAMS, L. 2017. The exotic *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) and other Coccinellids in selected vineyards of the Western Cape Province, South Africa. *African Entomology* **25**: 113-122.

- AGRESTE 2015. Statistique agricole annuelle 2014 semi-définitive. Mémento 2015. p. 34.
- CALTAGIRONE L.E. & DOUTT R.L. 1989. "The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control." *Annual Review of Entomology* **34**: 1-16.
- DAAF LA REUNION 2014. La production fruitière à La Réunion. *Agreste La Réunion* **92**: 1-12.
- CHAZEAU, J., ETIENNE, J. & FÜRSH, H. 1974. Les Coccinellidae de L'île de la Réunion (Insecta Coleoptera). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 210/Zoologie* **140**: 265-297.
- DEGUINE, J-P., GLOANEC, C., LAURENT, P., RATNADASS, A. & AUBERTOT, J-N. (Eds) 2017. Agroecological Crop Protection. Editions Quae, Versailles & Springer, Dordrecht (in press)
- DIEPENBROCK, L.M. & FINKE, D.L. 2013. Refuge for native lady beetles (Coccinellidae) in perennial grassland habitats. *Insect Conservation and Diversity* **6**: 671-679.
- DONG, Z.K., GAO, F.J. & ZHANG, R.Z. 2012. Use of ryegrass strips to enhance biological control of aphids by ladybirds in wheat fields. *Insect Science* **19**: 529-534.
- HANSON, B.D., RONCORONI, J., HEMBREE, K.J., MOLINAR, R. & ELMORE, C.L. 2017. Weed control in orchards and vineyards. In: Thomas, B., Murray, B.G., Murphy, D.J. (Eds) *Encyclopedia of applied plant sciences 2nd edn*. Academic Press (Elsevier Ltd), Waltham, U.S.A. 479-484.
- HATT, S., MOUCHON, P., LOPES, T. & FRANCIS, F. 2017. Effects of wildflower strips and an adjacent forest on aphids and their natural enemies in a pea field. *Insects* **8**: 99.
- IPERTI, G. 1999. Biodiversity of predaceous Coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **74**: 323-342.
- 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. *World Soil Resources Reports* **106**. FAO, Rome.

- KOJI, S., KHAN, Z.R. & MIDEGA, C.A.O. 2007. Field boundaries of *Panicum maximum* as a reservoir for predators and a sink for *Chilo partellus*. *Journal of Applied Entomology* **131**: 186-196.
- KUKLINSKI, F. & BORGEMEISTER, C. 2002. Cotton pests and their natural enemies in Madagascar. *Journal of Applied Entomology* **126**: 55-65.
- LE BELLEC F., MAILLOUX J., DUBOIS P., RAJAUD A., KREITER S., BOCKSTALLER C., TIXIER M.S. & MALEZIEUX E. 2010. Phytoseiid mites (Acari) are bioindicators of agricultural practice impact on the agroecosystem functioning: the case of weed management in citrus orchards. In: Wery, J., Shili-Touzi, I., Perrin, A. (Eds) *Proceedings of Agro 2010: the XIth ESA Congress* held in Montpellier, France, 29 August–3 September, 2010. 157-158.
- LONG, R.F., CORBETT, A., LAMB, C., REBERG-HORTON, C., CHANDLER, J. & STIMMANN, M., 1998. Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *California Agriculture* **52**: 23-26.
- MAGRO, A., HILL, M.C., GOMEZ, M.C. & HEMPTINNE, J.L., 2017. Is assessment of oviposition sites using conspecific larval cues a general mechanism in aphidophagous ladybirds (Coccinellidae)? *Journal of Applied Entomology* **141**: 235-240.
- MALAISE, R. 1937. A new insect trap. *Entomologisk Tidskrift* **58**: 148-160.
- MALAN, A.P. & MOORE, S.D. 2016. Evaluation of local entomopathogenic nematodes for the control of False Codling Moth, *Thaumatotibia leucotreta* (Meyrick, 1913), in a citrus orchard in South Africa. *African Entomology* **24**: 489-501.
- MARLIAC, G., SIMON, S., MAZZIA, C., PENVERN, S., LESCOURRET, F. & CAPOWIEZ, Y. 2015. Increased grass cover height in the alleys of apple orchards does not promote *Cydia pomonella* biocontrol. *Biocontrol* **60**: 805–815.
- MEA (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT) 2005. Summary for decision makers. In *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington D.C. 1-24.

- NICOLAS, V., COUTANCEAU, J.-P., POUSSEREAU, J. & GOMY, Y. 2015. Les Coccinelles de l'Île de La Réunion : Synthèse des données (Coleoptera, Coccinellidae). In: Gomy, Y. (coord.). Contribution à l'étude des Coléoptères de La Réunion. *Supplément au Bulletin de liaison d'ACOREP-France « Le Coléoptériste »* **1**: 58-77.
- PHOOFOLO, M.W., GILES, K.L. & ELLIOTT, N.C. 2010. Effects of relay-intercropping sorghum with winter wheat, alfalfa, and cotton on lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) abundance and species composition. *Environmental Entomology* **39**: 763-774.
- QUILICI, S., VINCENOT, D. & FRANCK, A. 2003. Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion. CIRAD. Saint-Denis, 168 p.
- R CORE TEAM 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. 409-409.
- RHINO, B., VERCHERE, A., THIBAUT, C. & RATNADASS, A. 2016. Field evaluation of sweet corn varieties for their potential as a trap crop for *Helicoverpa zea* under tropical conditions. *International Journal of Pest Management* **62**: 3-10.
- ROCHA-PEÑA, M.A., NIBLETT, C.L., LEE, R.F., OCHOA-CORONA, F.M., LASTRA, R., GARNSEY, S.M. & YOKOMI, R.K., 1995. CTV and its aphid vector *Toxoptera citricida*—threats to citrus production in the Caribbean and Central and North America. *Plant Disease* **79**: 437-444.
- SAROSPATAKI, M. & MARKO, V. 1995. Flight activity of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) at different strata of a forest in relation to migration to hibernating sites. *European Journal of Entomology* **92**: 415-419.
- SARTHOU, J.P. 2009. Le piège cornet unidirectionnel, nouveau piège entomologique d'interception. *L'Entomologiste* **65**: 107-108.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *AT&T Technical Journal* **27**: 379-423 and 623-656.

SHEIKH, A.H., THOMAS, M., BHANDARI R. & MESHRAM, H. 2016. Malaise trap and insect sampling: Mini Review. *Bio Bulletin* **2**: 35-40.

WRATTEN, S.D. 1976. Searching by *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia×vulgaris* Hayne). *Ecological Entomology* **1**: 139-142.

Table 1. List of Ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) trapped on the vegetal cover of the experimental citrus orchard at Bassin-Plat (Saint-Pierre, Reunion island) in 2017

Sub-family	Species	Proportion (%)	Diet*
Chilocorinae	<i>Chilocorus nigritus</i> (Fabricius)	1.1	Aphidophagous
	<i>Exochomus laeviusculus</i> Weise	16.5	Aphidophagous
	<i>Platynapsis capicola</i> Crotch	0.6	Aphidophagous
	sp1**	1.1	?
Coccidulinae	<i>Lindorus lophantae</i> (Blaisdell)	0.2	Aphidophagous
Coccinellinae	<i>Cheilomenes sulphurea</i> (Olivier)	0.4	Aphidophagous
	<i>Psyllobora variegata</i> (Fabricius)	0.6	Mycophagous
Scymninae	<i>Clithostethus arcuatus</i> (Rossi)	0.2	Aleyrodiphagous
	<i>Nephus oblongosignatus</i> Mulsant	1.8	Coccidophagous
	<i>Nephus voeltzkowi</i> Weise	3.9	Coccidophagous
	<i>Scymnus constrictus</i> Mulsant	73.5	Aphidophagous
	<i>Stethorus histrio</i> Chazeau	0.2	Acariphagous

* after Quilici et al. 2003

**Belonging either to genus *Brumus* (*Brumus cf frater*) or *Brumoides* (*Brumoides cf suturalis*); both genera should be subject to revision, since current keys do not allow identification (Raphaëlle Mouttet, com. pers.). Species belonging to either genus are generally considered as Coccidophagous or Polyphagous (Nicolas et al. 2015).

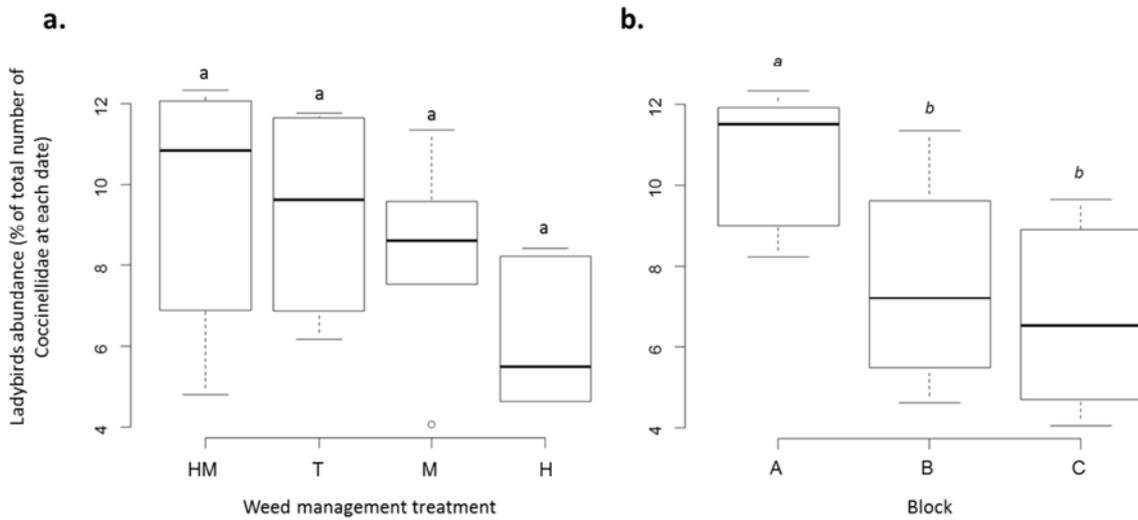


Figure 2. Mean distributions of Ladybirds on the experimental orchard at Bassin-Plat (Saint-Pierre, Reunion island) according to: a. vegetal cover management practices; b. block (=topographical situation). Groups with the same letters are not significantly different at the $p=0.05$ threshold according to Tukey's method.

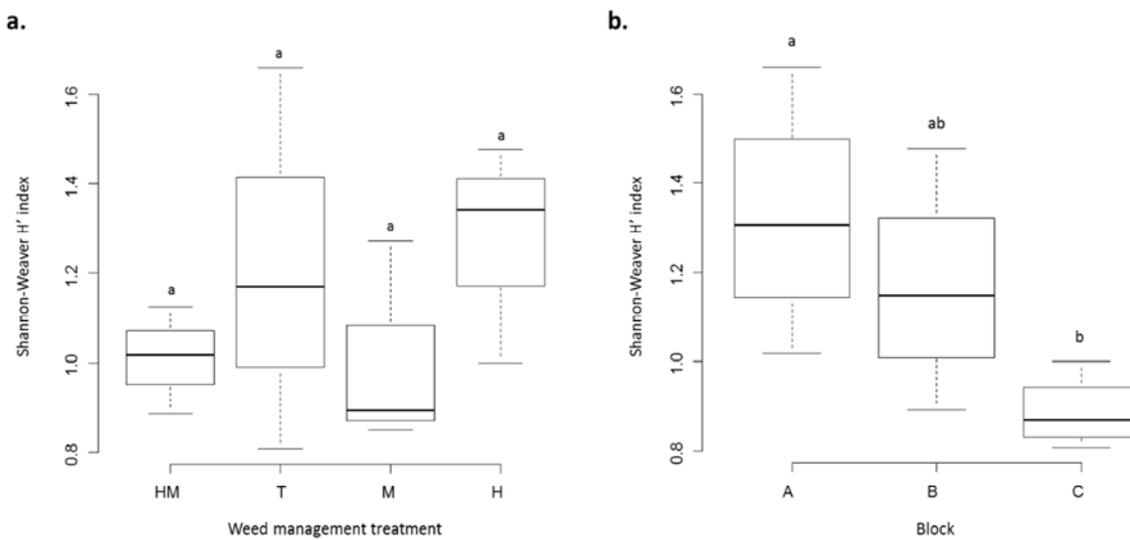


Figure 3. Distribution of Ladybird diversity indices on the orchard vegetal cover according to: a. vegetal cover management practice and b. block (=topographical situation). Groups with the same letters are not significantly different at the $p=0.05$ threshold according to Tukey's method

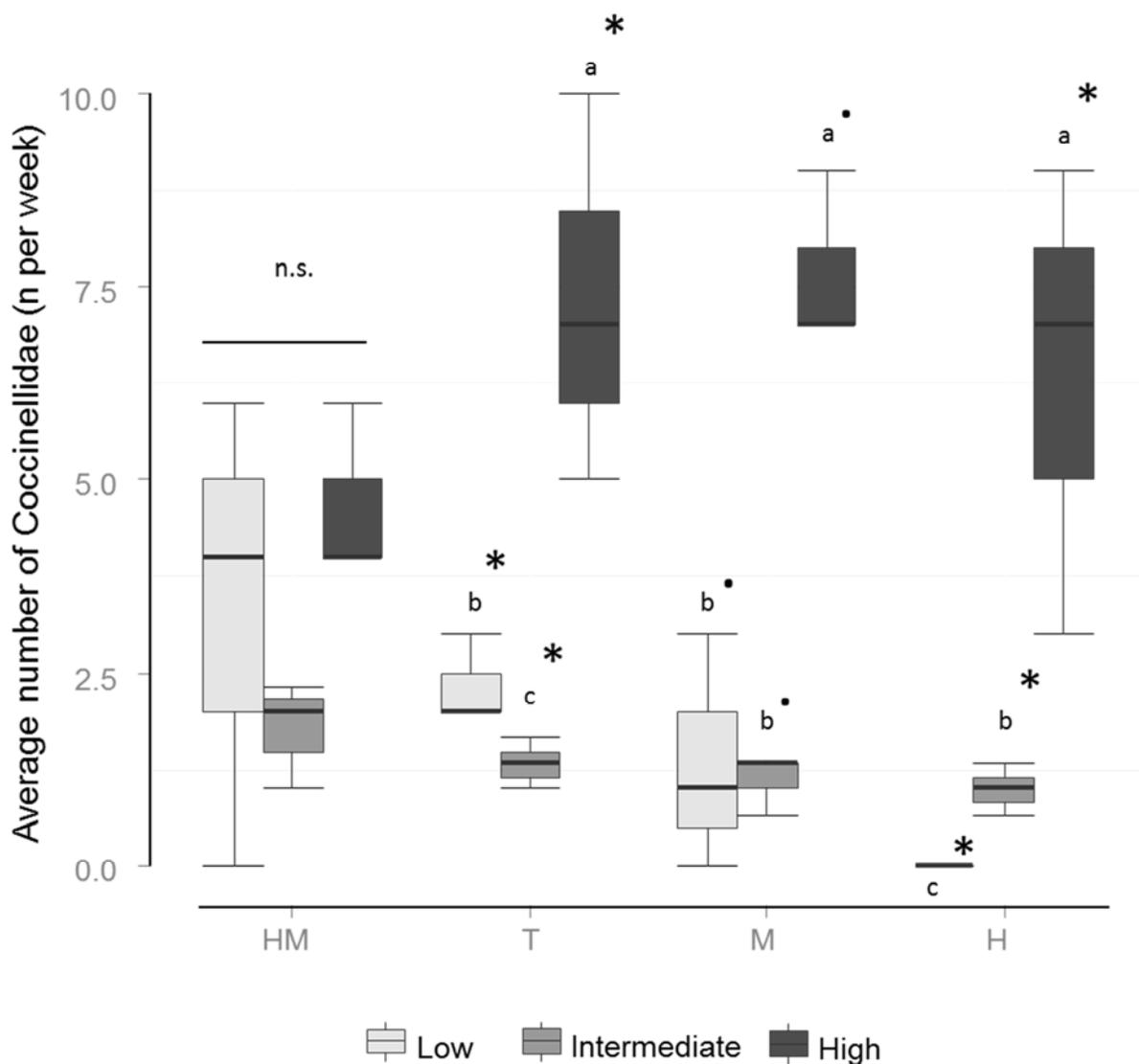


Figure 4. Ladybird population abundance in 2016 according to vegetal cover development and weed management practice. Groups with the same letters are not significantly different according to the Kruskal-Wallis test; * $p < 0.05$; \cdot $p < 0.1$. “High” corresponds to high vegetal cover, “Intermediate” to growing cover and “Low” to cover immediately after any weed management operation

Résumé

La lutte biologique par conservation des habitats est une voie pour réduire la dépendance et l'impact des traitements insecticides qui sont nombreux et toxiques. Elle est particulièrement appropriée pour les vergers d'agrumes qui comprennent, souvent, de grandes surfaces non cultivées. Les auxiliaires présents en plus grand nombre dans un enherbement sont alors plus facilement mobilisables lors d'attaques massives de ravageurs sur les arbres. Ce travail de thèse a pour objectif d'évaluer l'impact des modes de gestion de l'enherbement (fauche, broyage, travail du sol et herbicide) sur les communautés végétales et les populations d'auxiliaires au sein du verger, en s'intéressant à deux communautés évoluant à deux échelles spatiales distinctes : les Phytoseiidae et les Coccinellidae. Nos résultats ont montré une différenciation fonctionnelle des communautés végétales soumises à différents modes de gestion dans le temps. Les Phytoseiidae sont présents en abondances comparables dans toutes ces communautés végétales mais sont cependant influencés par l'abondance dans le couvert des espèces végétales portant des densités de trichomes modérés et des domaties. De même, les abondances de Coccinellidae sont positivement corrélées à l'abondance des Poaceae sur la parcelle alors que les modalités de gestion de l'enherbement testées n'ont pas montré d'effet significatif. Ces connaissances ont pu être mobilisées et articulées pour l'élaboration d'un prototype d'outil d'aide à la décision contribuant à la conception de vergers agroécologiques. Il permet l'évaluation *ex ante* de scénarios de pratiques de gestion de l'enherbement en vue d'optimiser la lutte biologique par conservation au sein des vergers d'agrumes. Nous avons choisi une approche fonctionnelle qui permettra de généraliser facilement l'outil à d'autres cultures moyennant un élargissement de la base de données comportant les traits fonctionnels aux espèces végétales non renseignées et une bonne connaissance des affinités des auxiliaires que l'on cherche à favoriser.

Abstract

Biological control through habitat conservation is a way to reduce the reliance on and the impact of insecticide treatments that are numerous and toxic. It is particularly suitable for citrus orchards which include large areas often uncultivated. The natural enemies present in greater number in a vegetal cover are then more easily mobilized during massive attacks of pests on trees. The aim of this thesis is to evaluate the impact of different weed management methods (mowing, milling, tillage and herbicide) on plant communities and natural enemies populations within the orchard, focusing on two communities that evolve at two distinct spatial scales: the Phytoseiidae and the Coccinellidae. Our results showed a functional differentiation of vegetal communities managed with different weed management methods over time. Phytoseiidae are present in comparable abundances in all these plant communities but are influenced by the abundance of plant species with densities of moderate trichomes and domaties in the vegetal cover. Similarly, the abundances of Coccinellidae are positively correlated with the abundance of Poaceae species on the plot whereas the weed management modalities have no significant impact. This knowledge has been mobilized and articulated for the development of a decision-making tool prototype contributing to the design of agro-ecological orchards. It allows *ex ante* evaluation of scenarios of weed management practices in order to optimize biological control by conservation in citrus orchards. We have chosen a functional approach which will easily allow to generalize the tool to other crops by expanding the database with functional traits to non-informed plant species and a good knowledge of the affinities of natural enemies to promote.