



HAL
open science

Facteurs de régulation naturelle des bio-agresseurs par les cortèges de prédateurs généralistes : effets microclimatiques dans un système maraîcher agroforestier biologique

Ambroise Martin-Chave

► To cite this version:

Ambroise Martin-Chave. Facteurs de régulation naturelle des bio-agresseurs par les cortèges de prédateurs généralistes : effets microclimatiques dans un système maraîcher agroforestier biologique. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2018. Français. NNT : 2018AVIG0697 . tel-01945906

HAL Id: tel-01945906

<https://theses.hal.science/tel-01945906>

Submitted on 5 Dec 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.



Thèse de doctorat

Présentée par

Ambroise Martin-Chave

Ecole doctorale : Sciences et Agrosiences (ED536)

Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

Facteurs de régulation naturelle des bio-agresseurs par les cortèges de prédateurs généralistes : effets microclimatiques dans un système maraîcher agroforestier biologique.

Soutenue le 2 mai 2018

Directrice de thèse : Mme Françoise Lescourret, Directrice de recherche, INRA

Co-directeur de thèse : M. Yvan Capowiez, Chargé de recherche, INRA

Tutrice en entreprise : Mme Camille Béral, AGROOF

Jury :

Mme Françoise Burel, Directrice de recherche, CNRS

M. Thibaud Decaëns, Professeur, CNRS

M. Mickaël Hedde, Chargé de recherche, INRA

M. Yvan Capowiez, Chargé de recherche, INRA

Rapporteuse

Rapporteur

Examineur

Directeur de Thèse

Invitée :

Mme Camille Béral, AGROOF

Remerciements

Je remercie tout d'abord les rapporteurs qui ont accepté d'évaluer ce travail, Françoise Burel et Thibaud Decaëns.

Je remercie Marie Gosme et Jérôme Casas pour leurs conseils avisés et le temps qu'ils ont bien voulu partager avec nous lors des comités de thèse. Jérôme, merci également pour le prêt du radar harmonique, il fallait avoir confiance pour le laisser dans mes mains.

Je remercie chaleureusement Jean Dauzat et Cécile Antin de l'UMR AMAP pour leurs aides précieuses concernant les aspects microclimatiques. Merci Cécile pour le temps que tu as bien voulu passer avec (et sans) moi pour la calibration de l'objectif hémisphérique, et merci à Baptiste Delor pour le temps qu'il a passé sur la réalisation des cartes de compétition lumineuse.

Merci à Christophe Mazzia pour les bons moments que nous avons passé sur le terrain, pour l'identification sans faille des quelques milliers d'arachnides de Vézénobres. J'espère t'y revoir bientôt.

Un très grand merci à Mickaël Hedde, pour le partage de tes connaissances, de ton temps, et ton aide qui a été très utile et appréciée.

Je remercie ceux qui ont eu le courage de me voir presque tous les jours pendant plus de trois ans, qui m'ont porté et supporté.

Hélène, merci pour ton calme et ta sérénité, nous en avons besoin au quotidien. Et tu n'en es pas moins redoutable sur le terrain.

Nicolas, merci pour ton énergie, tes idées farfelues et sérieuses en même temps sont une source d'inspiration intarissable.

Fabien, merci pour ta bonne humeur au bureau, et ton optimisme communicatif. J'espère que je serai aussi drôle et sage à la fois quand j'aurai ton âge.

Antoine, tu es loin d'Anduze mais je te remercie de m'avoir supporté en pensées depuis le Nord, et d'avoir tout fait pour que j'entretienne de bonnes relations avec Camille.

Sébastien, merci pour ton aide et ton accompagnement face aux demandes administratives les plus loufoques, j'aurais perdu beaucoup de temps sans ton organisation sans concession.

Daniele, l'Oripédia, je sais que si internet tombe en panne je pourrais toujours te consulter, tu es ma base de données techniques et scientifiques favorite.

Pierrick merci pour ton accueil toujours généreux chez vous, de m'avoir fait découvrir le monde et le goût de la truffe chez ton oncle, et pour ces chouettes moments passés sur les rochers.

Je remercie Françoise Lescourret d'avoir accepté la direction de cette thèse et de m'avoir permis de travailler sur ce sujet qui n'a pas fini de me passionner. Je dois remercier Yvan Capowiez et Camille Béral pour leur encadrement et leur soutien quotidien immense tout au long de ce travail. Je n'aurais pas pu mieux trouver meilleur accompagnement pour réaliser cette thèse. Merci pour votre simplicité, votre aide matérielle, immatérielle, vous avez toujours été disponibles lorsque j'avais besoin d'aide. Votre aide respective a été inestimable. Yvan merci de m'avoir fait découvrir les IPA, pour ton accueil toujours agréable à Avignon. Camille, merci pour ta patience, il en aura fallu pour me supporter quotidiennement durant ces trois ans (et réciproquement).

Merci à Denis et Virginie Florès pour leur accueil chaleureux sur leur ferme, pour avoir accepté mes allées-et-venues incessantes. Vous m'avez nourri quand je n'avais rien à manger, vous m'avez donné de l'eau quand j'avais oublié la mienne. Merci pour votre travail au quotidien, sans vous ce projet n'aurait pas existé, et c'est toujours à regret que je devais vous quitter quand je passais sur « Arbratatouille ».

Je remercie Julien Larivière, pour ton aide sur le terrain durant ton stage, j'espère que j'ai fait un pas trop mauvais maître de stage. Je remercie Camille Niard, tu as égayé les bureaux le temps de ton passage, j'ai dû écouter mes journées pour aller au bar avec toi, mais on a bien rigolé. Merci à Matthias Thierry également pour les bons moments passés en ta présence lors de tes passages à Anduze et à la maison.

Je remercie ma famille, Léo et maman pour votre gentillesse, votre affection, je sais que je peux compter sur vous. Merci papa de m'avoir transmis ta curiosité, ta passion du vivant, je n'en serais pas là aujourd'hui sans toi aussi.

Enfin je remercie Caroline, tu m'as aidé sans relâche et la liste serait trop longue pour tenir en quelques lignes, merci de ta présence à mes côtés.

Résumé

L'agroforesterie, et plus particulièrement les systèmes sylvo-arables, sont des systèmes peu étudiés qui présentent des intérêts agronomiques et environnementaux en systèmes tempérés. Les systèmes agroforestiers pourraient notamment fournir un microclimat favorable aux cultures maraîchères conduites en agriculture biologique en contexte pédoclimatique méditerranéen. Cependant, il existe encore peu de références scientifiques sur le sujet, et l'issue des interactions entre arbres et cultures sont encore méconnues. En particulier, le microclimat généré par des arbres âgés est susceptible de modifier les relations entre cultures, bio agresseurs et prédateurs généralistes, qui peuvent conditionner la performance d'une association agroforestière. Cette thèse avait donc comme objectifs :

- D'évaluer l'impact de l'ouverture de la canopée sur la biodiversité et l'activité-densité des coléoptères carabiques.
- D'identifier comment le microclimat peut influencer les processus de régulation naturelle.

Les systèmes agroforestiers se développent sur des temps longs (pluriannuels): l'étude s'est focalisée sur un système ayant déjà des arbres âgés de 20 ans pour en étudier l'impact sur le microclimat et la faune du sol. Pour faire varier ce microclimat, un gradient d'ouverture de la canopée a été réalisé. La température de l'air ambiant, l'hygrométrie et le pourcentage d'ouverture du milieu ont ensuite été mesurés.

En premier lieu, la faune du sol a été échantillonnée durant 2 ans (non révolus), et les structures des communautés de Carabidae ont été analysées d'un point de vue taxonomique et fonctionnelle, au moyen de 5 traits écologiques. Les résultats montrent que la structure taxonomique est peu affectée, mais qu'à la fois l'activité-densité spécifique des espèces et les traits fonctionnels sont modifiés par le gradient d'ouverture du milieu. En particulier, la fermeture de la canopée du système agroforestier favorise les espèces ayant une affinité pour des milieux fermés et humides.

L'activité journalière de deux prédateurs abondants a été caractérisée dans une période estivale chaude (juillet), et plus douce (septembre). Les résultats montrent qu'à la fois la saison mais également l'ouverture de la canopée peuvent modifier les rythmes journaliers de l'Arachnidae et du Carabidae les plus abondants à cette période (*Pardosa hortensis*, *Pseudoophonus rufipes*).

Dans un troisième temps, le travail s'est focalisé sur le potentiel de prédation des prédateurs de la faune du sol, au moyen de cartes sentinelles de prédation à deux périodes estivales, juin et août. Les résultats montrent que sur au moins une période, le potentiel de prédation sur larves de lépidoptères (*Cydia pomonella*) est différent entre les traitements. Ces différences sont probablement corrélées aux différences d'activité-densité et aux différences microclimatiques induites par les différences de couverts arborés.

Dans un dernier temps, l'étude s'est focalisée sur une culture, la salade, et les dégâts causés par les limaces dans les différents traitements, sur les feuilles visibles. Plus de dégâts sous les arbres ont été constatés, malgré une activité-densité d'*Arion lusitanicus* et de *Deroceras reticulatum* non supérieures au témoin au mois de juin où les dégâts ont fortement augmenté. Les méthodes utilisées (planches, pots pièges neutres et attractifs) ont présenté des efficacités différentes, dont l'intérêt respectif est discuté.

Abstract

Agroforestry, and more specifically sylvo-arable systems, are poorly studied systems with agronomic and environmental interests in temperate systems. They could provide a favorable microclimate for vegetable crops grown in organic agriculture in Mediterranean pedoclimatic context. However, there are still few scientific references on the subject, and the outcome of the interactions between trees and cultures are still unknown. The microclimate generated by old trees is likely to alter the relations between crops, pests and generalist predators, which can condition the performance of an agroforestry system.

This thesis had two main objectives:

- To evaluate the impact of canopy openness on ground beetle diversity and activity-density
- Identify how the microclimate can influence natural regulation processes.

Agroforestry systems develop over long periods (pluriannual): the study focused on a system already having 20-year-old trees to study the impact on microclimate and soil fauna. To modulate this microclimate, a canopy opening gradient has been realized. The ambient air temperature, the hygrometry and the percentage of canopy aperture were then measured.

First, the soil fauna was sampled for 2 years and the structure of the Carabidae communities was analyzed from a taxonomic and functional point of view, using 5 ecological traits. The results show that the taxonomic structure is poorly affected, but that both species specific activity-density and functional traits are modified by the canopy openness, which favored species with affinity for closed and moist environments.

The diel activity of two abundant predators was characterized in a hot summer period (July), and cooler (September). The results show that both the season and the opening of the canopy can modify the daily rhythms of the most abundant Arachnidae and Carabidae (*Pardosa hortensis*, *Pseudoophonus rufipes*).

Thirdly, the work focused on the predation potential of predators of soil fauna, using sentinel preys method at two periods, (June and August). The results show that for at least one period, the predation potential on Lepidoptera larvae (*Cydia pomonella*) was different between treatments. These differences are probably correlated with differences in activity-density and microclimatic differences induced by the differences in canopy treatment

Lastly, the study focused on lettuce crops and the damage caused by slugs in the different treatments, on the visible leaves. More damage under the trees was observed, despite a similar activity-density of *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum* compared to control in June, where the damage increased significantly. The methods used (boards, neutral traps and attractive traps) presented different efficiencies, whose respective interest is discussed.

Plan

	INTRODUCTION GENERALE.....	1
1	De l'agriculture intensive à l'agroforesterie.....	1
1.1	Agroforesterie : origines, enjeux.....	1
1.2	Les potentialités de l'agroforesterie	4
1.3	Microclimat agroforestier et productions végétales : les intérêts, limites, et inconnues	5
2	Agroforesterie maraichère : enjeux du maraichage biologique en climat méditerranéen	7
3	Rôle de la biodiversité en contexte agricole	8
3.1	Perte de biodiversité mondiale et dans les milieux agricoles	8
3.2	Biodiversité et services écosystémiques	9
3.3	Mesurer la biodiversité	10
3.4	La biodiversité fonctionnelle	10
4	La lutte biologique par conservation.....	12
4.1	Définition.....	12
4.2	Biodiversité et contrôle biologique : les théories	12
4.3	Interactions tri trophiques : théories top-down et bottom-up.....	12
4.3.1	Rôle des habitats semi naturels pour les ennemis naturels et effets sur les ravageurs de cultures.....	14
4.3.2	Rôle de la diversité des auxiliaires dans le contrôle biologique.....	14
4.4	Les méthodes pour évaluer le service de régulation naturelle	15
4.5	Le rôle des arthropodes prédateurs généralistes : Carabidae et Arachnidae.....	16
5	Agroforesterie et lutte biologique.....	17
5.1	Intérêts de l'agroforesterie pour la biodiversité	17
5.2	Microclimat agroforestier et lutte biologique par conservation	17
5.3	Microclimat et ravageurs de cultures	19
	OBJECTIFS DE LA THESE ET DEMARCHE	20
6	MATERIELS ET METHODES	23
6.1	Le projet ARBRATATOUILLE.....	23
6.2	Site d'étude	23
6.2.1	Sol	25
6.2.2	Cultures	25
6.2.3	Dispositifs microclimatiques.....	25
6.3	Echantillonnage de la faune du sol.....	27
6.3.1	Méthodes d'échantillonnage des Arachnidae et Carabidae	27
6.3.2	Méthodes d'échantillonnage des limaces	28
6.4	Evaluation du potentiel de prédation	28
	CHAPITRE 1 : IMPACT DE L'AGROFORESTERIE ET DE LA GESTION DE LA CANOPEE SUR LA DIVERSITE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES DE CARABIDAE.....	30
	Agroforestry and canopy management impacts functional traits of ground beetle communities	31
	ABSTRACT	31
1	INTRODUCTION	32
2	MATERIAL & METHODS	33
2.1	Study Site.....	33
2.2	Microclimate	34
2.3	Ground Beetle Assemblages.....	35
2.4	Taxonomic analysis and activity-density	35
2.5	Trait based indices.....	36
3	RESULTS.....	37

3.1	Microclimate	37
3.2	Activity density	38
3.3	Diversity indices.....	38
3.4	Functional diversity	41
4	DISCUSSION	47
4.1	Taxonomic analysis.....	47
4.2	Treatments effect on trait structure	47
4.3	Perspective and management implication.....	49
5	CONCLUSIONS	49
6	Supplementary materials	50

**CHAPITRE 2. IMPACT DE L'OUVERTURE DE LA CANOPEE SUR L'ACTIVITE JOURNALIERE
DES PREDATEURS ARTHROPODES..... 54**

	Agroforestry impacts the seasonal and diurnal activity of dominant predatory arthropods in organic vegetable crops	55
	ABSTRACT	55
1	INTRODUCTION	56
2	MATERIALS AND METHODS	57
2.1	Site description.....	57
2.2	Microclimate characterization	59
2.3	Sampling of arachnid and ground beetle species at the seasonal scale	59
2.4	Sampling design for daily pattern of spider and carabid activity.....	59
2.5	Statistical analysis.....	60
2.5.1	Microclimate data	60
2.5.2	Wet pitfall traps: spider and ground beetle communities	60
2.5.3	Dry pitfall traps: daily activity patterns	60
3	RESULTS.....	61
3.1	Microclimate	61
3.2	Carabid and arachnid communities and assessment of the dominant species in July	63
3.3	Carabid and arachnid communities and assessment of the dominant species in September ..	64
3.4	Discriminant analysis.....	65
3.5	Weekly density-activity of the main taxa in July	65
3.6	Weekly activity-density of the dominant taxa in September.....	66
3.7	Daily activity patterns.....	67
4	DISCUSSION	69
4.1	Limits	69
4.2	Microclimate treatment effect.....	69
4.3	Effect of canopy management at the community level	69
4.4	Effect of pruning treatment on the dominant ground beetle species <i>Pseudoophonus rufipes</i> and the arachnid <i>Pardosa hortensis</i>	70
5	CONCLUSIONS	71
6	ACKNOWLEDGEMENTS	71
	Compléments	72

**CHAPITRE 3. INFLUENCE DU POTENTIEL DE PREDATION DES PREDATEURS
GENERALISTES PAR LA GESTION DE LA CANOPEE EN SYSTEME AGROFORESTIER. 74**

	Agroforestry impacts nocturnal predation potential of ground beetles and Opiliones in a vegetable organic alley cropping temperate system.....	75
	ABSTRACT	75
1	INTRODUCTION	76
2	MATERIALS AND METHODS	77
2.1	Site.....	77

2.2	Microclimate characterization	78
2.3	Assessment of ground beetle communities	78
2.4	Preys dispositions	78
3	RESULTS	79
3.1	Microclimate	79
3.2	Prey removal	81
3.3	Predators activity-density	82
3.4	Ground beetle activity-density and functional assessment	83
1.1.	Predators phenology	84
4	DISCUSSION	84
4.1	Predators activity-density	84
4.2	Predation speed	86
4.3	Conclusions.....	86
5	Compléments	88

CHAPITRE 4 : AGROFORESTERIE ET DEGATS DE LIMACES SUR SALADES..... 90

Slugs activity-density in temperate agroforestry system and increased damages to lettuce crops.....	92
ABSTRACT	92
1 INTRODUCTION	93
2 MATERIALS AND METHODS	94
2.1 Study site	94
2.2 Microclimate parameters.....	95
2.3 Slugs sampling methods.....	96
2.4 Lettuces damages.....	96
2.5 Statistical analysis.....	96
3 RESULTS.....	98
3.1 Microclimate	98
3.2 Methods efficiency and selectivity.....	99
3.3 Effects of the AF on slugs activity-density.....	101
3.4 Cover boards sampling	101
3.5 Neutral traps.....	102
3.6 Attractive trapping	102
3.7 Damages analysis	102
3.8 Correlation analyses	103
4 DISCUSSION	105
4.1 Effect of trapping method	105
4.2 Canopy treatment impact on activity-density.....	105
4.3 Relationships with lettuce damages.....	106
5 CONCLUSIONS	106
Compléments	107

DISCUSSION GENERALE109

1 Démarche et site d'étude.....	109
2 Impacts microclimatiques du couvert arboré	110
3 Influence de l'agroforesterie et sa canopée sur les communautés de Carabidae	111
3.1 Effet de l'agroforesterie et du traitement de la canopée sur la composition taxonomique des Carabidae.....	111
3.2 Effet de l'agroforesterie et du traitement de la canopée sur l'activité-densité spécifique des Carabidae.....	112
4 Impacts du couvert arboré sur la biodiversité fonctionnelle des Carabidae	114
5 Prédation et interaction proies-prédateurs	117
5.1 Activité-journalière.....	117

5.2	Potentiel de prédation	118
6	Limaces et dégâts sur laitue en fonction de l'ouverture de la canopée	121
7	Conclusion générale	123
	REFERENCES.....	125

FIGURES

Figure 1. Différents types de systèmes agroforestiers, tiré de Malézieux et al. (2007). Le nombre d'espèces cultivées par systèmes ainsi que le nombre de strates peut être supérieur aux chiffres donnés par les auteurs, notamment dans mes systèmes à alignements d'arbres (Row agroforestry). S = durée d'association courte, L= durée d'association longue. _____	3
Figure 2. Illustration d'une culture intercalaire de tomates sous noyers hybrides à vocation de bois d'œuvre, durant le mois de juillet 2015 à Vézénobres (30 - Gard). _____	4
Figure 3 : Effet brise vent d'une barrière physique en fonction de sa hauteur et de sa porosité, d'après (Vigiak et al., 2003). En ordonnée, la vitesse du vent à n'importe quelle distance normalisée par la vitesse du vent d'approche, et en abscisse la distance depuis l'obstacle (0) en fonction de sa taille (h). La réduction maximum de la vitesse du vent a lieu à une distance qui correspond à entre 4 et 6 fois la hauteur de l'obstacle. _____	6
Figure 4. Les différentes étapes de luttres contre les ravageurs de cultures hiérarchisées en Agriculture Biologique, d'après Zehnder et al. (2006). D'après l'auteur, la priorité est donnée aux stratégies préventives (1 et 2). _____	8
Figure 5. Causes potentielles des changements de populations de plantes, insectes et oiseaux liés aux changements des pratiques agricoles. Les facteurs grisés sont les plus importants selon les auteurs. Les facteurs principaux sont grisés. Les auteurs précisent que cette figure n'est volontairement pas exhaustive. _	9
Figure 6. Cadre conceptuel pour la classification des traits de la faune du sol (Pey et al. 2013). _____	11
Figure 7. Facteurs influençant les dynamiques de populations dans un système naturel théorique, d'après Power (1992) _____	13
Figure 8. Contexte et démarche de la thèse. _____	21
Figure 9. Vue aérienne du dispositif « Arbratouille » sur la ferme des Terres de Roumassouze après taille en mars 2015. Source Géoportail, données IGN, FEDER & Région Occitanie. En rouge les traitements du dispositif. _____	23
Figure 10. Arbres têtards du dispositif après (premier plan) et après élagage (second plan). _____	24
Figure 11. Représentation des modalités d'après un scan LiDAR des modalités agroforestières d'Arbratouille en juillet 2016 vue de profil depuis le nord de la parcelle. A gauche la modalité AF++ (arbres simplement élagués), au centre la modalité AF- (arbres têtards), à droite la modalité AF+ (arbres émondés). L'espace séparant deux rangées d'arbres est de 10m. Crédit Jean Dauzat, UMR AMAP CIRAD. _____	25
Figure 12. Dispositif de prise de photographies hémisphériques. Les lettres représentent l'emplacement des prises de vues. Crédit Camille Béral – Agroroof. _____	26
Figure 13. Photographies hémisphériques des modalités AF++ (haut gauche) AF+ (haut droite), AF- (bas gauche) et du contrôle (bas droite), avant traitement informatique. _____	27
Figure 14. Illustration d'une proie (<i>Cydia pomonella</i>) consommée par un prédateur (<i>Pterostichus</i> sp.) sur le site d'étude. _____	29
Figure 15 : Study site and sampling design for pitfall trap sampling. _____	35
Figure 16 : Average canopy openness (%) and standard error in function of treatments. Different letters indicate significant differences between means after Tukey post-hoc test, for a same year and season. _____	37
Figure 17. Principal Component Analysis of ground beetle communities with individual projection of treatments, season and year of sampling. Contrib indicates contribution of variable to total inertia. _____	40
Figure 18. Average body length composition per season and year of sampling. Error bars represent standard errors and different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD). _____	41
Figure 19. Diet affinities in function of treatment, season and year of samplings. Soft: affinity for soft preys, hard: affinity for hard preys, plant: affinity for plant material _____	42
Figure 20. Wings morphology in function of treatment, season and year of samplings. _____	43
Figure 21. Canopy closure affinities in function of treatment, season and year of samplings. Forest: affinity for closed canopy, Open: affinity for open habitat. _____	44
Figure 22. Affinities for humidity in function of treatment, season and year of sampling. _____	45
Figure 23. PCA of CWM values with projection of treatments, years and sampling seasons. _____	46
Figure 24. Between Class Analysis computed on the functional PCA, taking treatment as discriminatory variable. _____	47
Figure 25. Average daily air temperature and hygrometry in function of season and treatment in 2015 _____	52

Figure 26. Average daily air temperature and hygrometry in function of season and treatment in 2016	53
Figure 27. Site organization. The control plot was the most northern block. Surrounding crops are not represented.	58
Figure 28. Percent canopy openness for each pruning treatment and control plot at three dates in 2015: April, July and September (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Different letters indicate significant differences after Tukey test comparisons within a date. Error bars represent standard error of the mean.	61
Figure 29. Average temperature (first row) and deviation from control treatment (second row) in July (left column) and September (right column) for the different treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Error bars represent standard errors.	62
Figure 30. Between Class Analysis of spiders and ground beetle communities caught in July (left panel) and September (right panel). Percentage of variance represented by the first and second axes in July is 47.1 and 28.7, 46 and 28.9 in September.	65
Figure 31. Mean (+SE) abundance-activity of the two main ground predators per day and per trap in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Letters indicate a significant difference ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Error bars represent standard error of the mean.	66
Figure 32. Mean (+SE) abundance-activity of the two main ground predators per day and per trap in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Letters indicate a significant difference ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Error bars represent standard error of the mean.	66
Figure 33. Percentage of activity throughout the day for the wolf spider <i>Pardosa</i> sp. during the daily sampling experiment in July (top) and September (bottom). Error bars show the standard error, different letters indicate a significant difference between values ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Values were compared between the two seasons.	67
Figure 34. Percentage activity throughout the day for the Carabidae <i>Pseudoophonus rufipes</i> during the daily sampling experiment in July (Top) and September (Bottom). Error bars show the standard error, different letters indicate significant differences between values ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Values were compared between the two seasons. Error bars represent standard error of the mean.	68
Figure 35. Essai de marquage sur <i>Poecilus cupreus</i> sur le terrain, en juillet 2015.	73
Figure 36. Treatments disposition and sampling design for pitfall traps and sentinel card disposition.	77
Figure 37. Average canopy openness in July 2016. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD, $P < 0.05$).	79
Figure 38. Average temperatures by treatments in function of sentinel prey exposition time and month of assessments.	80
Figure 39. Average number of preyed larva per card in function of observation time (min) and treatment during June experiments (grassy strips and lettuces gathered). Different letters indicate significant differences between means ($P < 0.05$, Posthoc Tukey HSD test).	81
Figure 40. Average number of preyed larva per card in function of sampling time (min) and treatment during August experiments (grassy strips and lettuces gathered).. Different letters indicate significant differences between means ($P < 0.05$, Posthoc Tukey HSD test).	81
Figure 41. Phenology of predatory ground beetles observed during sentinel prey assessments, from March to November 2016.	84
Figure 42. Phenology of Opiliones from March to November 2016.	84
Figure 43. Carte de prédation sentinelle avec juvéniles de <i>Deroceras reticulatum</i> , en mai 2015.	88
Figure 44. Site organization and sampling design of pitfall traps, cover boards and lettuce plots.	95
Figure 45. Mean (+SE) daily air temperatures and hygrometry for the months of April, May and June in function of the treatments.	98
Figure 46. Mean (+SE) canopy openness before (April) and after (June) leave appearance. Different letters indicate significant differences for a same month (TukeyHSD contrast method, $P < 0.05$).	99
Figure 47. Mean (+SE) number (Top panel) and size (Bottom panel) of slugs caught in function of month, species and method. Different letters indicate significant difference between methods for the same sampling month ($P < 0.05$, Tukey HSD contrast method). Means were computed on log transformed data to reach residuals normality.	100

Figure 48. Mean (+SE) activity-density of the three slug species in function of trapping method in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Different letters indicate a significant difference between treatments ($P < 0.05$, Tukey HSD contrast method). _____	101
Figure 49. Mean (+SE) surface of visible leaves consumed in %. Different letters indicate significant differences between treatments at each sampling date (TukeyHSD, contrast method, $P < 0.05$). _____	103
Figure 50. Principal component analysis of monthly observed damages in correlation with combinations of trapping methods and average biomass of slugs caught per month. Correlation circle: left panel, treatment ellipses (66 %): central panel, month ellipses (66%, 4=April, 5=May, 6=June): right panel. _____	104
Figure 51. Analyse en composante principale des activités-densités de limaces, Carabidae et dégâts sur salades. Beer = piège attractif, Pitfall = piège à l'eau, Cover = planche. Dr = <i>Deroceras reticulatum</i> , Lm = <i>Limax maximus</i> , Ar = <i>Arion lusitanicus</i> . Pte.mad = <i>Pterostichus madidus</i> , Pte.mel= <i>Pterostichus melanarius</i> , Car.vio = <i>Carabus violaceus</i> . Damages = Dégâts observés. _____	107
Figure 52. Influence potentielle du microclimat sur les interactions entre prédateurs généralistes et un ravageur. _____	109
Figure 53. Représentation du taux de lumière transmise sur les parcelles expérimentales d'ARBRATATOUILLE pour la période d'avril à septembre 2015 (Stage Baptiste Delor, CIRAD AMAP, 2016). _____	111
Figure 54. Facteurs pouvant expliquer une différence de potentiel de prédation entre des parcelles avec et sans arbre durant les expérimentations de juin 2016. _____	120
Figure 55. Aspects positifs et négatifs potentiels de la bande enherbée en agroforesterie. _____	123

TABLES

Table 1. Diversity indices and activity-density in function of treatments, year and season. Different letters indicate significant differences between treatment after Tukey HSD tests, within a same season and year. Differences between means for all treatments within a year are indicated by different letters in last columns. _____	38
Table 2. Differences in activity-density of dominant species caught with pitfall traps. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD posthoc test). Period column specify the months and years of sampling used in analyses. _____	39
Table 3. Average temperatures for each treatment and period for the two sampling sessions. Different letters indicate significant differences (Tukey HSD, $P < 0.05$). Comparisons were made between treatments for each season and period separately. _____	62
Table 4. Main ground beetle and arachnid species caught in July with lethal pitfall traps (80 traps) ranked by density-activity and computation of their diversity and evenness indices. The significance (p value) of the difference in the mean catches per pitfall trap between treatments is in the last column. _____	63
Table 5. Main ground beetle and arachnid species caught in September with lethal pitfall traps (80 traps) and computation of their diversity and evenness indices. The significance (p value) of the differences in mean catches per pitfall trap between treatments is shown in the last column. _____	64
Table 6 Percentage of observed predators eating on prey by treatment and month, % : percentage of observed predators and percentage of prey eaten by predator. "Unknown predator" means that predator was not observed. Total summarize the number of preyed larvae. _____	82
Table 7. Differences in average activity-density per treatment and sampling period. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD posthoc test, $P < 0.05$). _____	83
Table 8. Effect of average biomass of <i>Arion lusitanicus</i> caught in salted water pitfall traps on lettuce damages in function of sampling treatment, in the month of June. _____	103
Table S.1 Raw number of individuals caught per species and treatment, percentage of total individuals caught and cumulative percentage of individual caught.	50

INTRODUCTION GENERALE

1 De l'agriculture intensive à l'agroforesterie

L'agriculture s'est profondément transformée en Europe et dans le monde au cours du dernier siècle, notamment suite à la seconde Guerre Mondiale. Afin de relancer l'économie d'après-guerre, l'objectif est alors d'augmenter les rendements agricoles et ainsi la productivité économique, ce qui passe entre autres par une généralisation de la mécanisation de l'emploi d'intrants chimiques de synthèse au sein des exploitations agricoles (Tilman et al., 2002). Si cette stratégie permet de fortes augmentations de rendements, celles-ci sont accompagnées d'effets négatifs sur l'environnement, comme la perte de biodiversité et la pollution des eaux (Butler et al., 2007; Sotherton, 1998; Tsiafouli et al., 2015), mais également sur la santé humaine (Horrihan et al., 2002). Au Royaume-Uni, Pretty et al. (2000) montrent que les externalités négatives agricoles représentaient au minimum 208£/ha.an⁻¹ en 2000, soit environ 417€ de 2017 par ha.an⁻¹, assumés par la société. Plus récemment, Sutton *et al.* (2011) montrent que l'utilisation de fertilisants azotés en agriculture au sein de l'Union Européenne pourrait coûter autant à la Société que les bénéfices induits par leur utilisation rapportent au secteur agricole (entre 70 et 320 milliards d'euros annuels). Cette agriculture dite « intensive » est également confrontée à des problèmes émergents comme l'apparition de la résistance des ravageurs de cultures aux herbicides (Whalon et al., 2008), ou la stagnation des rendements couplée à une dégradation de la qualité des sols (Altieri et al., 2005; Matson, 1997).

L'enjeu majeur de l'agriculture actuelle et à venir est de maintenir une productivité importante tout en réduisant au maximum ses externalités négatives. Certains systèmes de production alternatifs aux systèmes intensifs développés au 20^{ème} siècle présentent des intérêts en termes de durabilité, et connaissent un fort intérêt de la part des consommateurs, des producteurs et de de la communauté scientifique (Altieri et al., 2005; Bommarco et al., 2013; Tscharrntke et al., 2012). Le terme d'agroécologie est apparu dans ce contexte, dans les années 80 (Gliessman, 1990), pour désigner un champs de recherche qui s'intéresse aux bases scientifiques d'une agriculture dite durable, et qui aujourd'hui englobe également les dimensions sociale, culturelle, économique et politique. L'agroécologie viserait ainsi à développer des systèmes agricoles s'appuyant sur les synergies biologiques et les interactions écologiques pour assurer la fertilité, la productivité et le contrôle des cultures (Altieri et al., 2005).

C'est dans cette optique que de nombreux systèmes de cultures et techniques culturales se développent depuis quelques décennies (Malézieux et al., 2009). Cette thèse s'intéresse à un de ces systèmes émergents, combinant maraîchage en Agriculture Biologique et agroforesterie.

1.1 Agroforesterie : origines, enjeux

L'agroforesterie peut être définie comme la production, en association, d'arbres et de cultures et/ou d'animaux, sur une même surface (Lundgren, B. 1982 dans Smith et al., 2013). Les systèmes agroforestiers existants sont très divers, pour répondre à des objectifs tout aussi variés. Les arbres, associés aux cultures, peuvent permettre la valorisation des fruits, de feuilles comme fourrage, de bois (bois énergie, bois d'œuvre, bois précieux) ou de dérivés. Ils peuvent être associés à des cultures tout aussi diverses, pérennes, comme la vigne, ou à des cultures

temporaires telles que les grandes cultures et cultures légumières. Le terme « agroforesterie » comprend également les systèmes associant arbres et élevages au sens large. Un système de production est agroforestier dès lors que l'arbre fait partie intégrante de ce système, quelle que soit la forme spatio-temporelle que prend cette association (D. Batish, 2008).

Bien connue dans les pays du Sud, sous des climats tropicaux, l'agroforesterie est peu développée en Europe et en France. Aucun recensement officiel n'a été réalisé ces dix dernières années, et une seule étude sur les systèmes de prés-vergers (associant élevage et arbres fruitiers de haut-jets) de 2006 avance le chiffre de 140 000 ha sur le territoire métropolitain français (hors linéaire bocager). A dire d'experts, un consensus existerait sur environ 30 000 ha d'agroforesterie en France métropolitaine, hors système sylvopastoral (C. Beral, communication personnelle). L'agroforesterie possède une dimension historique, dont les premières traces remontent à l'antiquité (Dupraz and Liagre, 2008). Certaines formes actuelles d'agroforesterie sont également considérées comme « traditionnelles » car existantes depuis plusieurs décennies : c'est le cas de systèmes sylvopastoraux associant élevage bovin et fruitiers de franc pied dans les prés-vergers de Normandie, et élevage porcin ou bovin dans les *dehesas* espagnoles en association avec des chênes. Aujourd'hui, de nouveaux systèmes agroforestiers sont imaginés et cultivés, correspondant aux enjeux et contraintes actuelles de l'agriculture. Ces systèmes sont très variés et peuvent présenter plusieurs types d'organisations spatiales et temporelles spécifiques (Figure 1).

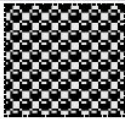




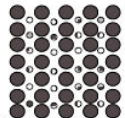
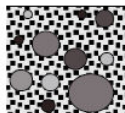
Type of System	Number of species	Horizontal heterogeneity	Number of strata	Duration	Example/location
Perennial crops					
Perennial grasses	2-n		1	L	Grassland (North America, Europe, Australia, etc.)
Agroforestry (crop with trees)					
Sequential agroforestry (crop temporarily mixed with trees)	2		2	S-L	Pineapple/rubber tree (Humid Asia)
Row agroforestry.					
Crop under service trees	2		2	S-L	maize/ green manure legume tree (Tropics)
Herbaceous Crop under tree crop	2		2	S-L	Cereal/wood tree (Europe, N.America) Pineapple/coconut tree, pasture/coconut tree (Humid Asia)
Service plants under tree crop	2-n		2	S-L	Pueraria/oil palm tree (Asia, Africa), Grass/vineyard (Europe)
Tree crops	2		1 to 3	L	Cocoa/coconut tree (Oceania) Coffee/wood tree (Central America)
Complex agroforestry (trees, shrubs and crops)	3-n		2 to 5	S, L	Tropical homegardens; cocoa, coffee and rubber agroforests (humid tropics)

Figure 1. Différents types de systèmes agroforestiers, tiré de Malézieux *et al.* (2007). Le nombres d'espèces cultivées par systèmes ainsi que le nombre de strates peut être supérieur aux chiffres donnés par les auteurs, notamment dans mes systèmes à alignements d'arbres (Row agroforestry). S = durée d'association courte, L= durée d'association longue.

Cette thèse ne s'intéresse qu'à un seul type de système agroforestier, qui a pour principales particularités de posséder des alignements d'arbres âgés de 22 ans (plantés en 1996) à vocation de bois d'œuvre (noyers hybrides, *Juglans nigra* L. x *Juglans regia* L.) associés à des cultures maraîchères de plein champ (Figure 2). Il s'agit d'un système sylvo-arable qui diffère d'un verger-maraîcher qui associerait arbres fruitiers et cultures légumières.

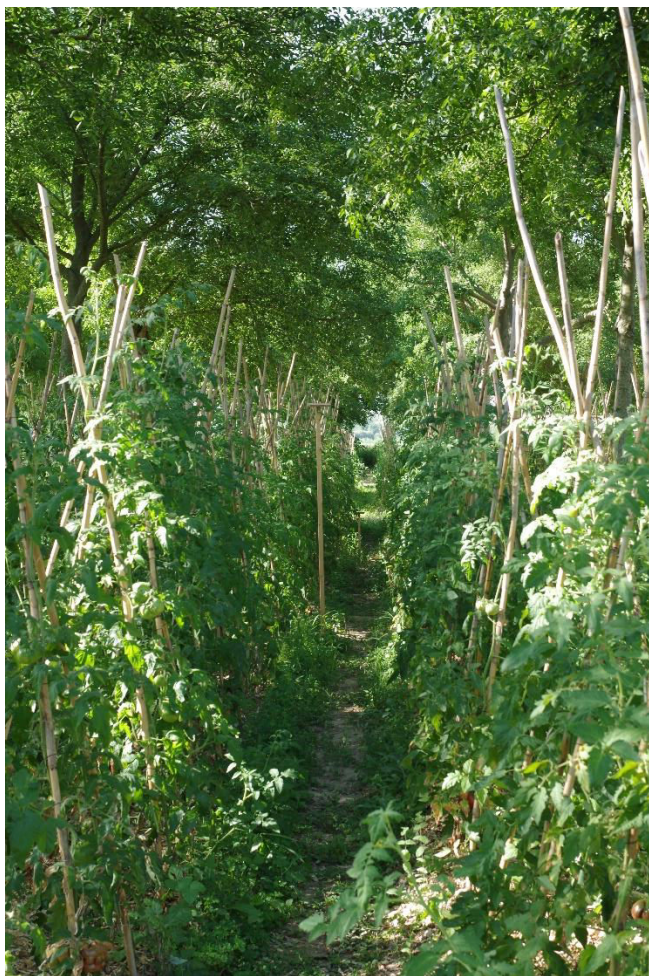


Figure 2. Illustration d'une culture intercalaire de tomates sous noyers hybrides à vocation de bois d'œuvre, durant le mois de juillet 2015 à Vézénobres (30 - Gard).

1.2 Les potentialités de l'agroforesterie

En introduisant des arbres dans des parcelles de cultures maraichères, l'agroécosystème est complexifié en comparaison d'un système classique sans arbre. Ces derniers constituent une nouvelle strate, une nouvelle composante du système, en interaction avec les cultures à de nombreux niveaux : dans le sol via le système racinaire, et au niveau aérien, par la compétition pour la lumière et la modification du microclimat notamment. La croissance des arbres s'étalant sur plusieurs années, le système les intégrant évolue également au fil du temps, ainsi que les interactions entre ses différents compartiments (Gea-Izquierdo et al., 2009). La réussite de l'association de plusieurs espèces cultivées sur une même surface repose sur l'hypothèse centrale de complémentarité de ces dernières, du point de vue biologique et agronomiques (Jose et al., 2004; Smith et al., 2013). L'objectif est donc de favoriser des interactions positives entre arbres et cultures d'un point de vue à la fois technique et économique.

Par exemple, l'association de peupliers et de cultures annuelles sur une même parcelle permettrait une augmentation de productivité en biomasse totale (+30%) par rapport à des cultures séparées (Dupraz and Liagre, 2008). Les rendements des cultures ont diminué dans les dernières années, notamment à cause de la compétition pour la lumière. Cependant, durant l'hiver les arbres perdent leurs feuilles, ce qui permet une utilisation plus efficace du rayonnement solaire disponible sur une année en comparaison de cultures pures, et permet sur le long terme une plus forte productivité.

Les systèmes agroforestiers peuvent également améliorer l'efficacité du cycle des nutriments, car les arbres peuvent développer des racines profondes qui captent des nutriments non disponibles pour les cultures, puis enrichissent la surface du sol *via* le dépôt de litière (Allen et al., 2004; Zamora et al., 2009). Néanmoins, toutes les associations ne donnent pas lieu à une augmentation de productivité, comme le montre par exemple Gruenewald et al. (2007) en associant Robinier faux acacias (*Robinia pseudoacacia*) et luzerne (*Medicago sativa*), ce qui confirme le besoin de recherche et d'expérimentations pour définir les associations les plus efficaces, et en comprendre les mécanismes.

L'agroforesterie présente des intérêts environnementaux potentiels, en matière de régulation du climat local, de lutte contre l'érosion des sols ou de stockage de carbone (Smith et al., 2013). La thèse de Cardinael (2015) sur le stockage de carbone en systèmes agroforestiers montre par exemple un plus fort apport de matière organique dans le sol (+40%) sur une profondeur de deux mètres en comparaison du témoin non-agroforestier. Les lignes d'arbres peuvent favoriser l'infiltration de l'eau et limiter l'érosion du sol des prairies pâturées (Kumar, 2009). Les haies peuvent aussi limiter les pollutions diffuses agricoles, en réduisant de 33 % le ruissellement de surface, les lixiviations d'azote et de phosphore de 44 et 50 % en comparaison de parcelles sans zones tampons (Borin et al., 2010).

Il faut noter que l'implantation d'arbres agroforestiers entraîne plusieurs contraintes techniques, et implique de développer des adaptations pour faire face à celles-ci. L'utilisation de machines agricoles et l'optimisation de l'espace disponible conduisent souvent à la plantation d'arbres en lignes. Leurs houppiers (couronnes) développent un volume de plus en plus important au fil des ans, et captent de fait une part de plus en plus conséquente de la lumière disponible. Plusieurs études sur les systèmes agroforestiers à alignements intra-parcellaires ont visé à trouver les meilleurs compromis entre l'espacement des arbres au sein d'une ligne, et des lignes d'arbres entre elles, pour maximiser la productivité (Quinkenstein et al., 2009, Dupraz and Liagre, 2008).

Il existe cependant encore peu de références scientifiques sur les performances des systèmes agroforestiers, notamment en ce qui concerne les cultures légumières associées à des arbres, alors que chaque année en France de nombreux systèmes sont mis en place par des agriculteurs (Camille Béral, communication personnelle). Il paraît donc pertinent d'étudier le potentiel agronomique de ces systèmes, notamment dans le cadre du changement climatique actuel qui pourrait fortement impacter les productions agricoles dans un futur proche (Fuhrer et al., 2014; Giorgi and Lionello, 2008; Hertig and Jacobeit, 2008; Lasco et al., 2014).

1.3 Microclimat agroforestier et productions végétales : les intérêts, limites, et inconnues

Les arbres, peuvent altérer le climat général de façon localisée, constituant un microclimat. A titre d'exemple, un couvert d'arbres matures limite le réchauffement du sol et de l'air, a un effet brise vent (Forman and Baudry, 1984; Vigiak et al., 2003), peut limiter l'évaporation du sol (Figure 3) (D. Batish, 2008; Jose et al., 2004) ainsi que la transpiration des plantes (Lin, 2010). Suggitt et al. (2011) montrent notamment que la température au sein de différents habitats (forêts et prairies) peut varier de manière plus forte que l'amplitude moyenne prévue (en 2007) du réchauffement climatique, soit des écarts supérieurs à 6.4°C entre habitats. Ils montrent également que l'amplitude des variations thermiques est réduite de 10°C au niveau du sol en milieux fermés (forestiers) en comparaison de milieux ouverts. A une échelle fine (25m), le couvert de la canopée et la topographie jouent également un rôle important sur le microclimat (Ashcroft and Gollan, 2011), bien que ces effets puissent être d'autant plus modérés que le couvert arboré est réduit (Breshears and Ludwig, 2010).

Les variables climatiques ainsi modifiées peuvent avoir des effets neutres, positifs ou négatifs sur la production agricole dans les systèmes agroforestiers à alignement intra parcellaires (Quinkenstein et al., 2009). La compréhension de l'impact des arbres sur le microclimat en interlignes et sur les cultures est un point central dans le développement et la mise en place de l'agroforesterie. Le microclimat engendré par les arbres est propre à chaque système, selon l'âge, l'espèce et l'architecture des arbres (Breshears and Ludwig, 2010). La distance entre chaque arbre est également un facteur qui joue sur l'ouverture du milieu et le microclimat associé (Hardwick et al., 2015; Pezzopane et al., 2011; Schroth et al., 1995).

Le microclimat est un paramètre important pour la performance d'une culture, et peut influencer des composantes de la productivité des systèmes telle que la croissance, le développement et le rendement surfacique des cultures (Ong et al., 2000). Chaque espèce cultivée possède des optimums microclimatiques propres, et l'un des enjeux majeurs pour les systèmes maraichers agroforestiers est de trouver la bonne adéquation entre conduite des arbres, le microclimat associé et les optimums des différentes cultures. La compétition pour les ressources (eau, nutriments) entre arbres et cultures est également un facteur majeur pour la réussite des cultures, qui peut contrebalancer l'effet du microclimat (Quinkenstein et al., 2009).

Le bassin méditerranéen serait une des zones les plus vulnérables au changement climatique, notamment à cause de l'élévation moyenne de la température de 2.2 à 5.1 °C d'ici à 2100. L'été pourrait être prolongé d'un mois (30 jours de températures correspondant aux températures estivales actuelles en plus par an), et serait accompagné de pics de chaleurs, associés à une baisse des précipitations (de -4 à -27 %) (Diffenbaugh et al., 2007; Giannakopoulos et al., 2009). Si cette prédiction scientifique se réalise, la production agricole en région méditerranéenne sera probablement affectée par ces changements climatiques, qui impliqueront nécessairement le développement de stratégies d'adaptation, notamment en termes de gestion de l'eau et des stress climatiques (Iglesias and Garrote, 2015). Les effets du réchauffement climatique sur l'agriculture pourraient être tamponnés partiellement par la mise en place de l'agroforesterie, limitant l'ETP des cultures, les risques de brûlures et de stress hydriques (D. Batish, 2008; Lasco et al., 2014; Lin, 2007).

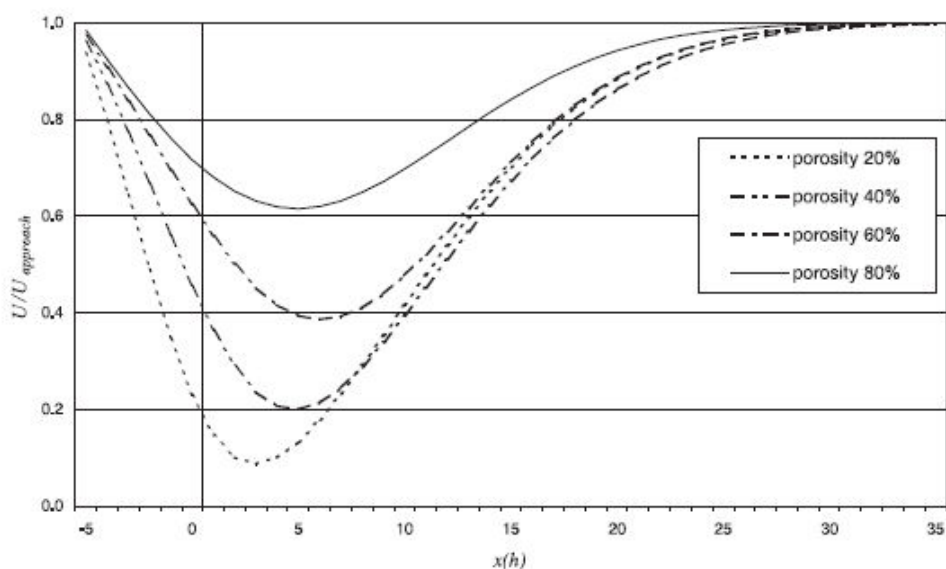


Figure 3 : Effet brise vent d'une barrière physique en fonction de sa hauteur et de sa porosité, d'après (Vigiak et al., 2003). En ordonnée, la vitesse du vent à n'importe quelle distance normalisée par la vitesse du vent d'approche, et en abscisse la distance depuis l'obstacle (0) en fonction de sa taille (h). La réduction maximum de la vitesse du vent a lieu à une distance qui correspond à entre 4 et 6 fois la hauteur de l'obstacle.

2 Agroforesterie maraichère : enjeux du maraichage biologique en climat méditerranéen

La France est un important producteur de fruits et légumes frais, le troisième en Europe en 2013 derrière l'Espagne et l'Italie (AGRESTE, 2013). Les zones Sud-Est (anciennement les régions Languedoc-Roussillon, PACA et Rhône-Alpes), Sud-Ouest (Nouvelle Aquitaine) et Ouest (Bretagne) constituent les principaux bassins de production français (AgriMer, 2016). Dans la zone Sud-Est s'observe une forte concentration de la production française des cultures d'asperges, courgettes, melons, laitues et tomates (Jeannequin et al., 2005). La région Occitanie compte plus de 7200 exploitations en Agriculture Biologique en 2016, soit 11.5% de sa Surface Agricole Utile (SAU), chiffre qui s'élève à 19.4 % en PACA, avec 2880 exploitation agricoles certifiées (AgriMer, 2016). Ces deux régions sont les premières en France en termes de pourcentage de SAU conduite en Agriculture Biologique, il parait donc pertinent de s'y intéresser. Le maraichage biologique connaît en effet de fort besoin en eau, qui pourrait être compromis par les effets du réchauffement climatiques abordés précédemment, d'autant plus dans une région qui subit des déficits fréquents durant les périodes caniculaires.

Outre l'enjeu que représente la gestion de la ressource en eau, le maraichage biologique doit répondre à d'autres contraintes, que sont le maintien d'une qualité des produits destinés aux marchés, la maîtrise de la fertilité des sols, et la gestion des bio agresseurs des cultures sans recours aux intrants de synthèses. En effet, l'Agriculture Biologique a été initialement pensée comme un système de production basé sur une meilleure prise en compte des questions environnementales et sociales, et qui s'appuie pour cela sur une certification, basée sur le respect de cahiers des charges. Aussi, l'emploi de produits chimiques de synthèse, qu'ils soient destinés à la fertilisation ou à la protection des cultures est globalement interdit. La gestion des dégâts liés aux plantes adventices, maladies et ravageurs doit donc d'abord être basée sur la prévention (Règlement de l'Union Européenne 834/2007). Selon Simon et al., (2014) et Zehnder et al., (2007) plusieurs stratégies de gestion peuvent être mises en œuvre pour permettre de limiter les dégâts en Agriculture Biologique. Zehnder et al. (2007) hiérarchisent notamment les stratégies, en proposant en premier lieu de favoriser les pratiques prophylactiques, et en second lieu de favoriser les auxiliaires naturels. L'utilisation active de microorganismes, bactéries, champignons ou nématodes et l'utilisation de biocides d'origine « naturelle » (Règlement de l'Union Européenne 889/2008), tels que les macérations de plantes sont des stratégies à mobiliser par la suite (Figure 4).

Cette thèse s'intéresse en particulier à cette seconde phase, qui peut être appelée « Lutte biologique par conservation » (« conservation biocontrol » en anglais), qui consiste à la mobilisation indirecte des « ennemis naturels » des ravageurs de cultures par le biais de techniques culturales et d'aménagements des espaces de production agricoles, au sens large (Simon et al., 2014). Le potentiel des systèmes maraichers agroforestiers biologiques en termes de lutte par conservation a été très peu étudié en situation de climat tempéré, ou méditerranéen.

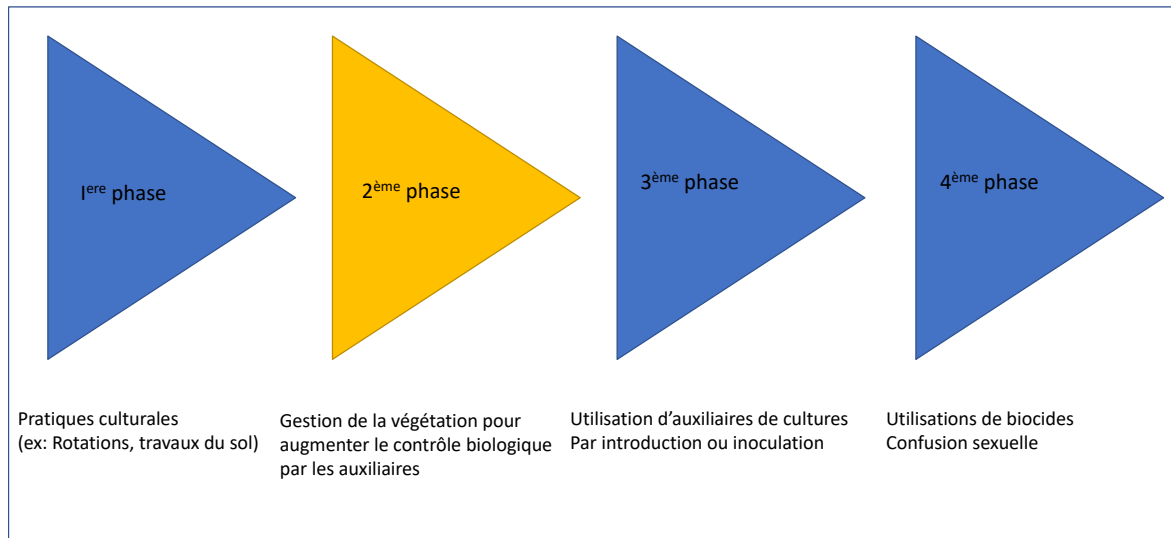


Figure 4. Les différentes étapes de lutttes contre les ravageurs de cultures hiérarchisées en Agriculture Biologique, d'après Zehnder *et al.* (2006). D'après l'auteur, la priorité est donnée aux stratégies préventives (1 et 2).

3 Rôle de la biodiversité en contexte agricole

La biodiversité est un terme général qui peut désigner l'ensemble des êtres vivants, de leurs habitats et des interactions entre ces composantes, ou leur diversité (Swingland, 2001), bien que d'autres définitions peuvent être existés (DeLong, 1996).

3.1 Perte de biodiversité mondiale et dans les milieux agricoles

Si ce constat est débattu par la communauté scientifique, il est très probable que la biodiversité mondiale connaisse une sixième extinction massive, (Wake and Vredenburg, 2008). Parmi les nombreuses sources de destruction de la biodiversité, l'agriculture tient une place importante : par la surface mobilisée d'une part et les pratiques intensives d'autre part, qui interviennent de manière complexe sur différentes composantes de la biodiversité, que sont les plantes, insectes, oiseaux, et mammifères (Robinson and Sutherland, 2002).

La complexité de ces interactions est illustrée par la Figure 5 ci-dessous (Robinson and Sutherland, 2002) : les pratiques agricoles influencent les différentes composantes de la biodiversité (oiseaux, plantes et insectes), qui elles-mêmes interagissent directement entre elles (par exemple, les populations d'oiseaux dépendent des stocks de graines et d'insectes).

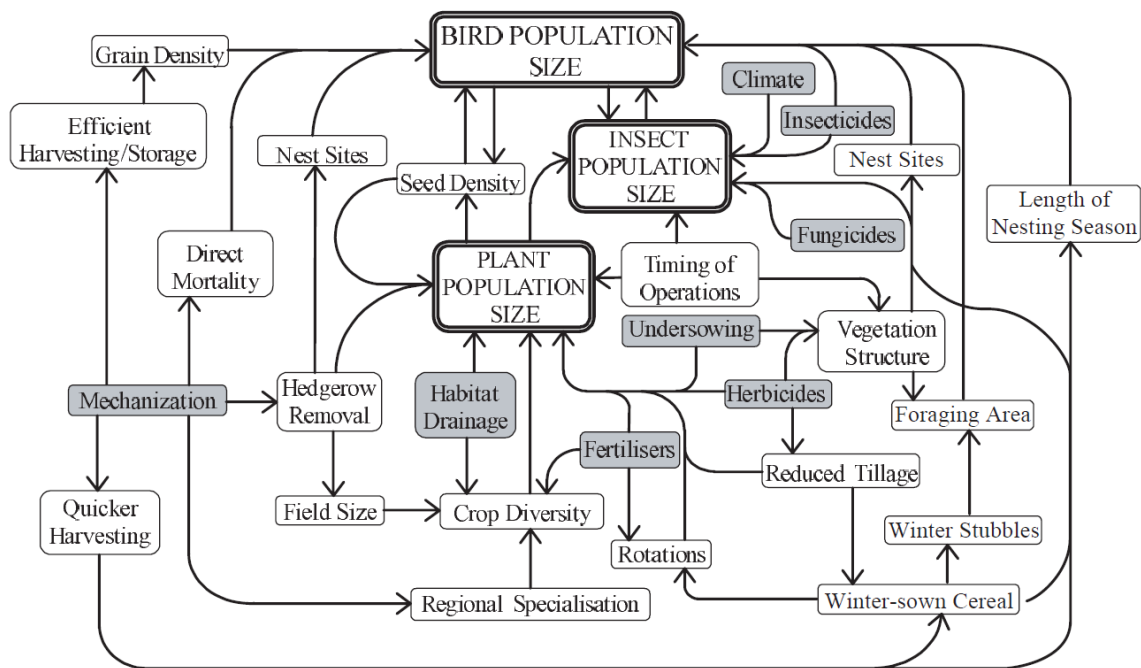


Figure 5. Causes potentielles des changements de populations de plantes, insectes et oiseaux liés au changement des pratiques agricoles. Les facteurs grisés sont les plus importants selon les auteurs. Les facteurs principaux sont grisés. Les auteurs précisent que cette figure n'est volontairement pas exhaustive.

Parmi les incidences négatives majeures de l'agriculture sur la biodiversité, l'usage des pesticides et la destruction des habitats occupent les premières places. En effet, les pesticides détruisent des organismes non cibles, et les oiseaux sont à ce titre particulièrement touchés, au travers de la réduction des ressources, et de l'empoisonnement direct (Sotherton, 1998, Campbell et al. 1997 in (Robinson and Sutherland, 2002)). Par ailleurs, la destruction d'habitat est l'un des facteurs les plus importants de diminution de la diversité des arthropodes, oiseaux et mammifères : les zones non cultivées telle que les haies et les bandes enherbées jouent un rôle majeur dans la conservation de la biodiversité en milieu agricole (Lövei and Magura, 2017; Michel et al., 2006; Ranjha and Irmiler, 2014). Suite à la politique de remembrement française (1962), permettant l'agrandissement de la taille des parcelles, les infrastructures agroécologiques que représentent ces haies et zones d'enherbement maintenues ont été réduites de près de 50 % en France en 40 ans¹.

3.2 Biodiversité et services écosystémiques

La conservation de la biodiversité a été motivée pour diverses raisons, d'abord esthétique et patrimoniale, puis plus récemment dans un cadre de développement durable. La biodiversité est alors reconnue et protégée au titre des fonctions essentielles à l'homme qu'elle remplit (services de régulation, de provision, de production primaire, culturels...). La reconnaissance de ces fonctions sous la forme de ces services écosystémiques prend une ampleur internationale en 2005 avec le *Millenium Ecosystems Assessment* de l'ONU qui vise à synthétiser les impacts de l'activité humaine sur la biodiversité et les services qu'elle assure. Ce rapport hiérarchise également les pistes d'actions pour restaurer et préserver la biodiversité dans un cadre de développement durable. L'agriculture en particulier est dépendante de très nombreux processus naturels réalisés

¹ <http://www7.inra.fr/dpenv/pointc46.htm>, consulté en décembre 2017.

grâce à la biodiversité, par exemple le recyclage des matières organiques en minéraux assimilables, qui dépend grandement de la faune du sol. La régulation des ravageurs de cultures par les auxiliaires est également un des services rendus par la biodiversité des parcelles agricoles. Ainsi, en théorie, augmenter la biodiversité au sein des parcelles agricoles permet d'augmenter la réalisation des processus et services écosystémiques associés (Altieri, 1999; Tscharntke et al., 2012, 2005).

3.3 Mesurer la biodiversité

Pour comprendre le rôle de la biodiversité dans les processus de production et plus largement dans les écosystèmes, la recherche s'applique à mesurer cette diversité, et ses effets. Souvent cette mesure se fait avec l'espèce comme unité de base (Gotelli and Colwell, 2001). Pour caractériser un milieu dans le temps, ou le comparer à d'autres, plusieurs indices sont créés, considérant le nombre d'espèces trouvées dans le milieu donné dans un périmètre défini, et abondance respective de chacune des espèces.

Ainsi la richesse spécifique est la somme des différentes espèces échantillonnées dans un habitat donné. Les indices de Simpson, de Shannon et d'Équitabilité de Pielou prennent en compte le nombre d'individus de chaque espèce dans un objectif de pondération afin de rendre compte de l'équilibre des différentes espèces entre elles. Ils existent également des outils statistiques qui permettent de corriger le nombre théorique d'espèces pour un site en fonction du nombre d'espèces piégées par intensité de piégeage, notamment les courbes de raréfactions (Gotelli and Colwell, 2001).

Ces indices sont largement utilisés dans la littérature scientifique pour comprendre les impacts de l'agriculture sur la biodiversité. Néanmoins, ils ne prennent pas en compte les différentes fonctions réalisées par les différentes espèces en présence : les indices fonctionnels intègrent cette dimension supplémentaire.

3.4 La biodiversité fonctionnelle

La notion de biodiversité fonctionnelle peut être définie comme la diversité des fonctions réalisées par les espèces d'un écosystème, et est une manière d'appréhender les processus naturels (Hooper et al., 2005), la résilience des écosystèmes face aux perturbations (Folke et al., 2004) et les services écosystémiques (Díaz and Cabido, 2001). La biodiversité fonctionnelle s'intéresse alors aux traits écologiques des différentes espèces de l'habitat étudié, en leur attribuant une valeur, qui reflète la performance de l'espèce dans un processus donné, ou son affinité pour des paramètres étudiés (Díaz and Cabido, 2001; Villéger et al., 2008). Pour plusieurs auteurs (Hooper et al., 2005; Villéger et al., 2008), la biodiversité fonctionnelle est plus importante que la simple richesse en espèces pour expliquer la réalisation de services intervenant dans la productivité des écosystèmes, leurs résilience face aux perturbations (capacité de revenir à l'état initial après un changement de l'environnement), la régulation des flux de matières. Par exemple, deux indices de Shannon similaires, mesurés sur deux échantillons distincts, ne permettent pas de présumer que ces deux échantillons ont les mêmes fonctions (ou performances) dans l'écosystème étudié.

Les indices fonctionnels s'appuient sur les traits des espèces pour caractériser la biodiversité fonctionnelle. Ces traits peuvent être séparés en plusieurs catégories selon leurs natures. Il peut s'agir par exemple de traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux mesurés directement, de traits liés à la valeur adaptative (Laliberté and Legendre, 2010) (reproduction, survie), de traits liés aux préférences écologiques (dérivés de la distribution de l'espèce en fonction de paramètre de niche).

Plusieurs méthodes ont été élaborées depuis les années 2000 pour calculer la diversité fonctionnelle, dérivée sous la forme d'indice. Les travaux de Villéger *et al.* (2008) proposent ainsi trois indices de biodiversité fonctionnelle : la richesse fonctionnelle (functional richness : FRic), la régularité fonctionnelle (functional evenness : FEve) et la divergence fonctionnelle (functional divergence FDiv). Laliberté et Legendre (2010) ont également proposé un nouvel indice de dispersion fonctionnelle (functional dispersion) (FDis) qui mesure une dispersion d'espèces dans l'espace des traits étudiés (Lecq, 2013). Enfin, il est possible de calculer le poids moyen des traits d'une communauté donnée (Community Weighted Mean), et ainsi de comparer la distribution et l'intensité de leurs traits, et non plus la seule distribution des espèces.

Cette approche comporte certaines limites, notamment concernant la manière de définir un trait biologique ou de le mesurer, qui peuvent varier d'une étude à l'autre. Pey *et al.* (2014) proposent ainsi un nouveau cadre conceptuel et une approche pour l'étude de la biodiversité fonctionnelle de la faune du sol (Figure 6). La base de données BETSI (Hedde *et al.*, 2013) permet de référencer les traits des organismes du sols, avec une classification selon le type de sources utilisées permettant de pondérer les informations provenant de la littérature.

La construction des traits est réalisée en prenant en compte plusieurs sources disponibles, la compilation d'information permettant notamment de limiter les biais (géographiques, méthodologiques, etc.). La valeur de chaque information obtenue peut être pondérée en fonction de la nature de la source de données ou de la précision de cette dernière. La technique de codage flou (fuzzy coding en anglais) permet de traduire chaque trait en métrique d'après les sources collectées. Ce codage permet l'utilisation de sources de données différentes et d'homogénéiser les informations qu'elles contiennent (Chevenet *et al.*, 1994).

L'objectif est notamment de standardiser la construction des traits dans les études fonctionnelles, et c'est pourquoi cette thèse s'est appuyée sur cette base de données et son cadre méthodologique.

Concept	Definitions
MPPB trait	Any morphological, physiological, phenological or behavioural (MPPB) feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to any other level of organization.
Performance trait	Performance traits describe growth, reproduction and survival, considered as being the three components of fitness (Violle <i>et al.</i> 2007). For soil invertebrates there are for instance: biomass, offspring output and survival.
Ecological preference	The optimum and/or the breadth of distribution of a trait on an environmental gradient.
Population parameters derived from traits	The median, mean and/or breadth of distribution of a trait (aggregated values of a MPPB or a performance trait).

Figure 6. Cadre conceptuel pour la classification des traits de la faune du sol (Pey *et al.* 2013).

4 La lutte biologique par conservation

4.1 Définition

Le contrôle biologique peut être défini comme le service de régulation des bio-agresseurs réalisé par des organismes vivants, qualifié d'auxiliaires de culture. Dès les années 1200, le rôle des auxiliaires de culture dans la protection des cultures a été étudié, et les premiers essais de lutte biologique réalisés, notamment par introduction d'espèce (Huffaker, 2012). Ces dernières décennies, afin de limiter les coûts associés à l'utilisation des produits phytosanitaires, ainsi que leurs effets néfastes sur certains taxons utiles (tels que les pollinisateurs), la lutte biologique par inondation s'est progressivement développée. Cette lutte consiste à élever artificiellement l'abondance d'un auxiliaire (par exemple une espèce de coccinelle), en effectuant un lâcher à proximité du ravageur ciblé (par exemple une population de pucerons), au moment opportun. Les productions horticoles sous abris ont ainsi largement recours à certaines espèces d'auxiliaires afin de limiter la prolifération de certains ravageurs, tels que les acariens, les hémiptères, ou encore les lépidoptères, etc (van Lenteren, 2012). Le plus souvent, la diversité des auxiliaires sous abris est naturellement faible car ceux-ci sont exclus physiquement et chimiquement (Gradish et al., 2011). Dans le cadre de lutte par lâchers dits inondatifs, l'abondance des auxiliaires est élevée de manière artificielle et cible un ravageur spécifique, leur efficacité est limitée à une période donnée qui varie en fonction de leur adéquation avec le milieu. Cette méthode a comme principal désavantage des coûts d'élevage (et donc de vente) élevés, qui limitent leur emploi aux cultures à fortes valeurs ajoutées (Fravel, 2005).

La lutte biologique par conservation cherche au contraire à favoriser le plus possible la régulation des ravageurs par les auxiliaires nativement présents dans la parcelle (Griffiths et al., 2008). Pour que la régulation soit efficace, les auxiliaires doivent être présents en nombre suffisant quand les ravageurs sont en phase de développement. L'enjeu est donc d'arriver à maintenir sur site une communauté d'auxiliaires capable de limiter les dégâts de ravageurs sur les cultures.

Le maraichage biologique, en associant des cultures variées et une diversité forte de manière générale (Burgio et al., 2015; Kremen and Miles, 2012) peut favoriser un contrôle biologique intéressant vis-à-vis d'un ou plusieurs ravageurs (Crowder et al., 2010). A cette fin, la lutte par conservation est une piste qui doit être approfondie, bien que déjà largement étudiée (du Bus de Warnaffe and Lebrun, 2004; Simon et al., 2014; Symondson et al., 2002; Tscharrntke et al., 2007).

4.2 Biodiversité et contrôle biologique : les théories

De très nombreux facteurs interviennent dans la réalisation du contrôle biologique. En général, la recherche s'est appliquée à étudier le contrôle biologique exercé par un ou plusieurs auxiliaires vis-à-vis d'un ravageur précis sur une culture donnée (Simon et al., 2014).

4.3 Interactions tri trophiques : théories top-down et bottom-up

Les plantes constituent le premier niveau trophique, en produisant de la matière organique de manière autotrophe et forment ainsi souvent l'un des premiers maillons de la chaîne alimentaire terrestre. Les organismes phytophages forment le second niveau trophique, et seront ensuite consommés par des organismes qualifiés d'ennemis naturels qui formeront le troisième niveau trophique.

La diversité végétale est l'un des piliers du contrôle biologique et influence directement et indirectement les niveaux supérieurs. L'effet *bottom-up* est la théorie selon laquelle le premier niveau trophique (les plantes) détermine la densité et la diversité des niveaux trophiques supérieurs, chacun dépendant de la ressource disponible dans le maillon précédent. L'effet *top-down* est l'effet des niveaux trophiques supérieurs sur les maillons précédents, c'est-à-dire que la productivité du niveau primaire dépend de la pression des consommateurs (ou ravageurs), qui dépend elle-même de l'intensité de la pression des ennemis naturels (ou auxiliaires). Ces relations ont été largement explorées dans le cadre de l'écologie des communautés et dans l'étude du contrôle biologique (c'est-à-dire d'effets *top-down*). Il apparaît que les deux effets peuvent agir de manière interdépendante au sein des écosystèmes (Gurr et al., 2003; Hunter and Price, 1992; Rosenheim, 1998), la Figure 7 illustrant ces forces (Power, 1996). Ainsi, la diversité végétale (cultivée et non cultivée) peut être manipulée dans un objectif de dilution de la ressource et donc de diminution de l'herbivorie : c'est l'hypothèse de concentration de la ressource, qui prédit qu'une monoculture est plus susceptible d'être attaquée par un ravageur spécialisé que cette même culture cultivée en mélange, où la ressource est « diluée » et donc moins accessible aux ravageurs (Root, 1973). Des cultures en mélanges peuvent par exemple favoriser une baisse de l'herbivorie (Andow, 1991) mais une étude sur l'herbivorie en forêt tropicale montre en revanche une augmentation de cette dernière avec l'augmentation de la diversité végétale (Schuldt et al., 2010) ce qui indique que ces relations dépendent du contexte dans lequel elles se situent (les relations trophiques d'une forêt et d'un espace agricole ne sont pas nécessairement les mêmes).

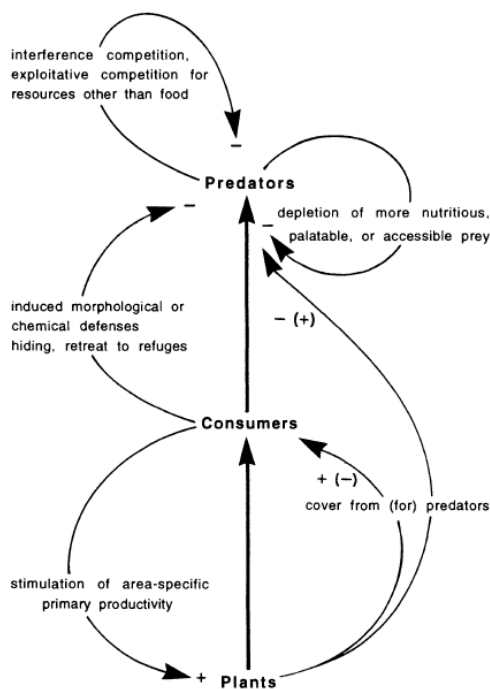


FIG. 1. Mechanisms (curved arrows) modulating top-down and bottom-up forces (straight arrows) in food chains.

Figure 7. Facteurs influençant les dynamiques de populations dans un système naturel théorique, d'après Power (1992)

La composition végétale pourrait aussi être manipulée pour favoriser la diversité et l'abondance des auxiliaires afin de maximiser le potentiel de régulation. Ces pratiques sont appelées « manipulation d'habitat » ou « hypothèse des ennemis naturels » (auxiliaires), qui seraient favorisés ou plus efficaces dans un environnement diversifié (Root, 1973). Cette hypothèse implique notamment que la diversité végétale procure des ressources essentielles aux auxiliaires : ressources alimentaires, refuges (Jonsson et al., 2010).

4.3.1 *Rôle des habitats semi naturels pour les ennemis naturels et effets sur les ravageurs de cultures*

Les habitats semi naturels sont des espaces agricoles non cultivés, ce qui concerne par exemple les pâtures ou les zones tampons.

Plusieurs études montrent de plus fortes diversités et abondance d'auxiliaires grâce à ces milieux (Cole et al., 2012; Kromp, 1999; Thomas and Marshall, 1999), ainsi qu'une corrélation positive avec la diversité végétale et la complexité structurale (Cole et al., 2012; Jonsson et al., 2008; Langellotto and Denno, 2004). Les habitats semi-naturels constituent des zones de refuge et d'alimentation pour de nombreux auxiliaires, qui pourront ainsi s'y maintenir toute l'année (Collins et al., 2002; Griffiths et al., 2008; Paredes et al., 2013; Pastur et al., 2012). Ils permettent notamment la présence de proies alternatives aux ravageurs lorsque ces derniers sont moins abondants (William Oliver Christian Symondson et al., 2006), ce qui permet une continuité du maintien des auxiliaires au cours du temps. Un ensemble important de taxons peut être favorisé par ces habitats non cultivés (Leck 2013, Griffith et al. 2008), notamment les coléoptères prédateurs, les arachnides et les parasitoïdes. (Langellotto and Denno, 2004) montrent en revanche l'absence d'effet de la complexification du système sur la densité de proies potentielles, principalement des herbivores, ce qui souligne l'intérêt de tels aménagements en lutte biologique par conservation (les aménagements ne favoriseraient pas la prolifération d'insectes herbivores pouvant s'attaquer aux cultures).

4.3.2 *Rôle de la diversité des auxiliaires dans le contrôle biologique*

Plusieurs études excluant de façon expérimentale les prédateurs montrent l'impact crucial de ces derniers sur les populations de ravageurs, notamment sur pucerons (Collins et al., 2002; Costamagna and Landis, 2006; Gontijo et al., 2015). Collins et al. (2002) montrent ainsi qu'en empêchant les auxiliaires d'attaquer la population de pucerons d'un champ de blé, celle-ci augmente jusqu'à 34% en comparaison du témoin. Ils montrent également que les prédateurs tels que les Carabidae sont plus abondants à proximité de la bande enherbée qu'au centre de la parcelle, à l'inverse des pucerons, l'effet étant détectable jusqu'à 58 mètres de la bande enherbée. (Costamagna and Landis, 2006) montre que le puceron du soja (*Aphis glycines*) est activement contrôlé par un cortège de prédateurs (punaises prédatrices, Coccinellidae, Sirphidae...), diminuant la population selon un facteur allant de 4 à 7. Enfin Gontijo *et al.* (2015) ont démontré la complémentarité de prédateurs et guêpe parasitoïdes dans le contrôle d'un puceron du pommier.

De plus, avec le développement de recherche autour de l'agroécologie, la corrélation entre biodiversité et contrôle des ravageurs a été fréquemment étudiée dans ce contexte, plusieurs études montrent un contrôle biologique globalement plus important au sein d'une parcelle ou d'un paysage riche en biodiversité, en comparaison à une parcelle pauvre en biodiversité (Griffiths et al., 2008; Macfadyen et al., 2015; Tscharrntke et al., 2007).

Cependant, les liens entre richesse spécifique d'une communauté et régulation d'un ravageur de culture sont rarement linéaires, et la manipulation d'un système visant à augmenter la richesse spécifique et l'abondance des ennemis naturels peut avoir des conséquences neutres, négatives ou positives sur les populations d'un ravageur de culture. Par exemple, la compétition entre des espèces de prédateurs fonctionnellement proches, ou de la prédation entre prédateurs, peut limiter le développement et l'efficacité de l'assemblage de prédateurs (Davey et al., 2013; Lang et al., 2012; Snyder and Ives, 2001). Ainsi, certains auteurs dont Rouabah et al. (2014) mettent en avant l'importance de la composition des traits fonctionnels des assemblages de prédateurs sur la régulation des ravageurs, plus que sur la simple diversité taxonomique des espèces.

4.4 Les méthodes pour évaluer le service de régulation naturelle

L'évaluation du service effectif rendu par les auxiliaires de culture est une tâche complexe. Plusieurs méthodes existent actuellement dans la littérature scientifique, et permettent de mesurer différents aspects du service de régulation, selon les questions posées (Macfadyen et al., 2015).

L'approche corrélative se base sur un modèle proie-prédateur pour expliquer l'abondance d'un ravageur en fonction de celle des auxiliaires associés. Les deux groupes sont échantillonnés *in situ* et les corrélations sont ensuite cherchées, de même que leur sens entre les différentes populations des protagonistes au cours du temps (Bohan et al., 2000; W. O. Symondson et al., 2002). Il est fréquent de chercher des facteurs explicatifs de l'abondance des différents groupes, en incorporant à l'étude des variables relatives au climat, à la structure de la végétation ou encore aux pratiques agricoles. La limite de cette approche se situe dans l'absence de preuve directe de l'action des auxiliaires sur la diminution du nombre de ravageurs : il s'agit bien d'une corrélation, et non d'une relation de cause à effet (Macfadyen et al., 2015).

Les dispositifs d'exclusions permettent d'exclure tout ou partie des auxiliaires des zones de culture, pour déduire l'efficacité sur les populations de ravageurs en comparaison des zones témoins (sans exclusion). Il est ainsi possible d'exclure les auxiliaires aériens ou terrestres (Collins et al., 2002; Maas et al., 2013). Cette approche permet de tester diverses hypothèses concernant les interactions entre auxiliaires et l'efficacité du contrôle opéré. Les principales limites sont la lourdeur logistique, la création potentielle d'un microclimat différent de la culture témoin et les biais créés par la proximité artificielle entre les ravageurs et leurs ennemis pouvant faciliter la prédation.

Les cartes de prédation permettent d'exposer un ravageur fixé (ou encagé) sur un support, et ainsi de mesurer la quantité de proies consommées par unité de temps, en fonction de paramètres biotiques et abiotiques (Lövei and Ferrante, 2017). Ces proies peuvent être prélevées dans le système ou élevées en laboratoire, et permettent d'obtenir un potentiel de prédation (Mathews et al., 2004; Prasifka et al., 2006). Selon le dispositif mis en place, la prédation est attribuée à une communauté dans son ensemble qu'il convient de caractériser, ou à des groupes, morphogroupes, ou espèces observés directement ou indirectement, par exemple grâce à l'utilisation de dispositifs de surveillance vidéo infrarouge (Frank et al., 2007). Pour obtenir un véritable indice de contrôle biologique, ces mesures nécessitent cependant une reproduction la plus réaliste possible des phénomènes de prédation naturelle (Lövei and Ferrante, 2017).

D'autres approches en laboratoire permettent également de répondre à des questions centrées sur les traits fonctionnels, par exemple concernant les préférences alimentaires de différentes espèces. Les approches en milieux contrôlés permettent aussi de tester différents assemblages de prédateurs et ravageurs afin de répondre plus fondamentalement sur la complémentarité des auxiliaires et l'influence des proies alternatives sur le contrôle biologique (Rouabah et al., 2014). Certaines expérimentations ont notamment permis de distinguer les espèces causant le plus de mortalité à des œufs ou jeunes limaces en fonctions de leurs espèces et classes de taille (Hatteland et al., 2010; Oberholzer and Frank, 2003), ou ayant la plus grande consommation de graines d'adventices (Petit et al., 2014).

Les analyses moléculaires permettent également de renseigner sur l'alimentation des auxiliaires, en analysant notamment les contenus stomacaux d'individus prélevés *in situ* à la recherche d'ADN appartenant aux ravageurs ciblés. Certains procédés ont également été mis au point afin de

détecter la présence d'enzymes de limaces dans le système digestifs des arthropodes (Symondson, 1993). Ces méthodes restent néanmoins qualitatives et relativement coûteuses.

Enfin, les analyses fonctionnelles permettent de compléter ces différentes méthodes, par l'analyse des traits liés à l'alimentation des communautés étudiées, par exemple la taille moyenne des différentes espèces ou le type de mandibules (référant au régime alimentaire). L'étude du régime alimentaire d'après la littérature disponible permet également de caractériser le régime alimentaire des communautés ou assemblages étudiés (Pey et al., 2014). Ces analyses ne renseignent cependant pas directement sur le contrôle effectué mais plutôt sur la capacité d'un assemblage donné à consommer différentes sources de nourritures, dont certains ravageurs.

4.5 Le rôle des arthropodes prédateurs généralistes : Carabidae et Arachnidae

Les arthropodes sont des organismes très abondants dans les écosystèmes et participent fortement au service de régulation des ravageurs de culture (Jonsson et al., 2008; Nyffeler and Sunderland, 2003; Snyder and Wise, 1999). Parmi ces arthropodes, deux grands groupes d'auxiliaires se distinguent, dont l'action peut être complémentaire : les parasites et les prédateurs.

Les premiers appartiennent majoritairement aux hyménoptères et aux diptères et tuent leurs hôtes en se développant à ses dépens. Les prédateurs eux consomment la plupart du temps un grand nombre d'individus pour accomplir leur cycle de développement et également au stade d'imago (Symondson et al., 2002).

Les prédateurs généralistes de la faune du sol sont intéressants pour refléter l'impact des pratiques agricoles sur le contrôle biologique. Premièrement, leurs modes de déplacement les rendent vulnérables aux travaux du sol et aux autres perturbations à l'échelle locale. Cette caractéristique permet par exemple d'évaluer l'effet des pratiques sur les traits associés à la prédation, telle que la taille moyenne des espèces en fonction des travaux du sol (J. M. Holland and Luff, 2000). Deuxièmement, leur alimentation généraliste les positionne comme agents importants de la régulation de nombreux groupes de ravageurs et plantes adventices, conjointement avec les prédateurs spécialistes dont le champ d'action spécifique peut être plus restreint (Snyder and Ives, 2001).

Selon la théorie, c'est l'ensemble de la diversité des auxiliaires qui permet souvent la régulation d'un ravageur donné. En pratique, il est impossible de réaliser des études exhaustives sur la totalité des arthropodes et autres auxiliaires, et il convient de sélectionner quelques modèles pertinents vis-à-vis des problématiques étudiées. Dans le cadre de ce travail de thèse, les analyses sont principalement menées sur les Carabidae, et plus ponctuellement complétées avec des analyses portant sur les Arachnidae, pour les raisons qui suivent.

- Le premier groupe a été longtemps délaissé dans l'étude du contrôle naturel des ravageurs, mais présente une forte sensibilité aux pratiques agricoles, et semble être dans cette optique un indicateur pertinent (Mazzia et al., 2015). Les arachnides constituent également un des groupes les plus abondants de la faune du sol et leurs rôles dans le fonctionnement des écosystèmes n'est donc pas négligeable (Maloney et al., 2003).
- Les carabiques, largement étudiés depuis plus d'un siècle en contexte agricole (Buckle, 1923), sont des ennemis naturels reconnus (Lövei and Sunderland, 1996). Si leur qualité de bio-indicateur est discutée (Allegro and Sciaky, 2003; Cameron and Leather, 2012; Pearce and Venier, 2006), ils sont néanmoins prédateurs de très nombreux ravageurs, tels

que les pucerons, diptères, mollusques, coléoptères ou lépidoptères (J. M. Holland and Luff, 2000; Kromp, 1999; Symondson et al., 2002).

- Ces deux groupes constituent les principaux prédateurs épigés dans les systèmes agricoles. (Pfiffner and Luka, 2003; Sunderland and Samu, 2000).

5 Agroforesterie et lutte biologique

5.1 Intérêts de l'agroforesterie pour la biodiversité

Dans les systèmes agroforestiers à alignements intra-parcellaires d'arbres, les espaces situés entre les arbres et autour des arbres sur cette ligne sont le plus souvent non cultivées, laissant la place à des bandes enherbées (semées ou non), dont les intérêts pour la biodiversité agricoles seront détaillés ci-après. Les arbres jouent également le rôle d'habitats à part entière pour certaines espèces d'oiseaux notamment, de chiroptères (D. Batish, 2008), ou d'arachnides (Cárdenas et al., 2006).

Des études ont étudié l'effet de différents aménagements agroforestiers sur la conservation de la biodiversité en milieu tropical, avec des résultats positifs pour les oiseaux, les chiroptères (Bardhan et al., 2012; Maas et al., 2013) mais aussi la diversité des plantes à fleurs et de nombreux groupes d'arthropodes (Jose, 2012). Cependant, Quinkenstein et al. (2009) déplorent le manque d'études sur des systèmes agroforestiers matures et sur le long terme en milieu tempéré. Il se sait néanmoins que la biodiversité des arthropodes augmente avec la diversité spécifique et structurelle en peuplement forestier, notamment pour les carabes (Stamps and Linit, 1997). Une récente étude au Royaume-Uni portant sur six systèmes agroforestiers (dont deux silvoarables) a par ailleurs démontré une diversité de pollinisateurs et de lépidoptères supérieure en agroforesterie sur une année de culture comparé à un témoin sans arbre (Varah et al., 2013). D'autres études en milieu tropical ont montré l'intérêt de l'agroforesterie comme facteur positif de régulation de certains ravageurs, notamment par les oiseaux qui seraient favorisés par la présence et la diversité d'espèces d'arbres (Guenat, 2014). (Maas et al., 2013) ont montré également en système agroforestier à cacao, que l'ouverture de la canopée influence les communautés de prédateurs (oiseaux et chiroptères en particulier) et permet un maximum de production entre 30 et 40 % d'ouverture. Il existe donc un potentiel important de l'agroforesterie en matière de lutte par conservation, qui reste à explorer, notamment dans le cas des associations de bois d'œuvre avec des cultures maraichères. En France, une étude sur la diversité des prédateurs de pucerons de blé d'hiver en système sylvoarable à noyers hybrides (*Juglans nigra* L. x *Juglans regia* L.) n'a cependant pas montré de différence avec la culture pure, mais les auteurs font l'hypothèse d'une trop forte influence du paysage, lissant les effets potentiels du système agroforestier (Smits et al., 2012).

5.2 Microclimat agroforestier et lutte biologique par conservation

Comme indiqué précédemment, le microclimat lié aux arbres est un élément important pour les cultures, en agissant directement sur les aspects physiologiques par exemple. Il existe cependant d'autres effets indirects liés au microclimat qui peuvent également influencer la production. En effet, les communautés de ravageurs et d'auxiliaires sont sensibles aux variables microclimatiques, à l'échelle individuelle (influence du cycle de développement) et dans leurs interactions (Classen et al., 2005; Harterreiten-Souza et al., 2014; Jewett and Jarvis, 2001; Martius

et al., 2004). Les plantes spontanées, dont adventives, sont aussi concernées par ces effets microclimatiques (Appiah, 2012; Martius et al., 2004; Stamps and Linit, 1997).

De nombreuses études ont abordé le microclimat ou ses composantes climatiques comme facteur expliquant :

1. La distribution des espèces au sein des écosystèmes ;
2. La réalisation de certaines fonctions écologiques et notamment celles liées au contrôle biologique ;

Les arthropodes constituent une part importante de la faune du sol, occupent des habitats très variés et ont un rôle important dans les processus biologiques (Dunn, 2005; Kremen et al., 1993; Speight et al., 1999). En tant qu'organismes ectothermiques, ils sont particulièrement sensibles aux changements de climats (Guo et al., 2009; Musolin, 2007), et des changements peuvent être attendus dans la diversité, la structure des communautés et dans les traits écologiques comme réponse à des changements spécifiques induits par les systèmes agroforestiers (Lindberg et al., 2002; Rainio and Niemelä, 2003; Walther et al., 2002).

Le microclimat est en effet un point important dans l'explication de la répartition des différentes espèces, et les liens entre ce facteur et les communautés de prédateurs généralistes reste encore largement à explorer et plus précisément en contexte agroforestier. Les paramètres d'habitats tels que l'humidité et surtout la température sont fréquemment mesurés pour expliquer la distribution de nombreux arthropodes. Par exemple, le Carabidae *Angoleus nitidus*, privilégierait la sélection d'habitats où la thermorégulation est facilitée par un couvert herbacé important en période estivale (Atienza et al., 1996). Certaines expérimentations ont également montré que des Carabidae ont une préférence pour certaines températures dans des conditions contrôlées, par exemple 34°C pour *Cicindela campestris* de jour, ou d'humidité comme *Pterostichus nigrata* dont les mâles préféreraient un taux d'humidité supérieur à 75% d'humidité relative au-delà de 15°C (Thiele, 1977). En milieu forestier tempéré, l'abondance relative de *Carabus olympiae* peut également augmenter avec l'augmentation de l'humidité du milieu (Negro et al., 2014). Concernant plus globalement la faune du sol et les arthropodes épigés, les espèces ont des résistances différentes aux températures extrêmes (notamment aux températures sous 0°C), qui pourraient être tamponnées par le microclimat d'un habitat agroforestier, et participer à expliquer la présence ou l'abondance d'espèces d'arthropodes (Suggitt et al., 2011).

Récemment, Berthe *et al.* (2015) ont montré l'incidence potentielle qu'aurait le réchauffement climatique sur les communautés de plusieurs groupes d'arthropodes. En réchauffant le sol au moyen de lampe infrarouge et en modifiant les précipitations, les auteurs mettent en avant des effets forts sur la composition des communautés de carabiques, avec quelques espèces devenant dominantes en comparaison du témoin, ainsi qu'un indice de Simpson plus faible. L'activité-densité des Carabidae et des autres arthropodes est en effet directement dépendante de la température comme le montre plusieurs auteurs (Berthe et al., 2015; Buchholz et al., 2009; Honek, 2013; Saska et al., 2013), pouvant varier en moyenne de 4 à 8 % pour 1 °C supplémentaire. Ces auteurs mettent en avant les changements d'activité en fonction de la température à l'échelle locale, et proposent des méthodes afin de mieux prendre en compte ce biais dans les mesures de diversité (Honek, 2013; Saska et al., 2013). Honek (1997) a notamment démontré l'importance de la température journalière pour expliquer l'activité-densité des carabidés. De plus, l'étude des cycles circadiens chez plusieurs carabidés par Willand and McCravy (2006) montre des associations potentielles entre habitats et cycles d'activités pour trois espèces et soulignent le rôle de la température dans les fluctuations saisonnières d'activité-densité. Les auteurs mettent également en évidence l'impact négatif du réchauffement climatique sur la réalisation des services écosystémiques. Parmi les mécanismes expliquant la prédation, la température joue un rôle

majeur chez de très nombreux arthropodes prédateurs tels que les coccinelles, les chrysopes ou les carabes (Atienza et al., 1996; Jalali et al., 2010; Roy et al., 2002; Saska et al., 2010).

5.3 Microclimat et ravageurs de cultures

Aussi, comme le microclimat agroforestier est susceptible de diverger du microclimat non ombragé, des différences entre communautés de prédateurs sont attendues entre ces deux types de systèmes. Outre les auxiliaires, les ravageurs de cultures sont également susceptibles d'être affectés par le microclimat. Ainsi selon Batish (2008), les arbres modifient les interactions tri trophiques entre plantes, consommateurs primaires (ravageurs phytophages) et ennemis naturels, notamment à cause de l'ombrage, et l'augmentation de l'humidité potentielle associée. Les traits fonctionnels liés à la valeur sélective des ravageurs peuvent ainsi être modifiés. Cette modification des communautés de ravageurs par le microclimat contribue inévitablement à influencer celles de prédateurs, et inversement. En agroforesterie et en maraîchage, un type de ravageur entretient une relation forte avec le microclimat : les limaces.

Les limaces sont étroitement dépendantes de la température et de l'humidité pour réaliser leur cycle de vie, et sont donc susceptibles d'être affectées par le microclimat agroforestier. En 1998, Griffiths et al ont exploré le lien entre dégâts de limaces en grandes cultures en agroforesterie et confirmé la possible interaction positive entre bande enherbée et dégâts sur des semis en agroforesterie, sans cependant discerner l'influence du microclimat dans ces résultats.

Les limaces sont naturellement consommées par de nombreux prédateurs arthropodes. Les arthropodes sont nombreux à s'y attaquer, et notamment les carabes, dont certains ont un régime spécialisé basé sur les mollusques (Kromp, 1999). De nombreux auteurs ont étudié les relations entre Carabidae, limaces (C. Armsworth et al., 2005; Asteraki, 1993; Ayre, 1995; Bohan et al., 2000; Digweed, 1994; Foltan, 2004; Hatteland et al., 2010; Langan et al., 2001; Oberholzer and Frank, 2003; Symondson, 1993; Thomas et al., 2009) et certains ont montré des liens forts entre les dynamiques de population de limaces et Carabidae en plein champ (W. O. Symondson et al., 2002).

La régulation des limaces par les carabes dépend de très nombreux facteurs :

- A l'échelle individuelle, la température influe sur le nombre de proies que peuvent ingérer les carabes (Ayre, 2001).
- A l'échelle spécifique, il existe par exemple des préférences spécifiques de limaces, de classe de taille ou stade de développement (Hatteland et al., 2010; Langan et al., 2001; Oberholzer and Frank, 2003).
- A l'échelle populationnelle, l'adéquation entre l'abondance de carabidés prédateurs de mollusques et les stocks de limaces varie en fonction des pratiques agricoles, et des ressources trophiques pour les deux antagonistes (Asteraki, 1993; Ayre, 1995; W. O. Symondson et al., 2002; Symondson, 1993; William Oliver Christian Symondson et al., 2006).

Il existe par ailleurs une corrélation spatiale positive entre stocks de limaces et populations de prédateurs carabiques, confortant la thèse du contrôle direct et dynamique des populations de limaces par les carabes (Bohan et al., 2000). Cette hypothèse est également confirmée par la démonstration de comportements d'évitement des limaces des zones fréquentées par des carabiques prédateurs (C. Armsworth et al., 2005). Le couple carabes – limaces est donc un modèle de choix pour l'étude de l'impact du microclimat agroforestier sur le contrôle biologique, d'autant plus en contexte maraîcher où de nombreuses cultures y sont sensibles. En outre, l'étude des limaces en agroforesterie maraîchère est encore balbutiante (en témoigne cette étude de

Griffiths et al (1998), unique référence issue de la base de données « Web of science »²), et mérite d'être approfondie.

OBJECTIFS DE LA THESE ET DEMARCHE

Les systèmes maraîchers agroforestiers biologiques sont des systèmes émergents (ou ré-émergents), qui peuvent répondre à plusieurs enjeux et contraintes très divers. L'influence de l'agroforesterie et de son microclimat sur les prédateurs généralistes épigés et les ravageurs potentiels en cultures maraîchères a été très peu étudié. Ce travail s'est donc construit autour de la problématique suivante :

L'agroforesterie influence-t-elle les communautés de prédateurs généralistes et de ravageurs ?

Cela se décline en deux sous-objectifs :

- Evaluer l'impact de l'ouverture de la canopée sur la biodiversité et l'activité-densité des coléoptères carabiques.
- Identifier comment le microclimat peut influencer les processus de régulation naturelle.

Pour y répondre, quatre hypothèses générales ont été explorées au moyen d'expérimentations dans un système maraîcher agroforestier mené en Agriculture Biologique.

- (i) L'agroforesterie et la gestion de la canopée implique des changements de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de Carabidae.
- (ii) L'ouverture de la canopée peut modifier les rythmes d'activité journaliers des prédateurs arthropodes et leur activité-densité en système agroforestier.
- (iii) Le potentiel de prédation des communautés de prédateurs généralistes dépend de l'ouverture de la canopée.
- (iv) L'agroforesterie peut favoriser l'activité de certains ravageurs et en conséquence les dégâts causés aux cultures.

² Recherche effectuée avec les mots clés « slugs + agroforestry » (in topic or title) le 26 octobre 2015 et réitérée le 07 janvier 2017

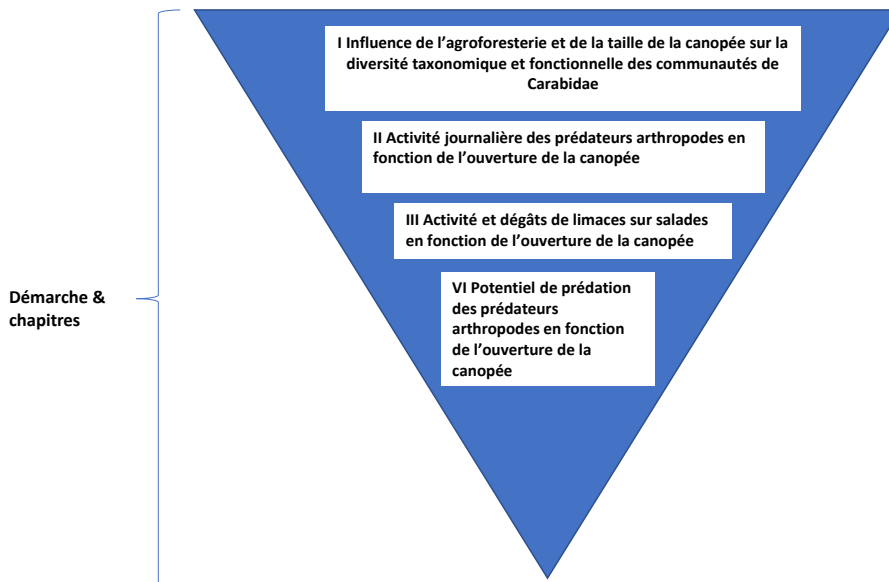
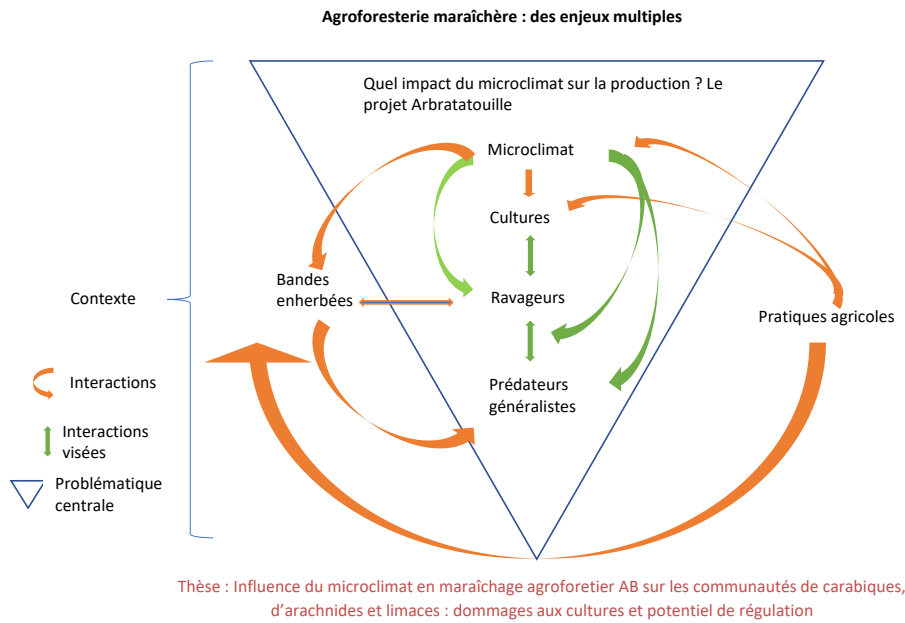


Figure 8. Contexte et démarche de la thèse.

La démarche générale (Figure 8) s'appuie sur un travail de terrain, combinant expérimentation et observation.

Le premier chapitre développe les modalités selon lesquelles l'ouverture de la canopée peut modifier le rythme d'activité journalier de deux prédateurs épigés abondants à l'échelle de la journée. Cette première étape permet de tester la première hypothèse. L'activité journalière peut être un paramètre important notamment pour la réalisation du contrôle biologique.

Le second chapitre interroge la deuxième hypothèse (ii) et s'intéresse d'un point de vue taxonomique et fonctionnel aux assemblages de coléoptères carabiques en fonction de différents traitements agroforestiers, caractérisés par des ouvertures différentes de la canopée. L'étude s'appuie sur des comparaisons d'indices de diversité taxonomique couplées à des calculs de valeurs moyennes de traits par communauté.

Le troisième chapitre s'intéresse à la prédation de proies sentinelles en fonction des différents traitements agroforestiers. L'étude s'appuie sur l'exposition de larve de lépidoptère (*Cydia pomonella*) comme modèle biologique, et a pour objectif de vérifier de possibles différences de potentiel de prédation par les assemblages de prédateurs épigés, pour répondre à la troisième hypothèse (iii) formulée.

Enfin, le dernier chapitre concerne la quatrième hypothèse (iv) et se focalise sur les limaces et leurs dégâts observés sur des cultures de salade. Trois protocoles ont été utilisés pour suivre les populations de limaces au cours d'une saison de croissance de salades.

Ces chapitres sont composés d'article soumis où à soumettre à des revues scientifiques internationales à comité de relecture.

6 MATERIELS ET METHODES

6.1 Le projet ARBRATATOUILLE

Le projet Arbratatouille (2014-2020) est un projet de recherche participative construit et coordonné par Agrooof, en partenariat avec des agriculteurs en agroforesterie maraîchère menée en Agriculture Biologique, et des chercheurs de différentes unités de recherche (INRA UR PSH, UR EMMAH). Il vise à étudier le potentiel de production en maraichage biologique en système agroforestier. Le projet vise plus particulièrement à étudier l'impact du microclimat sur les cultures (développement, performances agronomiques) et la biodiversité associée (régulation naturelle des ravageurs de culture). C'est dans ce dernier volet que se situe ce présent travail de thèse.

Parmi les agriculteurs impliqués dans la démarche, Virginie et Denis Florès travaillent sur leur ferme nommée « Terre de Roumassouze », à Vézénobres dans le Gard (30). La surface totale de la ferme est de 11 ha, conduite entièrement en Agriculture Biologique. Les productions de la ferme sont des légumes diversifiés sur 2.3 ha, des grandes cultures sur 4 ha et des prairies temporaires sur 4ha.

6.2 Site d'étude

Le site d'étude correspond à une partie de leur surface (0.4 ha) qu'ils ont dédié à l'expérimentation, pour les besoins du projet (Figure 9).



Figure 9. Vue aérienne du dispositif « Arbratatouille » sur la ferme des Terres de Roumassouze après taille en mars 2015. Source Géoportail, données IGN, FEDER & Région Occitanie. En rouge les traitements du dispositif.

La partie agroforestière dédiée à l'expérimentation est composée de lignes de noyers hybrides (*Juglans nigra* L. x *Juglans regia* L.) plantés en 1996 selon une orientation Nord-Sud, dont la taille moyenne était d'environ 17 m en 2015. Cette partie a été divisée en trois traitements qui ont chacun bénéficié d'une intervention sur la canopée. Les interventions réalisées en février 2015 ont consisté en trois intensités de taille du houppier différentes, afin de faire varier les entrées de lumière et les paramètres microclimatiques associés. La taille la plus sévère a eu pour objectif de

réduire au maximum le volume de houppier tout en assurant la préservation des arbres, qui ont une vocation de bois d'œuvre. Pour cela, sur chaque arbre les branches charpentières ont été coupées à 2 mètres de distance du sommet du tronc, ce qui peut être qualifié de taille en « têtard » (Figure 10). Un autre traitement d'arbres a été réalisé, « l'émondage », en réalisant une coupe de toutes les branches dépassant sur l'inter-rang à une distance de 2 mètres, imitant une taille qui pourrait être obtenue avec un lamier par exemple (bar de coupe mécanique pour engin agricole ou forestier). Enfin, l'intervention correspondant au dernier traitement était une taille d'entretien, qui consiste à n'enlever que les branches basses de faible diamètre.



Figure 10. Arbres têtards du dispositif après (premier plan) et après élagage (second plan).

Pour simplifier la lecture du texte, ces trois modalités sont appelées AF- (têtard), AF+ (émondage) et AF++ (élagage) (Figure 11). La taille des arbres s'est effectuée aux moyens d'un camion-nacelle et de tronçonneuses-élagueuses, le chantier s'est étalé sur 7 jours, le temps de broyage compris, en février 2015.

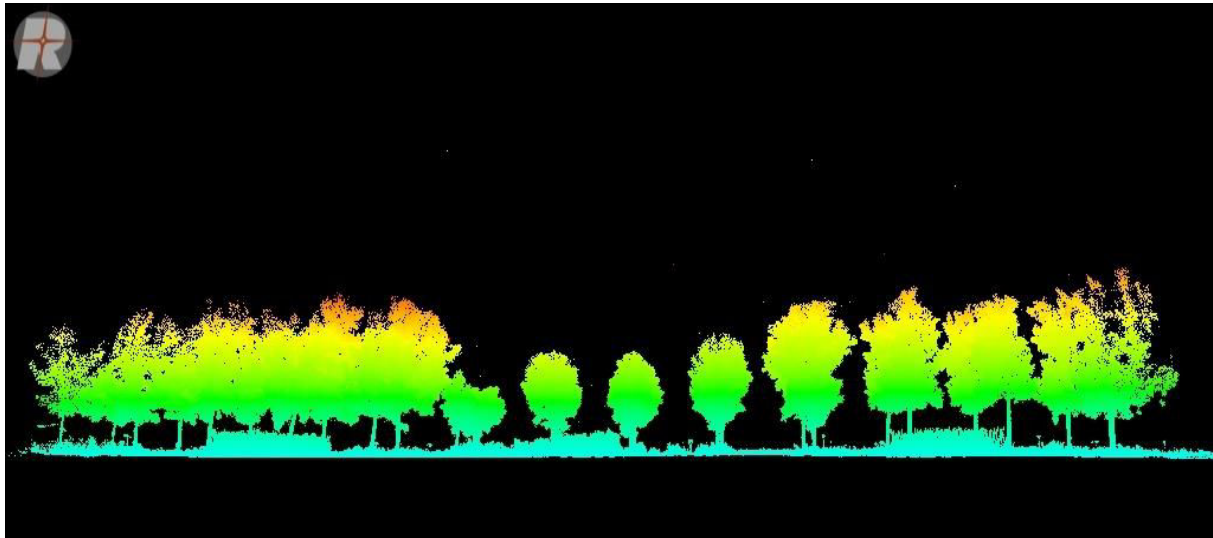


Figure 11. Représentation des modalités d'après un scan LiDAR des modalités agroforestières d'Arbratatuille en juillet 2016 vue de profil depuis le nord de la parcelle. A gauche la modalité AF++ (arbres simplement élagués), au centre la modalité AF- (arbres têtards), à droite la modalité AF+ (arbres émondés). L'espace séparant deux rangées d'arbres est de 10m. Crédit Jean Dauzat, UMR AMAP CIRAD.

Chaque traitement est constitué de trois inter-rangs cultivés, d'une largeur de 8 m et d'une longueur de 25 m. Un inter-rang de 10 m sépare les traitements. Les lignes d'arbres sont laissées enherbées et sont fauchées une à deux fois par an, au printemps. Un témoin a été réalisé à 30 m au nord des traitements agroforestiers, sur une surface sans arbre et équivalente à un traitement agroforestier (Figure 9).

6.2.1 Sol

Des analyses de sols ont été réalisées avant la réalisation du dispositif (précédent 2014 de tournesol). Sur les premiers 20 cm de sol, le sol est sablo-limoneux (56% et 36 %) sur l'ensemble du dispositif, le taux d'argile est de 8% dans tous les traitements. Le pH est de 8, le taux de matière organique voisin de 2.5% dans toutes les modalités (minimum 2.3, maximum 2.7).

6.2.2 Cultures

Trois cultures ont été sélectionnées pour les suivis de production : tomate (*Solanum lycopersicum*), salade (*Lactuca sativa*) et carotte (*Daucus carotta*). Elles sont cultivées séparément, chacune dans un inter-rang, et suivant une rotation annuelle. Les parcelles du site expérimental ont été travaillé une unique fois en mars 2015 à l'aide d'un déchaumeur à disques afin de supprimer la végétation (adventices), puis d'une rotobèche, qui travaille le sol sur environ 20 cm de profondeur. Le résultat était un sol nu et émiétté près à être cultivé.

6.2.3 Dispositifs microclimatiques

La température et l'hygrométrie ont été acquises au moyen de sondes Ibutton en 2015 (Suggitt et al., 2011) puis Voltcraft en 2016. Les sondes étaient abritées sous des abris en bois dont les parois étaient épaisses de 2.5 cm, et peintes en blanc, afin d'éviter un réchauffement direct par l'action du soleil. 2 sondes ont été disposées au centre de chaque traitement, à 2m et 1m du sol au nord d'un arbre et 2 autres au milieu du rang cultivé entre 4 arbres afin de capter le maximum

d'hétérogénéité thermique. Les sondes enregistraient en continu, toutes les 10 minutes sur les périodes d'avril 2015 à décembre 2015, puis de mars 2016 à décembre 2016.

L'ouverture de la canopée a également été mesurée sur l'inter rang à l'aide d'un appareil photo numérique réflex couplé d'un objectif hémisphérique avec un champ de 180°, étant complètement visible grâce au capteur numérique. Les prises de vue ont été réalisées dans des conditions crépusculaires pour limiter au maximum les trop forts contrastes qui peuvent nuire à l'analyse des photos, depuis une hauteur variant entre 1 et 1.75 mètre en fonction des cultures présentes (appareil placé systématiquement au-dessus). La focale a été fixée à 5.6 points d'ouverture, la sensibilité iso à 800 pour limiter le bruit (pixels parasites) et la vitesse d'obturation laissée en automatique. 12 point ont été pris dans l'inter-rang centrale de chaque modalité (Figure 12).

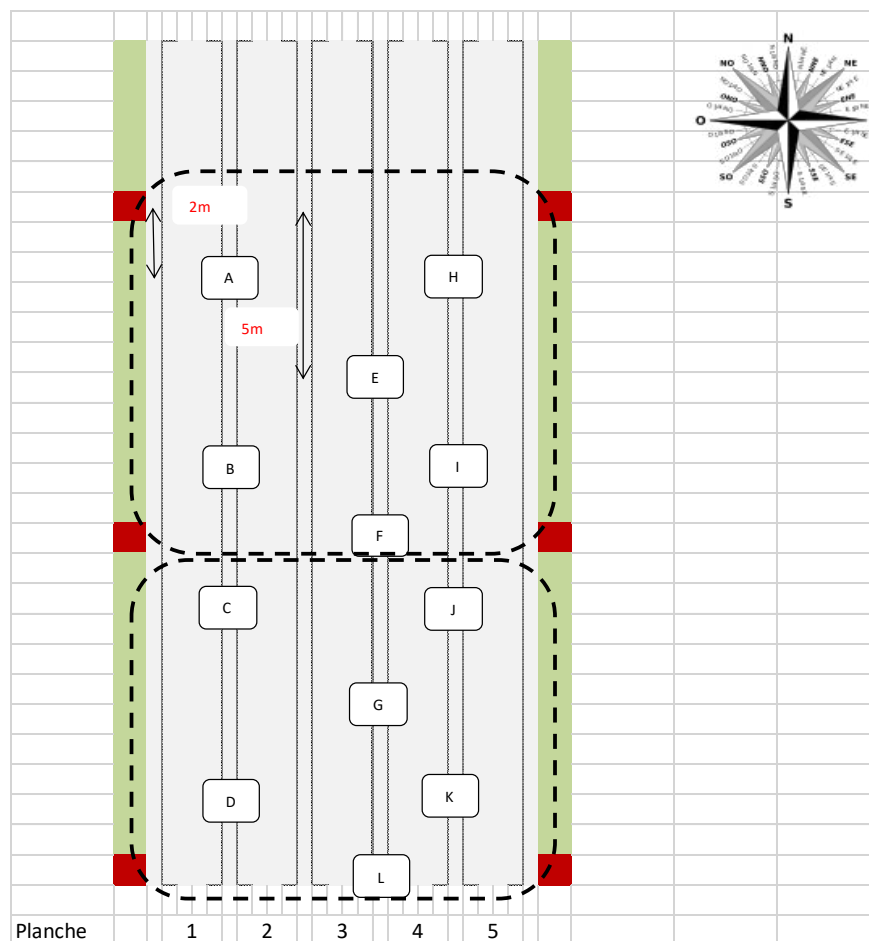


Figure 12. Dispositif de prise de photographies hémisphériques. Les lettres représentent l'emplacement des prises de vues. Crédit Camille Béral – Agrooof.

Les photographies ont ensuite été traitées à l'aide d'un logiciel (Adobe Photoshop Lightroom) afin de supprimer les aberrations chromatiques et corriger les contrastes au maximum. Après ce pré-traitement, le seuillage définitif (les pixels sont classés en noirs ou blancs) et l'analyse du pourcentage d'ouverture de la canopée a été traité grâce au logiciel Gap Light Analyser (Jarčuška et al., 2010).

La Figure 13 présente une photo obtenue dans chacune des modalités agroforestières et le témoin, en 2015.



Figure 13. Photographies hémisphériques des modalités AF++ (haut gauche) AF+ (haut droite), AF- (bas gauche) et du contrôle (bas droite), avant traitement informatique.

6.3 Echantillonnage de la faune du sol

6.3.1 Méthodes d'échantillonnage des *Arachnidae* et *Carabidae*

La faune du sol a été échantillonnée au moyen de pots Barber, ou pots pièges, qui consistent à enterrer au niveau du sol un contenant aux parois lisses. Le piège est au besoin rempli de liquide conservatif, ou laissé sec selon les objectifs de l'étude. La faune du sol mobile peut ainsi être capturée.

L'information obtenue est dépendante à la fois de la densité d'individus présents par unité de surface, mais également de leurs activités : il s'agit donc de données d'activité-densité. Plusieurs facteurs influencent les résultats de capture, notamment le diamètre du piège : plus il est grand plus il permet de capturer d'individus (Uetz and Unzicker, 1975). Il n'existe pas de standard en la matière, aussi des pots d'une taille de 7.8 cm de diamètre et 11 cm de profondeur ont été choisis, ce qui est 0.8 mm plus large que ce que recommande Koivula et al. (2003) pour capturer efficacement les plus petites espèces. Plusieurs liquides conservatifs peuvent être utilisés, par exemple de l'éthylène glycol (liquide antigel), du vinaigre ou de l'eau salée. Koivula et al. (2003) ont comparé l'efficacité de ces liquides en condition contrôlées et ont trouvé une efficacité deux fois plus forte de l'éthylène glycol en comparaison de l'eau salée en termes d'individus capturés et d'espèces capturées. Une comparaison entre eau salée et éthylène glycol a été réalisée par Holopainen (1992) qui montre également une efficacité supérieur de l'éthylène glycol mais qui serait potentiellement due à un effet attractif, variable entre les espèces. Le piégeage à l'eau salée a donc été favorisé pour éviter un piégeage sélectif, avec une concentration de 30 g de NaCl.L⁻¹ pour éviter tout développement bactérien. Une goutte de liquide vaisselle sans parfum a été ajoutée pour 10 litres de solution, pour briser la tension de surface et éviter que les individus

flottent dans le piège. Les pièges étaient remplis au tiers et laissés ouverts une semaine entière avant chaque relevé.

Les individus étaient ensuite triés par groupe taxonomique, puis dénombrés. Les Carabidae ont été identifiés aux moyens des clés d'identifications pour la France (Jeannel, 1942, 1941) et de leurs mises à jours (Coulon et al., 2012, 2011). Une clé supplémentaire pour le genre *Amara* a également été utilisée (Horellou n.d.). Le stockage a été effectué dans de l'alcool à 70 %.

6.3.2 Méthodes d'échantillonnage des limaces

Les limaces ont été échantillonnées à l'aide de trois techniques. Les limaces capturées dans les pots Barber à l'eau salée ont été triées et dénombrées.

En complément, un suivi à l'aide de planches a été réalisé (Cordoba et al., 2011; Everwand et al., 2013). Des planches de matériau isolant (bois aggloméré à la vapeur, sans colle, 2*50*25 cm) ont été disposées en septembre 2015 dans les bandes enherbées, sur un sol préalablement mis à nu, puis laissées en place. Les planches étaient relevées une fois par semaine, et les limaces stockées dans de l'alcool à 70% en vue de leur identification, réalisée sur la base de leurs organes génitaux, observés après dissection (uniquement sur les individus matures), d'après le guide des escargots et limaces d'Europe, de Kerney, Cameron & Bertrand (2006).

En 2016, une méthode de piégeage attractif a également été mise en place. Les pots Barber ont été à moitié remplis de bière (Dankowska, 2011), laissés en place trois jours avant ramassage. Pour ne pas déstabiliser les effectifs de limaces par un échantillonnage trop important (Piechowicz et al., 2014), le piégeage a été arbitrairement limité à une session par mois durant une saison de culture de laitue.

6.4 Evaluation du potentiel de prédation

Le potentiel de prédation de la faune du sol a été évalué en exposant des larves de carpocapse du pommier (*Cydia pomonella*) au niveau du sol. Les larves sont obtenues par piégeage dans un verger de pommiers conduits en Agriculture Biologique de la région Rhône-Alpes dans le cadre de suivis réalisés par l'INRA d'Avignon, à l'aide de bandelettes cartonnées fixée sur les troncs des pommiers qui servent de refuge pour les larves de carpocapse.

Les larves sont ensuite stockées au froid pour empêcher leur développement en attendant leur exposition. Les proies ont été individuellement exposée sur un carré de papier cartonné de couleur bleu (pour faciliter le repérage). Elles étaient fixées à l'aide d'une épingle fine, insérée en dessous de la tête pour empêcher toute fuite de la proie, puis disposées à intervalles réguliers à la tombée du jour. Un relevé toutes les 20 minutes ont ensuite été réalisé pour vérifier l'état de chaque larve et noter la présence éventuelle de prédateur consommant la proie, ou à proximité de celle-ci. La Figure 14 montre une carte de prédation durant un relevé réalisé en 2016.



Figure 14. Illustration d'une proie (*Cydia pomonella*) consommée par un prédateur (*Pterostichus sp.*) sur le site d'étude.

CHAPITRE 1 : IMPACT DE L'AGROFORESTERIE ET DE LA GESTION DE LA CANOPEE SUR LA DIVERSITE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES DE CARABIDAE

Ce présent chapitre présente les résultats de deux années de suivis des communautés de Carabidae. L'objectif de ce suivi était de comprendre si la présence d'arbres peut modifier la structure des communautés du point de vue taxonomique et fonctionnel, à l'échelle de la saison. Les analyses fonctionnelles peuvent mettre en évidence une structuration des communautés selon un gradient environnemental ou une pression anthropique. Le résultat principal attendu dans le cadre de cette étude était que la présence d'arbres, par l'altération du microclimat notamment, permet la présence d'espèces de Carabidae de milieux fermés et humides, et engendre des différences dans les traits d'alimentations et de dispersions des communautés. Cinq traits ont été analysés, trois sont tirés de la base de données BETSI, et deux ont été construits pour les besoins des analyses, d'après un travail bibliographique.

L'effet des traitements sur l'activité-densité des espèces dominantes a été testées, ainsi que les différences potentielles pour l'activité-densité totale et les indices de diversité de Shannon-Weaver et d'équitabilité.

Le parti pris de cette étude a été de comparer l'effet global des traitements dans leur ensemble, sans comparer les habitats entre eux, afin de faciliter les interprétations. Des interactions ont pu apparaître entre type d'habitat, gestion de la canopée et faune du sol, mais il a semblé plus judicieux de centrer les analyses sur les effets généraux plutôt que sur les aspects particuliers de chaque habitat.

Les hypothèses de recherche étaient les suivantes :

- (i) Les arbres et la gestion de leur canopée impactent l'activité-densité et la structure taxonomique des communautés de Carabidae.
- (ii) La structure fonctionnelle des communautés est également affectée.

Agroforestry and canopy management impacts functional traits of ground beetle communities

Ambroise Martin-Chave^a, Mickaël Hedde, Camille Béral^a, Yvan Capowiez^c

^a Agrooof, 9 Plan de Brie, 30140 Anduze, France

^b INRA UMR ECO&SOL, SupAgro, Place Viala 34000 Montpellier, France

^c INRA, UR EMMAH, Agroparc, Domaine Saint Paul, 228 route de l'Aérodrome, Avignon, France

* Corresponding author. Tel.: +33 (0)4.66.56.85.47. E-mail address: martin-chave@agrooof.net

ABSTRACT

Mature trees in temperate sylvo arable systems impact microclimates and then biodiversity, either beneficial organisms or pests natural enemies communities, among which ground dwelling communities. Ground beetles were sampled under three modalities involving different shade levels, in an organic vegetable agroforestry system during two years. We used a combination of taxonomic- and functional traits - based indices to take account of these two facets of biodiversity.

The presence of trees and the modification of shade level had a surprisingly limited effect on taxonomic indices. Lower Shannon-Wiever values were recorded for intermediate shade levels in summer 2015, coupled with a lower activity-density in the most shaded treatment. Conversely, no effect was found in 2016. We however found significant effect of shade management on most of the dominant species. Regarding the trait-based approach, we found significant differences between treatments.

Agroforestry significantly increased humidity and canopy openness affinity with increased of canopy closure, compared to control. Higher value of canopy closure increased affinity for diet based on soft preys in Spring and decreased proportion of macropterous species compared to control the second year of experiment.

1 INTRODUCTION

Sylvo-arable systems combine food crops with trees, and are part of so called “agroforestry systems” which can be defined as the association of trees with agricultural crops and/or pasture. Agroforestry systems creation are supported by policies in various country of Europe, and notably in France (Mosquera-Losada et al., 2012) after a large decline the past century (Eichhorn et al., 2006), and so far have been shown to be a potential efficient production systems, which can provide both economic and environmental advantages compared to single crop productions (Malézieux et al., 2009; Quinkenstein et al., 2009). Such systems rely on complementary ecosystem and plant services, especially to maximize resource uses such as solar radiation (Cannell et al., 1996; Dufour et al., 2013; Eichhorn et al., 2006).

Tree rows are most of the time not cultivated due to machinery difficulties. They can be left as grassy strips, or sown with chosen species to limit weeds spreading into the crops, or to attract beneficials organisms. The role of semi-natural habitats such as grassy strips has been extensively studied and shown to be an essential support for non-cultivated biodiversity, and especially arthropods (Blaauw and Isaacs, 2012; Fiedler et al., 2008; Holland et al., 2008; Lövei and Magura, 2017). Scientific literature largely acknowledges the role of this biodiversity, providing ecosystems services in agricultural contexts (Fiedler et al., 2008; Kremen and Miles, 2012; Power, 2010). Agroforestry systems are of great interest in order to maximize these services, comprising conservation biocontrol which aims at enhancing pests control by natural enemies, to limit to the maximum their populations and the needs of pesticides (Simon et al., 2014). These strategies are considered as necessary to reach sustainable production, especially in organic production systems where synthesized chemical products are forbidden.

Generalists predatory arthropods such as carabids, rove beetles and spiders are recognized as key agents for pests suppression in temperate agro-ecosystems. They are sensitive to agricultural practices and both their abundance and specific diversity can be enhanced by semi-natural habitats in or around crops (Carmona and Landis, 1999; Jonsson et al., 2008). Communities are likely to differ a lot between grass strips and crops (Holland and Luff, 2000) but many species can use undisturbed areas, for example for overwintering and reproduction sites or as shelter habitats after crop harvesting (Hof and Bright, 2010; Ranjha and Irmiler, 2013).

Beyond the presence of grass strips promoting some ecosystem services, agroforestry differs from conventional cropping systems by the underneath influence of trees on natural processes (such as crop production, biocontrol). Several interactions could occur, which intensity depends notably on the tree age and development stage. Mature trees have been shown to modulate microclimate, mostly by interception of solar radiation (Dufour et al., 2013), which can lead to changes in several abiotic factors, such as day and nighttime soil and air temperatures, hygrometry (Jose et al., 2004; Lin, 2007). These changes are in turn likely to affect biotic factors and process such as plant diversity, growth or arthropods activities (Appiah, 2012; Batish, 2008; Stamps and Linit, 1997; Varah et al., 2013).

Ground beetles have been widely studied, in agroecosystems, and are known as generalists ground predatory, feeding on a large variety of materials (Lövei and Sunderland, 1996), including seeds and pests such as aphids (Collins et al., 2002) or slugs (Asteraki, 1993; Ayre, 1995; Langan et al., 2001; Symondson et al., 2002), for a restrained part of them in suitable conditions (Symondson et al., 2006). They are sensitive to local agricultural practices (Pearce and Venier, 2006) and thus the question arise whether agroforestry management has a significant impact on co-occurring species population, and then communities functioning.

Management of tree crowns in agroforestry can be used to modify local site openness and then inherent microclimate. This could be used to promote underneath plants growth (Jones et al., 1998) and limit the effect of crowns on light interception (Leroy et al., 2009). Arthropods are sensitive to this kind of practices, as it has been showed in both forestry (Martel et al., 1991; Negro et al., 2014; Tuf et al., 2012) and tropical agroforestry (Gras et al., 2016; Harterreiten-Souza et al., 2014; Martius et al., 2004). But few references are readily available for temperate agroforestry systems (Varah et al., 2013).

The objective of this present study was to understand how tree presence and its canopy management will influence ground beetle communities and its functional diversity. The first hypothesis was that diversity indices of ground beetle communities and species activity-density differed in function of gradient of canopy openness. The second hypothesis was that ecological preferences and biological traits would change across a canopy openness gradient, in an agroforestry system.

To test these hypotheses, we designed a canopy gradient into an agroforestry organic market gardening system, in south of France. We used the functional trait concept, adapted for soil invertebrates (Hedde et al., 2015; Pey et al., 2014), to link functional parameters of traits communities to environmental factors. This approach enabled us to explore agroforestry effects on ground beetle communities beyond the taxonomic aspects and better reflect ecosystem process at work.

2 MATERIAL & METHODS

2.1 Study Site

The study took place in a mature agroforestry system combining vegetable crops and hybrid walnut trees planted in 1996, in a density of 100 trees. ha⁻¹ with a size reaching 17 m (GPS coordinate 44.057939, 4.110671). Soil analysis were realized at the beginning of the experiments: pH in the 0-20 cm layer was 8, soil was homogenously sandy (56%)-loam (36%) with 2.5% of total organic matter in the 0-20 cm layer.

Pruning management took place in February 2015. Three pruning intensity were used to manage the treatments: soft pruning (AF ++), strong pruning (AF+) and pollarding (AF-), resulting in a gradient of canopy openness. Soft pruning aimed at removing lower crown branches to preserve timber quality and can be view as “classical” pruning for quality timber production. Strong pruning mimicked machinery bar cutting, removing all branches in direction of alley crops at 2 m from the trunk. Pollarding consisted of cutting all branches at a distance of 2 meters from the

trunk in all directions. We measured direct volumes removed in m³ for branches with a diameter larger than 7 cm. Branches under 7 cm diameter were chipped and amount of chipped wood was then measured for each treatment.

Each treatment is constituted by three cropping alleys of 25 m per 10 and separated from each other by a 10 meters area. One control plot was designed in the same conditions but without trees. The total size of the experimental area is 0.3 ha.

The cropping alleys were cultivated with lettuces, tomatoes, carrots and intermediary area with winter wheat in 2015 and potatoes in 2016 (Figure 1).

2.2 Microclimate

Canopy openness was assessed using hemispherical photographs at two dates in 2015 and 2016 : photographs were taken prior and after leaves appearance, in April and after leaves development in July. 12 photographs were taken at each date in each treatment and analyzed with Gap Light Analyzer (Simon Fraser University, Cary Institutes of Ecosystem studies 1999) before computing average canopy aperture by treatment and sampling date.

Temperature and hygrometry were assessed hourly in each treatment using 4 data loggers (Hygrochron & Voltcraft dataloggers). Two data loggers were situated at the middle of a tree rows above vegetation (1 and 2 meters) and two others were located in adjacent grass strips, 1 m North of a tree. Average hourly values were computed by season.

2.3 Ground Beetle Assemblages

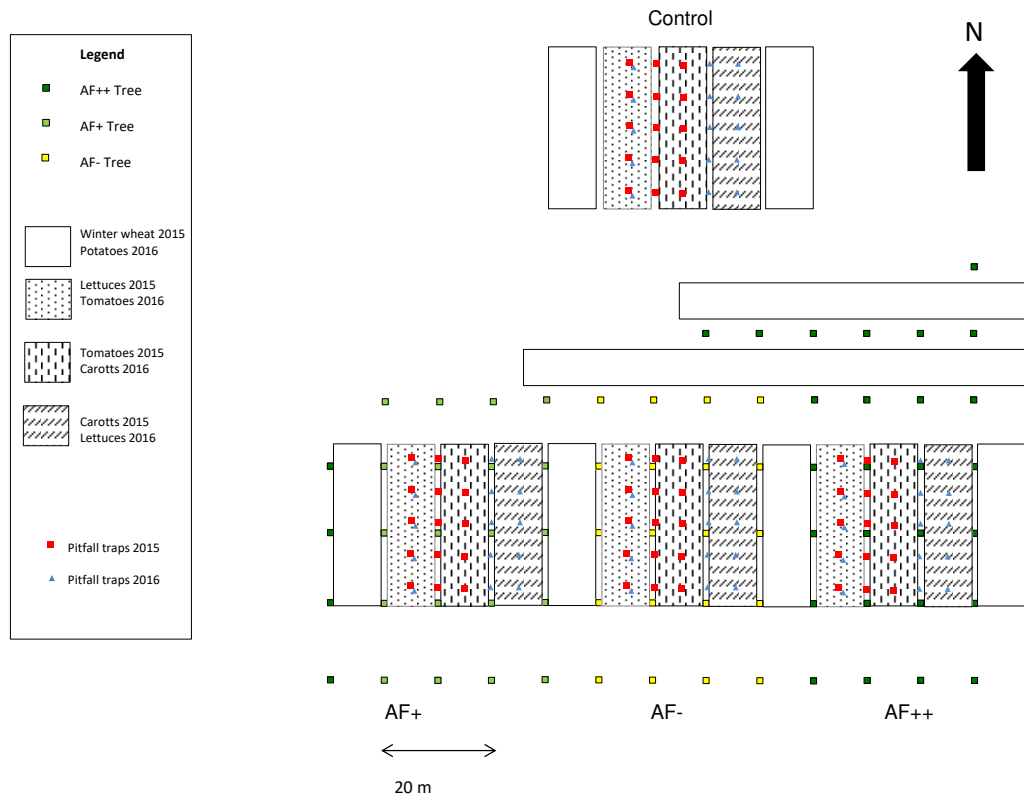


Figure 15 : Study site and sampling design for pitfall trap sampling.

Ground beetle communities were assessed using pitfall traps (7.8 cm large) filled with salted water (30 g NaCl. l⁻¹) and left opened one complete week before being brought back to the laboratory (Figure 15).

Sampling occurred monthly from March to December 2015, and from February to November 2016, corresponding to crops presence. At each sampling session, ground beetles in the grassy strips and crops (tomatoes and lettuces) were monitored using 5 pitfall traps for each, resulting in 60 pitfall traps per session. Traps in grassy strips and crops were on the same East-West axes, traps in crops were located in the middle of the beds seeds .

Identification to the species level were made using binoculars, with the help of the reference keys for French fauna (Coulon et al., 2012, 2011, Jeannel, 1942, 1941).

2.4 Taxonomic analysis and activity-density

Dominant species (representing more than 80% of caught individuals) response to treatments was tested using mixed models taking pitfall traps as sampling unit, for each specie separately. Models were made for both sampling year separately and restrain to the main period of activity which was graphically determined. Treatment and crop type were fixed factors, the random factor was the pitfall trap identity. Following residuals, we used square roots or log transformation to reach normality of residuals. When no specific period of activity could be identified for rarer species, we used generalized mixed models with binomial response link on the overall dataset.

Activity-density of the whole community was tested using mixed models with the same methodology. Individuals were aggregated along the East-West axis to balance potential intra habitat differences (we considered lettuces, tomatoes and grassy strips as different habitats). Species richness (number of species per sample), Shannon-Wiener diversity indice, Pielou evenness indice were computed for each treatment and season using “diversity” function from the “vegan” package (Oksanen et al., 2018). (source). Taxonomic coverage deficit was computed to assess trapping effort using entropart R package (Marcon and Hérault, 2015).

Then, mixed models were made, and differences assessed using posthoc comparisons to test effect of treatment on species diversity indices. Additionally, a PCA was computed for the whole period with species represented by at least 5 individuals, to summarize taxonomic results.

2.5 Trait based indices

Five functional traits and ecological preferences were used to compare ground beetle responses to agroforestry and canopy treatments. First, we explored preferences for food using 3 attributes: affinity for hard preys, soft preys and plant materials. We classified diplopods, insects and myriapods as “Hard preys”. Mites, arachnids, carrion, collembola, earthworms and mollusk were as “Soft preys”. Flower, fruit, nectar, plant, pollen, root and seed were classified as “Plant”.

We also used species average body length and wing morphology (2 attributes). Body length can reflect resilience face to perturbation, and wing morphology dispersion ability. We classified species following 4 size attributes (Tiny < 5mm, Small < 11 mm, medium <17 mm and large > 17 mm) and wing morphology in three attributes (Brachypterous, Apterous, Macropterous).

Affinity for humidity and canopy openness traits were constructed using available data in the literature. We classified quality of literature sources following the nature of the information. Simple citation without experimental clue was weighted 1, indirect results was weighted 2, and direct results weighted by 3. Indirect results occurred when affinity was not specifically assessed but interpreted directly from results, e.g. assessing a species canopy closure affinity from a comparison between forest and field communities. Direct results are observations realized in the objectives of assessing affinity of species for previously identified conditions, presented with significant statistical results.

Then, informations were summarized following respective weight into three attributes for each trait:

Hygrophilous, mesophilous and xerophilous for humidity affinity; Open, eurytopic or forest affinity for canopy closure affinity. Literature was summarized from sources found from WOS, and at least one search by species and trait was realized with the following words (“canopy affinity”, “humidity affinity”, “hygrophilous”, “xerophilous”).

Effects of year, season, treatment and their interactions (fixed effects) on each modality were tested using mixed model (lmerTest) taking pitfall trap identity as random factor. Model were reduced in case of absence of significative interaction.

14 sources were found for humidity affinity and 26 for canopy openness affinity, information was recorded in numerical format using fuzzy coding.

We used the BETSI database (<http://betsi.cesab.org/>) to extract available morphological traits and ecological preferences for all sampled species. Community weighted mean (CWM) values were computed for each trait using the FD R package, and mixed models were then applied to compare differences between treatments for each trait. Traits are encoded in numerical format as described by Chevenet et al. (1994).

3 RESULTS

3.1 Microclimate

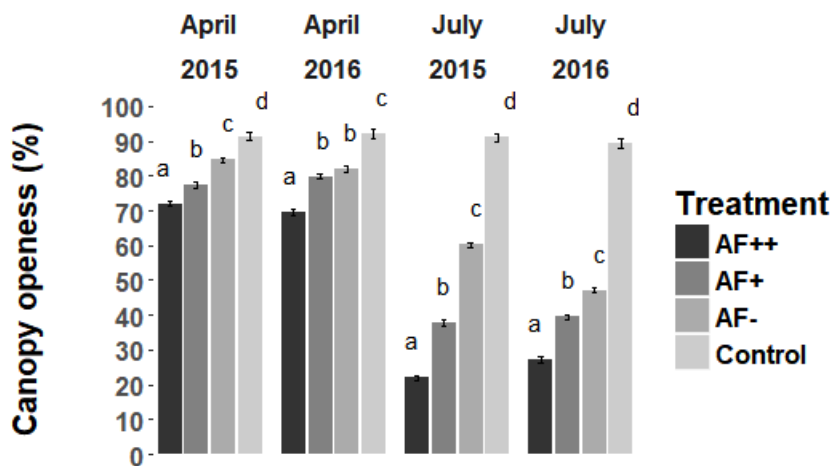


Figure 16 : Average canopy openness (%) and standard error in function of treatments. Different letters indicate significant differences between means after Tukey post-hoc test, for a same year and season.

We found significant effect of interaction between year, month and treatment on average canopy openness ($P < 0.0001$), comparisons of average canopy openness per treatment were computed by month using Tukey HSD post-hoc test (Figure 16). In absence of leave in April, the AF++ treatment was the shadiest with 70 % of canopy openness. In July, the presence of a developed foliage increased differences between treatments, as AF++ had only 20% of canopy openness, while it was around 40% in AF+, 60 % in AF- in 2015. The results were similar in 2016 with a decrease in July (especially for AF+ with around 45%).

Tree presence and canopy management induced changes in hourly averaged air temperature, compared to control, in 2015 and 2016. Strongest differences occurred during midday, with temperature lower by -1.91°C , -2.05°C , -0.7°C at 12:00 in spring, summer and autumn 2015 in AF++, and lower by -2.42°C , -3.6°C , and -1.66°C respectively in spring, summer and autumn 2016. During night, a reverse pattern was observed with warmer temperatures under trees compared to control: $+0.53^{\circ}\text{C}$, $+1.68^{\circ}\text{C}$, $+1.22^{\circ}\text{C}$ in spring, summer and autumn 2015 in AF++, and lower by 0.66°C , 1.74°C , and 1.19°C respectively in spring, summer and autumn 2016. Temperatures for

AF+ and AF- were situated between control and AF++, average daily temperatures in function of treatment can be seen in Figure 25& Figure 26 (in Supplementary materials).

3.2 Activity density

5211 individuals were caught in 26 sampling sessions, belonging to 93 species (Table S.1). Dominant species (representing 80% of individuals) were *Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus melanius*, *Poecilus kugelanni*, *Asaphidion curtum*, *Calathus fuscipes*, *Poecilus cupreus*, *Cylindera germanica* (representing respectively 32%, 11.7%, 9.6%, 8.3%, 4.9%, 4.4%, 3.4% total activity-density). Taxonomic coverage deficit computed was under 3% for all treatments in 2015 and 2016, indicating that our sampling effort covered most of present species. Raw effectives per treatment are presented in Table S.1.

Activity-density was significantly higher during the summer period in 2015 and 2016. The first year, activity was higher in spring compared to autumn but similar for both seasons in 2016. We found marginally significant ($P=0.06$) higher activity-density in control compared to AF++ in 2015 but this difference disappeared in 2016.

3.3 Diversity indices

Season had a strong influence on all diversity indices, but differences between treatments occurred only in summer 2015 for Shannon indice, with lower value found in AF+ compared to AF++ (1.21 vs 1.8). In 2016, Shannon indices were very similar in all treatments.

In 2015, species richness was significantly higher in summer and spring compared to fall. In 2016, richness was significantly higher in summer, than in fall but we found no other difference between treatments for any indices. Results are summarized in Table 1.

Table 1. Diversity indices and activity-density in function of treatments, year and season. Different letters indicate significant differences between treatment after Tukey HSD tests, within a same season and year. Differences between means for all treatments within a year are indicated by different letters in last columns.

Indices	Year	Season	Treatment				Seasonal mean
			AF++	AF+	AF-	CONTROL	
Shannon	2015	Spring	2,07	2,19	2,25	1,86	2,09a
		Summer	1,8a	1,21b	1,3ab	1,7ab	1,58b
		Autumn	1,4	1,54	1,48	1,53	1,49b
Evenness	2015	Spring	0,3	0,27	0,26	0,29	0,28a
		Summer	0,23	0,21	0,2	0,22	0,21b
		Autumn	0,38	0,36	0,35	0,38	0,37c
Richness	2015	Spring	12,4	14,2	15,8	11	13,35a
		Summer	15,2	13,6	12,6	12,8	13,55a
		Autumn	4,8	6	5,4	5,6	5,45b
Activity-density	2015	Spring	3,6	8,58	4,18	2,7	3,59a
		Summer	4,03a	4,52ab	4,84ab	5,71b	4,78b
		Autumn	1,15	1,42	1,31	1,24	1,28c
Shannon	2016	Spring	1,56	1,7	1,77	1,7	1,70a
		Summer	1,76	1,83	1,83	1,72	1,79a
		Autumn	0,62	0,78	0,41	1,01	0,71b
Evenness	2016	Spring	0,34	0,31	0,36	0,4	0,36a

		Summer	0,32	0,3	0,29	0,28	0,3a
		Autumn	0,33	0,27	0,4	0,51	0,45b
Richness	2016	Spring	8,4	10,6	8,4	7,2	8,65a
		Summer	10,8	13,4	14,2	13,2	12,9b
		Autumn	2,4	2,6	1,6	3,2	2,45c
Activity-density	2016	Spring	3,36	2,98	2,66	1,52	2,63a
		Summer	7,75	7,98	6,91	8,9	7,9b
		Autumn	2,8	3,2	1,9	2,9	2,7a

Treatments and habitats effects

Table 2. Differences in activity-density of dominant species caught with pitfall traps. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD posthoc test). Period column specify the months and years of sampling used in analyses.

Period used in model	n	Species	AF++	AF+	AF-	Control
6 to 10 2015	975	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1,64 (0,19) ba*	2,37 (0,27) ab	2,75 (0,27) ab	2,08 (0,23) ab
6 to 10 2016	670	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1,56 (0,24) ba**	2,88 (0,48) ab	2,6 (0,35) ab	4,11 (0,60) ab
7 to 9 2016	433	<i>Pterostichus madidus</i>	3,11 (0,92)	2,06 (0,46)	2,04 (0,45)	2,4 (0,54)
3 to 6 2015	326	<i>Poecilus kugelanni</i>	0,8 (0,15)	0,85 (0,14)	0,94 (0,16)	1,18 (0,20)
3 to 6 2015	125	<i>Poecilus kugelanni</i>	0,21 (0,08)	0,11 (0,05)	0,16 (0,05)	0,08 (0,04)
3 to 6 2015	142	<i>Asaphidion curtum</i>	0,75 (0,13) a***	0,44 (0,12) a	0,4 (0,09) a	0,03 (0,01) b
2 to 5 2016	218	<i>Asaphidion curtum</i>	1,64 (0,43) a***	1,52 (0,43) a	1 (0,23) a	0,2 (0,07) b
7 to 9 2016	185	<i>Calathus fuscipes</i>	1,17 (0,32) ab *	1,86 (0,47) a	0,66 (0,18) ab	0,4 (0,12) b
3 to 8 20165	173	<i>Poecilus cupreus</i>	0,06 (0,02) a***	0,08 (0,02) a	0,13 (0,03) a	1,03 (0,14) b
3 to 8 2015	52	<i>Poecilus cupreus</i>	0,03 (0,02) ba ***	0	0	0,83 (0,25) ab
6 to 7 2015	91	<i>Cylindera germanica</i>	0,17 (0,08) ca**	0,55 (0,11) abc	0,24 (0,1) abc	1,04 (0,29) ac
7 to 8 2016	81	<i>Cylindera germanica</i>	0,65 (0,25)	0,31 (0,12)	0,82 (0,32)	0,51 (0,18)
6 to 8 2015	81	<i>Harpalus tardus</i>	0,42 (0,14)	0,38 (0,11)	0,47 (0,15)	0,14 (0,05)
2015-2016	99	<i>Chlaenius tibialis</i>	1,64 (0,51) a***	0,12 (0,04) b	0,18 (0,1) b	0,04 (0,02)b
2015-2016	96	<i>Dolichus halensis</i>	0,01 (0,006) ba**	0,12 (0,03) ab	0,07 (0,02) ab	0,09 (0,04) ab
2015-2016	63	<i>Harpalus distinguendus</i>	0,04 (0,01)	0,05 (0,01)	0,06 (0,01)	0,06 (0,01)
2015-2016	84	<i>Anchomenus dorsalis</i>	0,12 (0,02) a**	0,04 (0,01) b	0,07 (0,01) ab	0,04 (0,01) b

Mixed models revealed that 8 dominant or common species on 13 tested were sensitive to treatments (Table 2). Only one species was found to be significantly affected by the interaction between treatment and habitat (*Poecilus cupreus*), and two species were only affected by habitat but not by treatment (*Pterostichus madidus*, *Poecilus kugelanni*). One species was not affected by treatment or habitat (*Harpalus distinguendus*). *Pseudoophonus rufipes* was less found in AF++ compared to AF- in 2015, and more than twice less compared to control in 2016. *Cylindera*

germanica was less found in 2015 in AF++ compared to AF+ and control but in 2016 no differences occurred

The only species with a significant and consistent preference for the control plot was *Poecilus cupreus*. *Chlaenius tibialis* was significantly more found in AF++ than in other treatments, while *Asaphidion curtum* preferred AF treatments and avoided control.

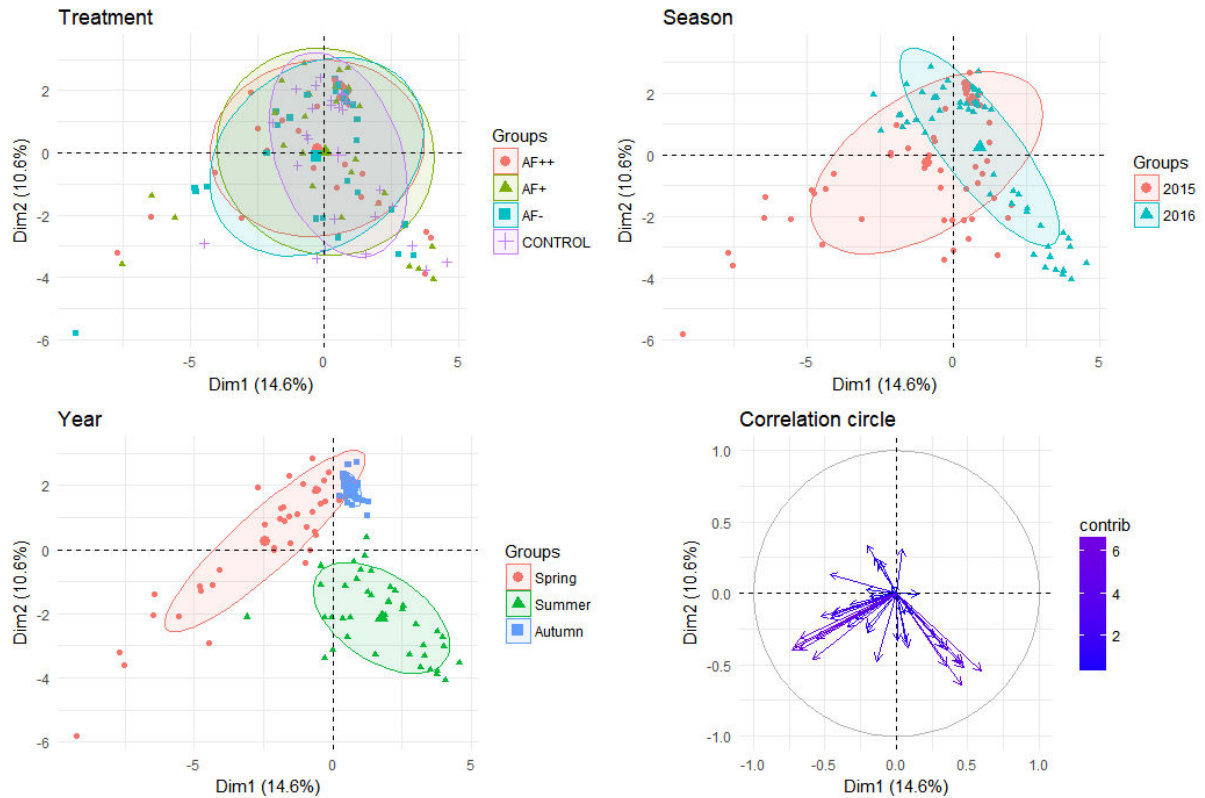


Figure 17. Principal Component Analysis of ground beetle communities with individual projection of treatments, season an year of sampling. Contrib indicates contribution of variable to total inertia.

Treatments were poorly discriminated by the PCA (Figure 17). Seasons constructed mostly the first axis while second axis was more explained by Years of sampling.

3.4 Functional diversity

Assemblage body length

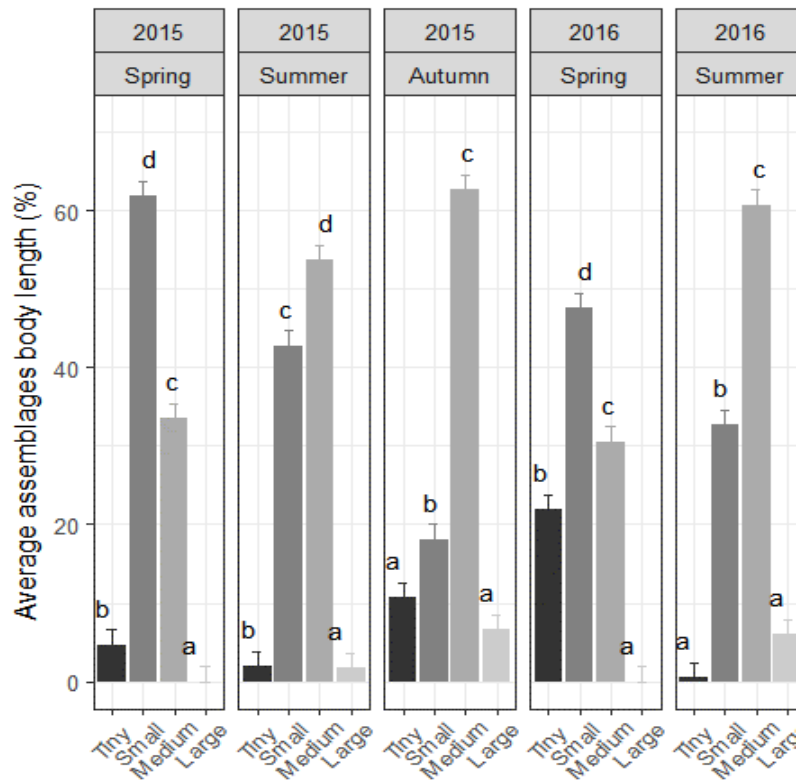


Figure 18. Average body length composition per season and year of sampling. Error bars represent standard errors and different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD).

CWM body length was not significantly affected by treatment but only by season and Year and differences between seasons and years are presented in Figure 18.

Communities were more dominated by small species in spring compared to summer and autumn, while medium species dominated communities in summer and autumn. Proportion of large species was very low in spring (both years), and at the same level than Tiny species in 2015 while it was superior in autumn and summer 2016 and equal to small species in autumn 2016.

Type of diet

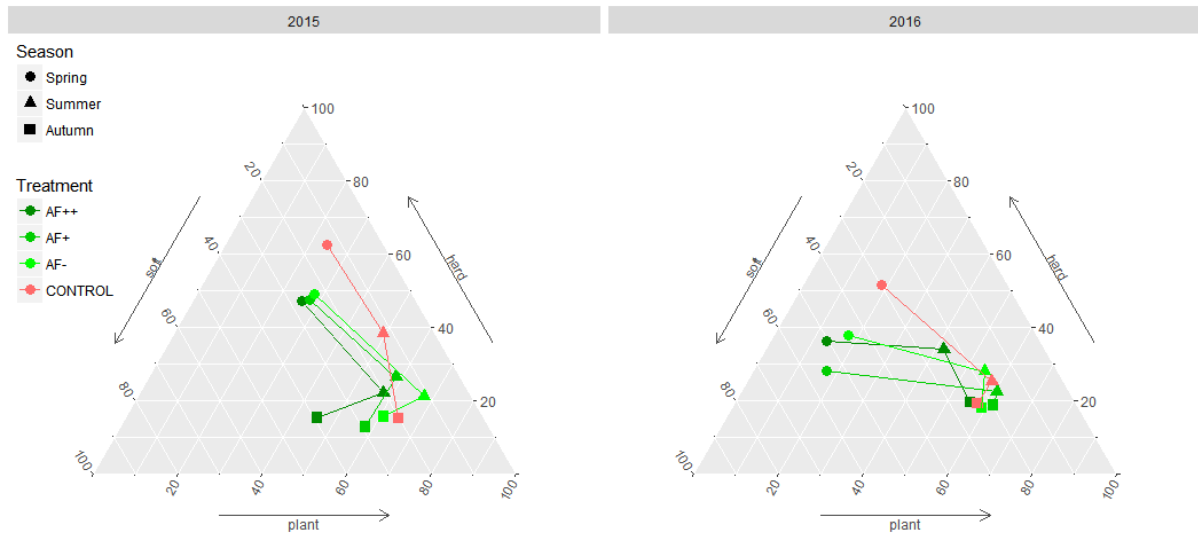


Figure 19. Diet affinities in function of treatment, season and year of samplings. **Soft:** affinity for soft preys, **hard:** affinity for hard preys, **plant:** affinity for plant material

Plant, hard and soft prey affinities were significantly affected by Treatment, Season and Year interactions with significant differences between treatments for a same season. Results are presented in Figure 19, standard errors are given in the text.

Affinity for plant materials was globally lower in Spring compared to Summer and Autumn. We found contrasting effects of treatment, with lower plant affinity in control compared to AF- in summer 2015 (49.3 ± 3.15 vs 67.6 ± 1.8), while it was significantly lower in AF++ compared to other treatment in Autumn 2015 (45.3 ± 3.6 vs 57.8 ± 5.2 , 60.8 ± 1.6 and 64.5 ± 3 for AF+, AF- and control respectively) and Summer 2016 (42.1 ± 1.8 vs 54.7 ± 1.9 , 60.4 ± 2.6 and 57.8 ± 1.8 for AF+, AF- and control in this order).

Hard prey affinity was higher in control compared to AF++ and AF+ in spring 2015 (62.5 ± 6.7 vs 47.1 ± 4.8 and 47.6 ± 6), 2016 (51.7 ± 2.8 vs 28.2 ± 3.2 and 36.4 ± 4.5) and summer 2015 (38.5 ± 3.1 vs 21.2 ± 2.1 and 22.2 ± 2.3). In summer 2016, it was higher in AF++ compared to AF+ (34.04 ± 1.6 vs 22.4 ± 1.4). Affinity for soft prey differed between treatments in spring 2015 with lower value for control compared to AF+ and AF++ (13.3 ± 1.4 vs 24.8 ± 3.5 and 27 ± 2.5), spring 2016 (29.9 ± 3 in control vs 44.5 ± 1.9 , 54.4 ± 3.7 and 50.3 ± 6.5 in AF-, AF+ and AF++) and autumn 2015 with higher value in AF++ compared to control and AF- (39.2 ± 4.3 vs 20.1 ± 2.5 and 23.4 ± 1.6).

Wing morphology

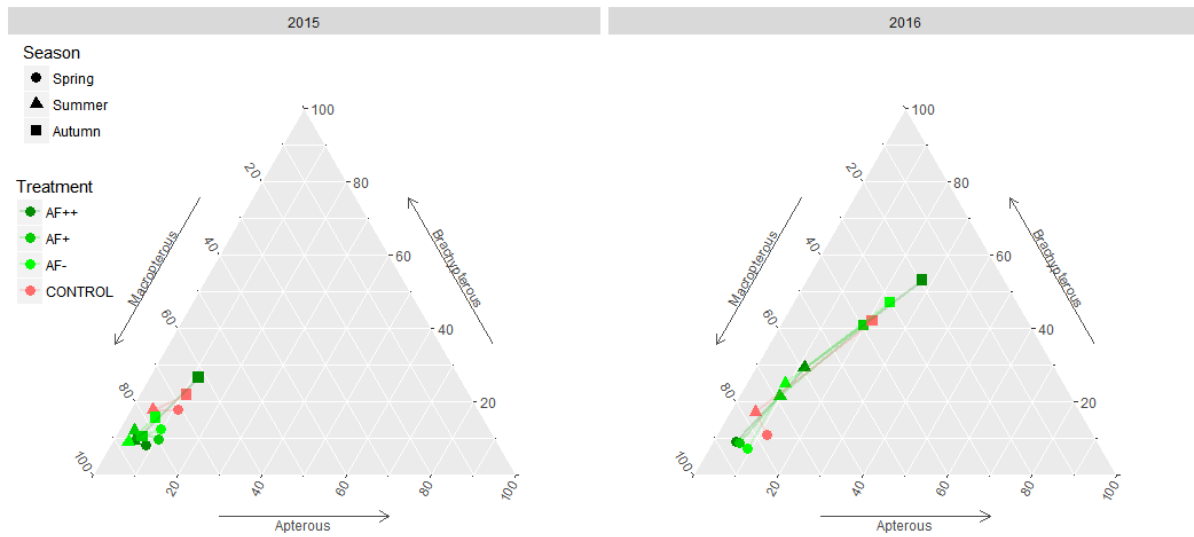


Figure 20. Wings morphology in function of treatment, season and year of samplings.

Figure 20 shows average CWM values for treatments in function of treatments, season and years of sampling. Macropterous proportion of assemblage was significantly affected by interaction of Treatment with season and treatment with year. In 2015, we found that assemblages were more composed by macropterous individuals in AF- and AF+ compared to control (80.7 ± 2.6 and 82.2 ± 2.2 vs 71.5 ± 2.5), and in 2016 we found less macropterous in AF++ compared to control and AF+ (54.5 ± 7.3 vs 63.5 ± 5.4 and 64.3 ± 5.3). Differences occurred in spring, with significantly less macropterous in control compared to AF++ (73.9 vs 84.3) and in autumn, with significantly less macropterous in AF++ compared to other treatments (40.5 ± 7.5 vs 61.1 ± 7.9 , 53.6 ± 8.4 , 51.8 ± 5.9 in AF-, AF+ and control respectively).

We found marginally significant effect of interaction between Season, Year and treatment on proportion of brachypterous species ($P=0.07$). AF++ assemblage was significantly less composed by brachypterous compared to control in spring 2015 (8.2 ± 2.65 vs 18 ± 1.5) while it was the opposite in summer (17.2 ± 0.6 vs 29.3 ± 2 in AF++) and autumn 2016 (42.11 ± 2.08 vs 53.2 ± 1.8 in AF++).

We found significant effect of interaction between season and treatment on apterous affinity, with significantly more apterous affinity for AF++ community compared to AF+ in autumn.

Canopy openness affinity

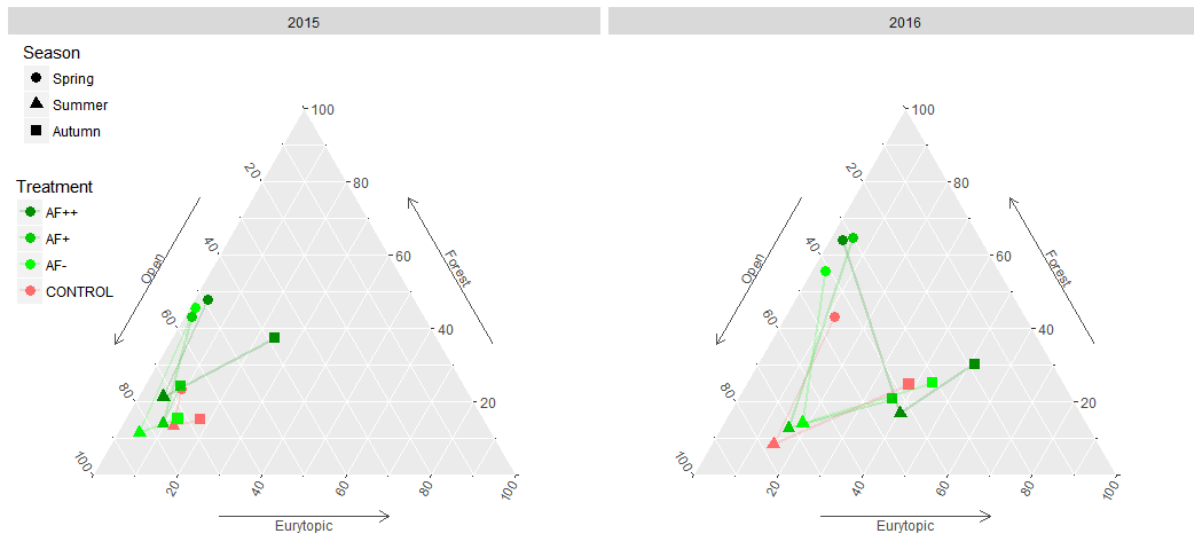


Figure 21. Canopy closure affinities in function of treatment, season and year of samplings. Forest: affinity for closed canopy, Open: affinity for open habitat.

We found significant effect of interaction between treatment and season plus year and season on open canopy affinity. In summer and autumn, we found lower open canopy affinity for AF++ compared to AF-, AF+ and control (respectively 57.6 ± 5.9 vs 73.8 ± 1.6 , 75.1 ± 3.1 , 75.6 ± 1 in summer, 28.37 ± 5.2 vs 51.6 ± 7.9 , 54.8 ± 5.4 , 51.8 ± 5.7 in autumn), while only AF++ and control were different in spring (40.6 ± 9.6 vs 56.23 ± 6).

Anova showed a simple significant effect of treatment on forest affinity with in average significantly more “forest” species in AF++ and AF+ treatments compared to control (36.3 ± 3.6 , 29.9 ± 3.8 vs 21.4 ± 2.8). It was also higher in AF++ compared to AF- (36.3 ± 3.6 vs 27.9 ± 3.6). “Forest” affinity was globally higher in spring (48.5 ± 3.2) compared to autumn (24.2 ± 1.6) and summer (14.06 ± 0.7) whatever the sampling year.

Significant ($P=0.0006$) effect of interaction between Treatment, Year and season occurred for eurytopic modality, with higher value in control compare to AF treatments in springs, with 9.13 ± 1.7 in control vs 1.39 ± 0.5 , 1.7 ± 0.3 and 3.3 ± 1.6 in AF-, AF+ and AF++ respectively in 2015 and 11.2 ± 3.8 vs 3.2 ± 1 , 5.2 ± 2 and 3.3 ± 1 in 2016. Differences in summer and autumn 2015 and 2016 were not clearly linked with treatments and had different trends from 2015 to 2016. Globally, higher proportion of eurytopic species were found in AF++ compared to AF+ and AF- (21.4 ± 3.8 vs 13 ± 2.3 and 14.1 ± 2). Average CWM values for canopy closure affinities for treatments, years and seasons are summarized in Figure 21.

Hygrometry affinity

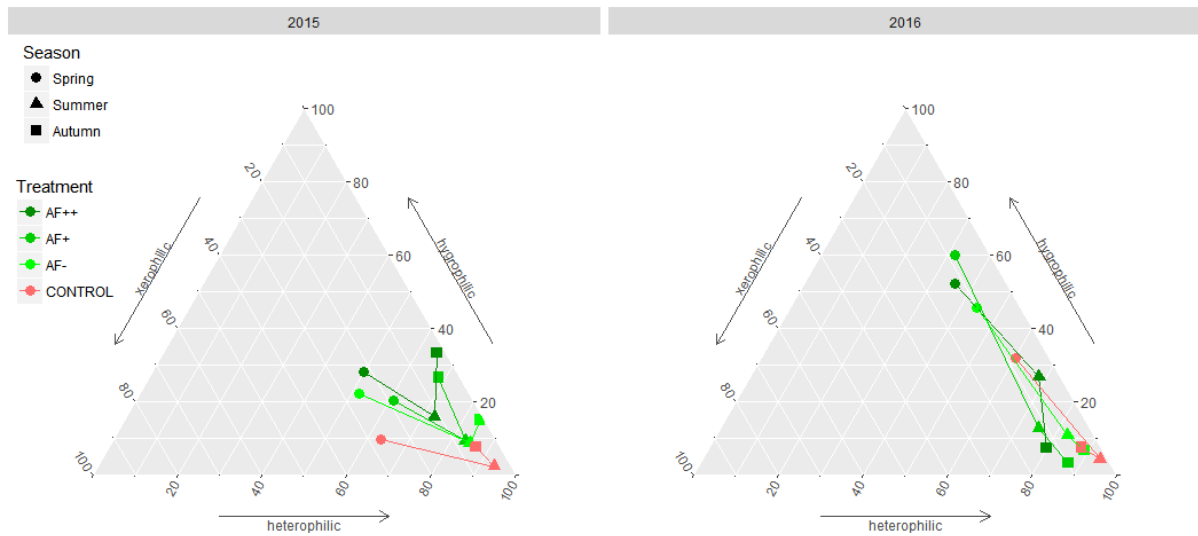


Figure 22. Affinities for humidity in function of treatment, season and year of sampling.

Average CWM values for humidity affinities are presented in Figure 22. Overall affinity for humid conditions was of 27.3 ± 3.3 in AF++, 22.2 ± 3.8 in AF+, 18.3 ± 2.8 in AF- and 10.6 ± 2.5 % in control. We found significant interaction of Treatment with year and season on humidity affinity, with significantly more affinity for humidity in AF++ communities compared to control, with intermediary position for AF+ and AF- in all season except autumn 2016, where no difference between treatments occurred.

Heterophilic attributes was affected by Treatment and season (both: $P < 0.0001$), and Tukey HSD posthoc test showed it was globally lower in AF++ and AF+ compared to control (61.8 ± 3.3 , 67.6 ± 4 vs 80.9 ± 3.6), and lower in spring compared to summer and autumn (49.6 ± 3.1 vs 80.9 ± 2 and 81.8 ± 1.8). Xerophilic affinity was affected by Year and Season interaction, with higher value found in spring 2015 compared to other seasons (23.3 ± 3.1 vs below 9.6 ± 1.4).

Functional composition of ground beetle communities

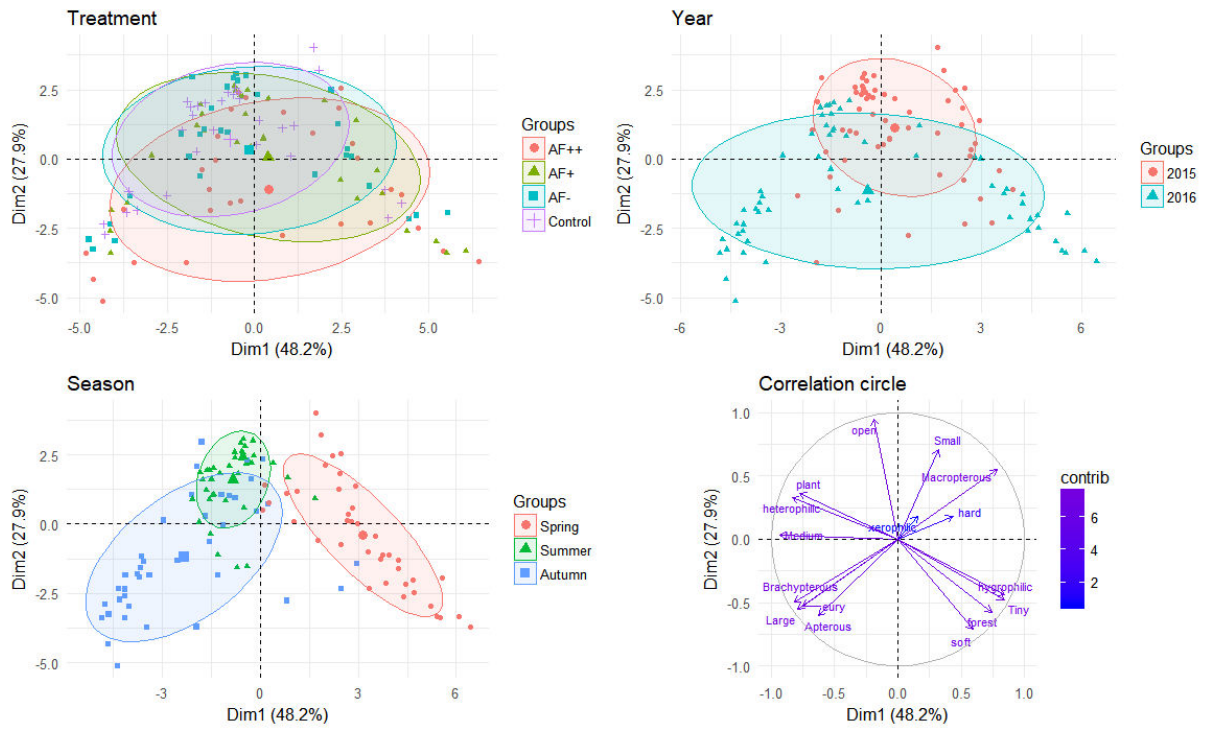


Figure 23. PCA of CWM values with projection of treatments, years and sampling seasons.

Principal component analysis on CWM (Figure 9) showed largely overlapping treatment ellipses (representing 66% of the variability) compared to time related factors, indicating that their relative importance in functional traits correlation was lower compared to time relative variables. Not unexpectedly indeed, season and year were the main discriminant factors, respectively constructing first and second axis. Autumn and Summer were opposed to Spring, while 2015 and 2016 were separated on the second axis. Summer ellipse has a reduced size compared to Spring and Autumn, indicating lower functional diversity divergence between assemblages communities at this period.

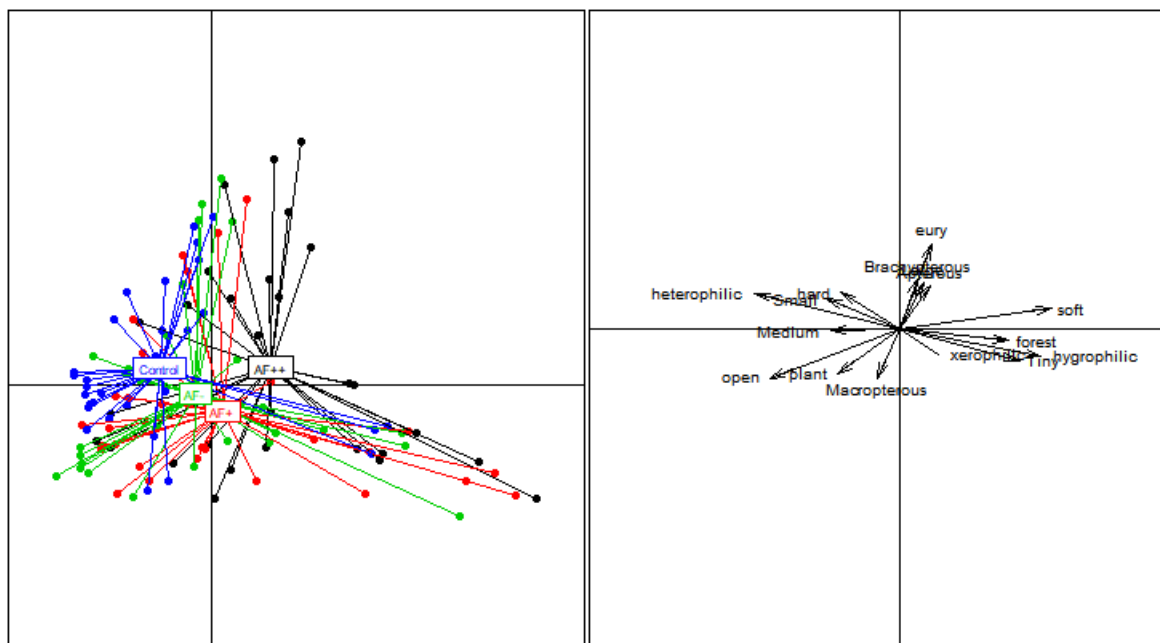


Figure 24. Between Class Analysis computed on the functional PCA, taking treatment as discriminatory variable.

Between class analysis computed for the two years of sampling opposed AF++ and control (Figure 24), with intermediary position of AF+ and AF-. Monte-Carlo test of permutation showed a significant difference between canopy treatments ($P=0.024$). AF++ treatment was more discriminated by tiny, forest hygrophilic species with preference for soft food, while control sheltered more open and heterophilic species.

4 DISCUSSION

4.1 Taxonomic analysis

Analysis of diversity indices during the two years of sampling showed few differences between the treatments, with more activity in control compared to AF++ in summer, and lower Shannon-Wiener indice in AF+ and AF- compared to AF++ and control, solely in 2015. Literature on biodiversity in forestry context frequently found increasing biodiversity in heterogeneous forest patch or newly forested site because of remnants of forest species (specialist and generalist or ubiquitous species) and colonization of open area species (Jukes et al., 2001; Sklodowski, 2008). Our results showed that species richness was equivalent between the different treatments and agroforestry did not improve or reduce it, which could be due strong spatial proximity between treatments (10 m) which limits the possibility of local disappearance of numerous species.

Agroforestry and canopy management mostly affected species activity-density but had little effects on communities structure. Analyses of dominant species activity-density revealed that most of caught species are known to be dominant agroecosystem specialists. Mixed models revealed that agroforestry treatments modify the relative activity-density of these species. *P. rufipes* which is the dominant species was affected by treatments, but its preference changed between years, indicating potential opportunistic preference in function of general climate or food availability. Its activity-density was however lower in the shadiest treatment, which could imply that it was a less suitable habitat.

P. madidus and *P. kugelanni* were unaffected by treatments while *C. tibialis*, *P. cupreus* were mostly captured in AF++ and control respectively. *P. cupreus* is typical dominant specie of arable land whereas *C. tibialis* is more known as a riparian species (Sienkiewicz and Zmihorski, 2012; Skalski et al., 2012; Thiele, 1977). *A. curtum* also strongly avoided control.

4.2 Treatments effect on trait structure

Season was the stronger parameter influencing assemblage trait structure regarding PCA analysis. This is the result of species phenology and this finding is similar to previous work of Hedde et al. (2015) in apple orchards.

Treatments had a less important but significant effect on the studied traits throughout the seasons of sampling. The two traits linked to microclimate affinities were the most different between the treatments: forest and hygrophilous species were promoted by canopy closure, while control hosted more open habitat specialists, especially during summer. Affinity for canopy closure was however dependent of the season and we found up to 70 % openness affinity the first summer in AF treatments and the second summer in AF+ and AF-. In 2016, the trend was a decrease of openness affinity balanced by eurytopic affinity in autumn and higher forest affinity in spring,

even in control. This could be due to higher colonization rates by open habitat specialists the first year, which are known to be able to colonize new habitats in the first months after clear cut logging (Koivula and Niemelä, 2003).

The affinity for humid conditions followed the same pattern, as we found more affinity for humid conditions in AF++ compared to control especially in spring 2016. Forest species generally prefer cooler temperatures and higher humidity compared to open habitat species (Pearce and Venier, 2006; Younes, 1989), which gives support to our findings. Humidity is an important factor for ground beetle activity and habitat selection, and individuals are known to seek for suitable conditions (Thiele, 1977). Some studies however showed that humid habitat dependent species such as *Platynus assimilis* (Thiele 1967 in Thiele 1977) can tolerate humid conditions but prefer dry conditions in choice experiment. Also, other studies found that light instead of humidity was the main driver of ground beetles diversity in open versus forest habitat (Fahy and Gormally, 1998).

Diet was primarily explained by season, with a predatory diet oriented towards hard and soft preys in spring, shifting to more plant-printed diet (60%) in summer and autumn. Control had an assemblage less dependent on soft preys in spring compared to AF treatments. Presence of trees can affect several layers of the trophic chains, by the presence of a leaf litter during winter and early spring which can favor decomposers such as collembola (Eaton et al., 2004) or earthworms. Collembola can constitute a large part of ground beetle diet especially in spring when they are the most active (Bilde et al., 2000). Other soil organisms could be affected by tree presence, but soil fauna composition is also highly influenced by agricultural practices, leading to a homogenization of species composition between our treatments with similar production mode (Gómez-Virúes et al., 2015). Diet in summer and autumn 2016 were especially close in AF+, AF- and control and was dominated by plant material eater, which could be linked mostly to high seed production, notably in grassy strips and by weeds, which can be high from the summer period (beginning in June) (Westerman et al., 2003). This result are in agreement with those of (Vanbergen et al., 2010) who found that open habitat and especially rotation cropping supported higher level of phytophagous ground beetle compared to forests through Europe.

Brachypterous species were more abundant the second year of experiment, especially in AF++. Soil superficial tillage in 2015 was a clear and important disturbance for ground beetle communities in all treatments. The faster increase in AF++ treatment could be explained by two hypotheses, not exclusive. First, microclimate could have led to less stress and then better resilience after soil tillage, (i.e. better survival or favored colonization by surrounding brachypterous species). Second, it is often argued that ground beetle communities associated with shaded habitat, and thus currently found in forests, are more dominated by brachypterous species such as Pterostichinae (Gobbi and Fontaneto, 2008) compared to steppic or “agricultural” (Harpalinae) communities characterized by greater proportion of macropterous species. Studies also showed higher brachypterous proportion in more structurally complex soils and in presence of tree and shrubs (Brandmayr, 1991; Gobbi et al., 2007). Brandmayr (1991) concluded that stability of habitat and soil water content during larval development constitute two majors driver of brachyptery. The differences in CWM were however limited to +/- 12% following seasons between treatments, indicating that other factors might have also played a role in assemblage resilience, control included. Relative stability of grassy strips could be one of these factors (Ranjha and Irmeler, 2013).

We found no effect of treatments on body length distribution of ground beetles and only season had a significant effect. Large species (*Carabus coriaceus*, *Carabus violaceus*) were evenly

distributed across the treatments, despite a trend for higher activity-density in 2015 in AF++. Size can be linked to disturbance by tillage, which generally induce higher proportion of smaller species (Sustek, 1987). We assume that in our study disturbances were similar among treatments, resulting in similar size patterns. Low proportion of large species is commonly observed in agricultural context and this can lead to limit observed impacts of agriculture practices on this functional traits, as observed by (Hedde et al., 2015) in apple orchard context.

4.3 Perspective and management implication

The ground beetles communities were mainly dominated by species currently found in agricultural lands, but they expressed different activity-densities following treatments, which could also imply changes for the overall ecosystem processes. Analysis on a restricted selection of traits showed first that communities diverged linearly following canopy closure because of affinity for specific microclimate conditions, and secondly that these changes might also alter wing morphology and diet preferences of communities while size was not affected. Following our results and literature coming from forest ecology, we can assume a shift of community diet toward more predatory under trees compared to higher plant material consumption in open fields.

Despite the presence of grassy strips, and an organic production mode, we found that divergence between communities for a given attributes was never greater than 30 %. It is difficult to figure out whether these changes could have effects on important functions such as biocontrol of weeds or pests. The great functional proximity between functional communities, notably in summer, highlights the fact that mature trees can mostly act as a secondary layer in the filter matrix, and that other cropping practices remained the main determinants on ground beetle communities under agricultural conditions. Agroforestry system providing a sheltering microclimate, could increase soil humidity which is an important factor for larval development in Carabidae (Brandmayr, 1991). This could improve habitat stability and promotes species with higher trophic specialization (Townsend and Hildrew, 1994). Trait assemblage values for strong pruning and pollarding (AF+ and AF-) were in average between AF++ and control, but for a given season, differences were sometimes higher between AF++ and AF+ or AF- compared to control. This pattern also indicates that changes in functional diversity could be non-linearly correlated with degree of canopy openness but results in more complex interactions between the agroecosystems components. For example, weeds diversity is sensitive to shade level (Fahy and Gormally, 1998) and can modify food resources for communities. Interestingly, we could have expected larger differences between treatments in summer due to strong microclimate differences and a maximum taxonomic diversity in all treatments, the PCA revealed that summer communities were highly constrained compared to spring an autumn one. This could be due to a regional adaptation of ground beetles to drought events typical of Mediterranean climate. In such a case, agroforestry did not bring a strong functional response compared to non-shaded crops. However, changes were stronger the second year and this emphasizes the necessity of long term studies in tree involved contexts (Hedde et al., 2015).

5 CONCLUSIONS

We showed that trees modulate microclimate conditions and that ground beetles in agricultural context were sensitive to these modifications. Functional differences between communities were

partly associated with the gradient of canopy openness, but other tree dependent processes may be involved, for example in changing trophic chain through leaf litter deposition. Also, if changes in microclimate conditions seem to have predictable effect on species ecological preferences, e.g. presence of mature trees favors forest species, this is not the case for traits responses to environmental constraints such as food availability. Thinning of canopy can modulate functional responses of arthropods but further studies are needed to explore potential interactions between microclimatic variables, species ecology, tree dependent variables and natural cycles.

6 Supplementary materials

Table S.1 Raw number of individuals caught per species and treatment, percentage of total individuals caught and cumulative percentage of individual caught.

Species	AF++	AF+	AF-	CONTROL	Total	%	Cumulative sum (%)
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	283	445	464	480	1672	32.03678866	32.03679
<i>Pterostichus madidus</i>	201	120	135	157	613	11.74554512	43.78233
<i>Poecilus kugelanni</i>	117	112	131	142	502	9.61870090	53.40103
<i>Asaphidion curtum</i>	176	144	97	15	432	8.27744779	61.67848
<i>Calathus fuscipes</i>	76	104	43	32	255	4.88599349	66.56448
<i>Poecilus cupreus</i>	11	11	20	191	233	4.46445679	71.02893
<i>Cylindera germanica</i>	33	36	43	65	177	3.39145430	74.42039
<i>Harpalus tardus</i>	38	36	37	13	124	2.37593409	76.79632
<i>Chlaenius tibialis</i>	88	14	14	3	119	2.28013029	79.07645
<i>Amara aenea</i>	27	29	37	4	97	1.85859360	80.93505
<i>Dolichus halensis</i>	4	38	24	30	96	1.83943284	82.77448
<i>Anchomenus dorsalis</i>	38	14	23	15	90	1.72446829	84.49895
<i>Harpalus distinguendus</i>	15	18	20	20	73	1.39873539	85.89768
<i>Carabus violaceus</i>	20	12	17	19	68	1.30293160	87.20061
<i>Phyla obtusum</i>	6	10	16	18	50	0.95803794	88.15865
<i>Pseudoophonus griseus</i>	2	30	9	4	45	0.86223414	89.02089
<i>Harpalus serripes</i>	3	19	11	11	44	0.84307339	89.86396
<i>Harpalus albanicus</i>	10	14	14	4	42	0.80475187	90.66871
<i>Pterostichus melanarius</i>	11	4	5	15	35	0.67062656	91.33934
<i>Amara anthobia</i>	21	7	5	0	33	0.63230504	91.97164
<i>Anisodactylus binotatus</i>	5	4	9	11	29	0.55566200	92.52730
<i>Asaphidion stierlini</i>	8	7	14	0	29	0.55566200	93.08297
<i>Platyderus depressus</i>	9	9	6	2	26	0.49817973	93.58115
<i>Bradycellus verbasci</i>	4	12	3	6	25	0.47901897	94.06016
<i>Metallina properans</i>	3	5	6	11	25	0.47901897	94.53918
<i>Microlestes sp.</i>	2	1	10	12	25	0.47901897	95.01820
<i>Ophonus subquadratus</i>	6	7	7	1	21	0.40237593	95.42058
<i>Nebria brevicollis</i>	6	6	5	3	20	0.38321518	95.80379
<i>Carabus coriaceus</i>	3	5	4	1	13	0.24908986	96.05288
<i>Parophonus hirsutulus</i>	3	2	5	3	13	0.24908986	96.30197
<i>Zabrus tenebrionides</i>	5	5	2	1	13	0.24908986	96.55106
<i>Trechus quadristriatus</i>	3	4	1	4	12	0.22992911	96.78099
<i>Amara ovata</i>	3	2	4	0	9	0.17244683	96.95344
<i>Notiophilus substriatus</i>	2	4	1	2	9	0.17244683	97.12589
<i>Stomis pumicatus</i>	1	3	4	1	9	0.17244683	97.29833
<i>Cephalophonus cephalotes</i>	1	4	2	0	7	0.13412531	97.43246
<i>Cicindela campestris</i>	3	0	1	3	7	0.13412531	97.56658
<i>Dixus capito</i>	0	1	5	1	7	0.13412531	97.70071
<i>Brachinus sclopeta</i>	1	2	2	1	6	0.11496455	97.81567
<i>Harpalus affinis</i>	1	1	1	3	6	0.11496455	97.93064
<i>Parophonus maculicornis</i>	0	1	5	0	6	0.11496455	98.04560
<i>Calosoma maderae</i>	0	1	0	4	5	0.09580379	98.14141
<i>Harpalus dimidiatus</i>	0	2	3	0	5	0.09580379	98.23721
<i>Notiophilus rufipes</i>	1	1	2	1	5	0.09580379	98.33301
<i>Ophonus azureus</i>	1	0	1	3	5	0.09580379	98.42882
<i>Ophonus cribricollis</i>	1	1	0	3	5	0.09580379	98.52462
<i>Poecilus sericeus</i>	0	1	1	3	5	0.09580379	98.62043
<i>Bradycellus harpalinus</i>	0	4	0	0	4	0.07664304	98.69707
<i>Amara eurynota</i>	0	2	0	1	3	0.05748228	98.75455
<i>Bembidion cruciatum</i>	0	0	2	1	3	0.05748228	98.81203
<i>Brachinus explodens</i>	0	0	1	2	3	0.05748228	98.86952
<i>Harpalus smaragdinus</i>	0	1	2	0	3	0.05748228	98.92700
<i>Microlestes minutulus</i>	0	2	1	0	3	0.05748228	98.98448
<i>Ophonus parallelus</i>	1	1	0	1	3	0.05748228	99.04196
<i>Amara lucida</i>	0	2	0	0	2	0.03832152	99.08028

<i>Amara similata</i>	0	1	0	1	2	0.03832152	99.11861
<i>Asaphidion pallipes</i>	0	0	2	0	2	0.03832152	99.15693
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	1	0	0	1	2	0.03832152	99.19525
<i>Calathus melanocephalus</i>	0	1	0	1	2	0.03832152	99.23357
<i>Chlaenius nigricornis</i>	2	0	0	0	2	0.03832152	99.27189
<i>Microlestes luctuosus</i>	0	0	1	1	2	0.03832152	99.31021
<i>Microlestes negrita</i>	1	1	0	0	2	0.03832152	99.34853
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0	2	0	0	2	0.03832152	99.38686
<i>Notiophilus palustris</i>	0	2	0	0	2	0.03832152	99.42518
<i>Amara aulica</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.44434
<i>Amara curta</i>	0	1	0	0	1	0.01916076	99.46350
<i>Amara ingenua</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.48266
<i>Asaphidion austriacum</i>	0	1	0	0	1	0.01916076	99.50182
<i>Asaphidion nebulosum</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.52098
<i>Badister bullatus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.54014
<i>Brachinus crepitans</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.55930
<i>Bracycellus distinctus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.57846
<i>Bradycellus brevitarsis</i>	0	1	0	0	1	0.01916076	99.59762
<i>Calathus circumseptus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.61678
<i>Callistus lunatus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.63595
<i>Chlaenius decipiens</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.65511
<i>Chlaenius vestitus</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.67427
<i>Cryptophonus litigiosus</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.69343
<i>Demetrius atricapillus</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.71259
<i>Dixus clypeatus</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.73175
<i>Harpalus attenuatus</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.75091
<i>Harpalus oblitus</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.78923
<i>Harpalus sp pygmaeus</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.80839
<i>Licinus punctatulus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.82755
<i>Metophonus parallelus</i>	0	1	0	0	1	0.01916076	99.84671
<i>Notiophilus hypocrita</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.86587
<i>Notiophilus marginatus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.88504
<i>Ophonus ardosiacus</i>	0	0	1	0	1	0.01916076	99.90420
<i>Ophonus rotundatus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.92336
<i>Pterostichus nigrita</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.94252
<i>Syntomus foveatus</i>	0	0	0	1	1	0.01916076	99.96168
<i>Trechus aubei</i>	1	0	0	0	1	0.01916076	99.98084
<i>Trechus cuniculorum</i>	0	1	0	0	1	0.01916076	100.00000

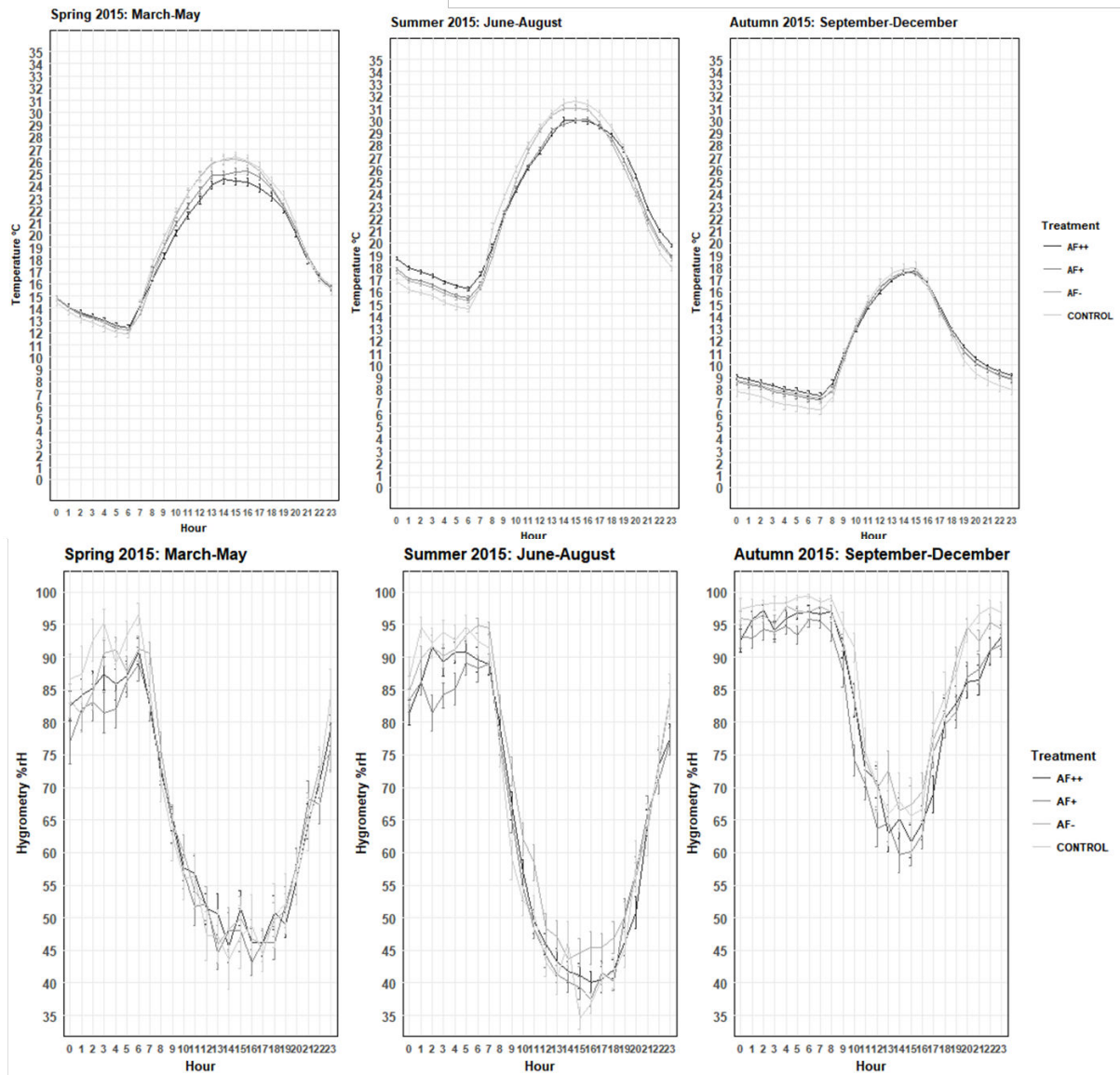


Figure 25. Average daily air temperature and hygrometry in function of season and treatment in 2015

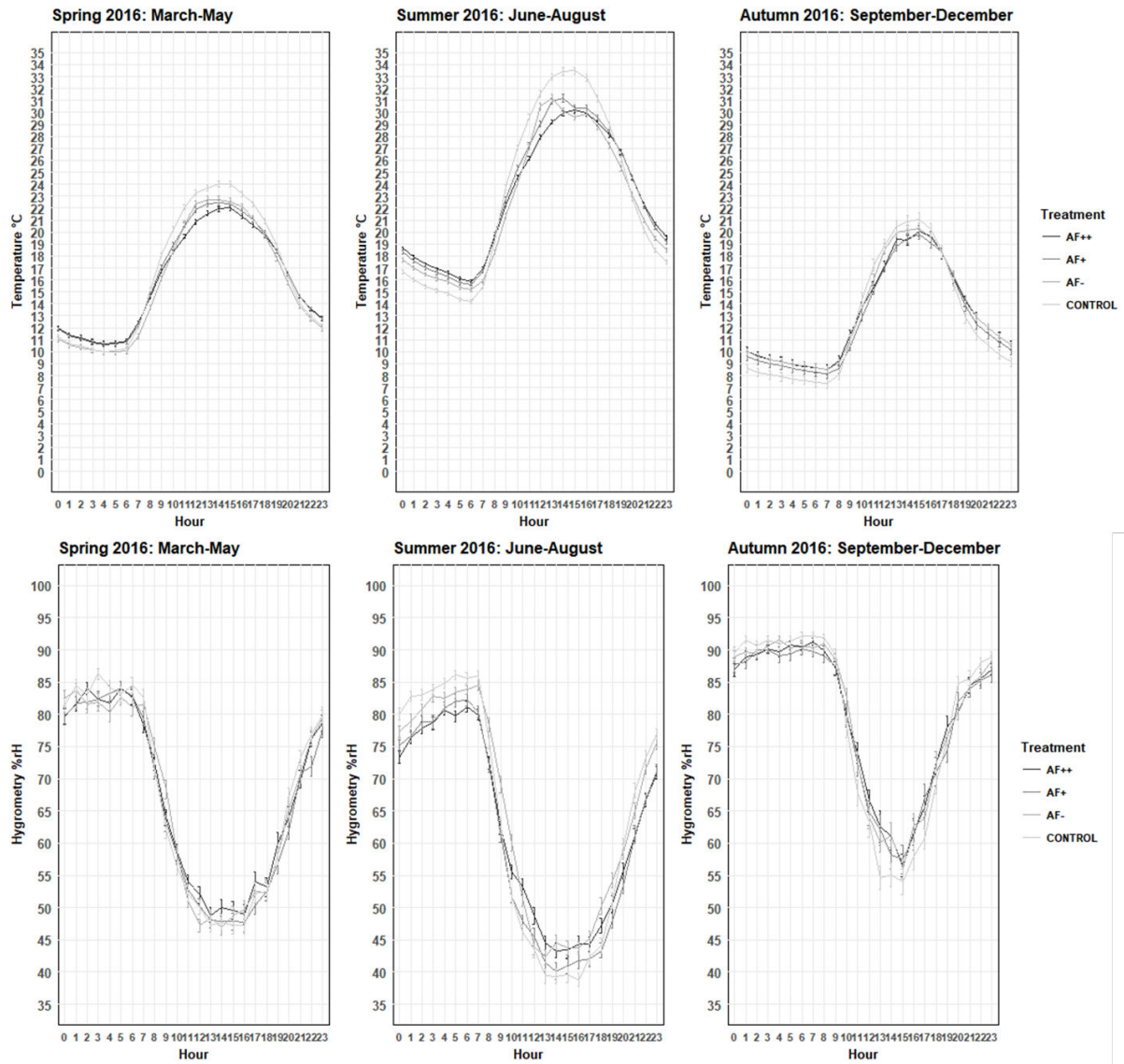


Figure 26. Average daily air temperature and hygrometry in function of season and treatment in 2016

CHAPITRE 2. IMPACT DE L'OUVERTURE DE LA CANOPEE SUR L'ACTIVITE JOURNALIERE DES PREDATEURS ARTHROPODES

Dans le premier chapitre, les résultats montrent que l'agroforesterie peut influencer plusieurs traits de la faune du sol, et que l'affinité des espèces aux traitements pourrait dépendre de leurs microclimats. D'autres traits fonctionnels pourraient être affectés par l'agroforesterie et la gestion de sa canopée. L'activité-journalière des arthropodes est un trait qui serait possiblement sensible à ces paramètres (Thiele, 1977; I.H. Tuf et al., 2012), et qui peut influencer les processus de régulations des ravageurs de cultures, entres autres car elle détermine les possibilités de rencontre entre les antagonistes (Weber et al., 2008).

L'activité journalière ou rythme circadien, correspond au rythme d'activité d'un individu sur un cycle d'une journée. Les Carabidae et les Arachnidae peuvent avoir des rythmes d'activité journalières différents selon l'habitat fréquentés. Par exemple, Edgar (1969) signale un décalage de l'activité de *Pardosa proxima* a des heures plus précoces lors de journées chaudes et ensoleillées. Au centre de l'Espagne, Atienza et al. (1996) montrent le même schéma d'activité pour le Carabidae *Angoleus nitidus* qui cesse son activité aux heures les plus chaudes de la journée en été, en absence de nuage uniquement.

Les Carabidae forestiers auraient également une activité nocturne plus marquée qu'en milieu ouvert, ce paramètre variant également en fonction de la saison (Thiele, 1977; Ivan H. Tuf et al., 2012). Cependant, Chapman et al. (1999) montrent un résultat inverse pour le Carabidae *Pterostichus melanarius* en fonction du couvert végétal, l'activité étant principalement nocturne dans la végétation rase et principalement diurne dans le couvert dense.

L'activité-densité et la diversité des prédateurs du sols sont également des facteurs importants pour la régulation des bioagresseurs (Straub, 2006). Ces deux facteurs peuvent être affectés par les pratiques agricoles et la présence de bandes enherbées (J. M. Holland and Luff, 2000; Ranjha and Irmler, 2014). En particulier, carabes et arachnides contribuent à la régulation de nombreux taxons (Jonsson et al., 2008; Snyder et al., 2008). Il faut également noter que l'activité-densité des prédateurs arthropodes est dépendante de la température (Thiele, 1977). D'après Berthe et al. (2015), des réchauffements artificiels du sol au moyen d'infrarouge (+ 2°C) ont expérimentalement un effet fort sur la composition des Carabidae, avec une dominance accrue de certaines espèces telle que *Pseudoophonus rufipes* dominants sur notre site d'expérimentation.

L'objectif de ce chapitre est donc de tester deux hypothèses :

- (i) L'activité journalière des prédateurs arthropodes dépend de l'ouverture de la canopée
- (ii) La composition des communautés d'Arachnidae et de Carabidae est modulée par les modalités agroforestières et l'ouverture de la canopée.

L'étude s'est focalisée sur deux périodes climatiques différentes, en juillet et septembre 2015, avec un a priori : les différences microclimatiques fortes en été, ce qui pourrait entraîner des écarts contrastés dans l'activité journalière.

Agroforestry impacts the seasonal and diurnal activity of dominant predatory arthropods in organic vegetable crops

Ambroise Martin-Chave^{a*}, Camille Béral^a, Christophe Mazzia^b, Yvan Capowiez^c

^a Agrooof, 9 Plan de Brie, 30140 Anduze, France

^b IMBE, UMR 7263, Agroparc, IUT, chemin des Meinajaries 84 911 Avignon, France

^c INRA, UR EMMAH, Agroparc, Domaine Saint Paul, 228 route de l'Aérodrome, Avignon, France

* Corresponding author. Tel.: +33 (0)4.66.56.85.47. E-mail address: martin-chave@agrooof.net

ABSTRACT

It is often claimed that agroforestry can improve predator recruitment by increasing the diversity of microhabitats and modifying the microclimate. Four treatment plots were defined with three tree-shading treatments in a 20 year old agroforestry system combining organic vegetable crops with hybrid walnut trees. Temperature and canopy openness were recorded in each treatment in July and September and arthropods were sampled using pitfall traps at two dates (July and September). The daily activity pattern of the main taxa was then estimated using dry pitfall traps. Agroforestry significantly limited the daily temperature extremes at day and night ($\pm 1.5^{\circ}\text{C}$). Community assessment found a significant effect of treatment on species distribution depending on canopy openness. In July, the main xerophilic species *Pseudoophonus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) was less abundant in the two most shaded plots (-25 %). *Pardosa hortensis* (Arachnida, Lycosidae) showed significant differences in abundance and diurnal activity. This spider was then more active between 10:00 and 14:00 in the two most shaded treatments (more than 20 % of the daily activity) compared to control (13 %). The activity-density of this species was also higher in the two shaded treatments than in the control (> 20 %). Our results highlight that agroforestry, by buffering climate extremes, is likely to modify predatory arthropods activity and possibly the associated services such as biocontrol. However, beyond the tree presence, canopy openness (and then tree crown management) seems to be an important biodiversity driver in agroforestry systems and should be considered in studies or design of these systems.

Keywords : Arachnids, Biodiversity, Carabids, Ground predators, Microclimate, Sylvo-arable system.

1 INTRODUCTION

Agroforestry systems are defined as agroecosystems associating trees with agricultural crops and/or pasture (D. Batish, 2008). In the last 20 years, they have been spreading throughout Europe and have real potential in the production of sustainable food (Malézieux et al., 2009). These systems can provide economic and environmental advantages to farmers and societies, by relying on complementary ecosystem and plant services.

The most frequent is a combination of tree rows and crop alleys with spacing which allows easy access for agricultural machinery (Malézieux et al., 2009). In such systems, tree rows are usually not cultivated and left as grassy and/or wild-flower strips (Batish, 2008). This extra vegetative stratum increases the diversity of available niches (Collins et al., 2002; Ranjha and Irmiler, 2014; Saska et al., 2007), and potentially increases the associated biodiversity (Malézieux et al., 2009; Tscharncke et al., 2011). The specificity of agroforestry systems makes them of particular interest for conservation biocontrol, which can be defined as a strategy aimed at maintaining or increasing the local abundance of beneficials, especially using the conservation of shelter habitats (natural or not) around the crops and suitable practices (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008; Landis et al., 2000). These strategies are now considered as key to sustainable production (Landis et al., 2000). This is mostly the case in organic production systems where pests cannot be regulated using synthesized chemical products. Instead these systems rely on natural pesticide and the development of new plant protection strategies based on mechanical control and on local biodiversity in order to maximize natural biocontrol, as reviewed by Zehnder et al. (2007).

Several studies have demonstrated that generalist arthropod predators, especially carabids and spiders, make an important contribution to pest control (Kromp, 1999; Jonsson et al., 2008; Snyder et al., 2008). Holland and Luff (2000) reviewed the main impacts of agricultural practices on ground beetles, and the known responses of different species to pesticide exposure, fertilization and soil management practices, which vary depending on the combination of strategies used. According to these authors, adjacent semi natural habitats play a crucial role in ground beetle diversity and abundance at the local scale. Communities could differ greatly between crops and adjacent non-cultivated habitats (Lövei and Magura, 2017; Marshall and Moonen, 2002; Meek et al., 2002; Thomas and Marshall, 1999). Recent studies showed that those habitats could in fact be of great importance for crop inhabitants during several stages of their life cycle, for example as an overwintering or reproduction site (Lövei and Magura, 2017; Pfiffner and Luka, 2000). Shelter habitat can also serve as new habitats after crop harvesting for ground beetles, rove beetles and arachnids (Madeira et al., 2016). Organic farming methods can also improve richness and abundance of beneficials such as ground beetles in vegetable crops (Burgio et al., 2015; Clark, 1999) and orchard (Hedde et al., 2015).

In addition to creating new habitats, the presence of tree also modifies microclimate conditions as they have an impact on air circulation and provide shade, which results in differences in ground and air temperature as well as hygrometry, following the seasons (Chen et al., 1999; Lasco et al., 2014; Lin, 2007; Mariño et al., 2016; Pezzopane et al., 2011). Shady microclimates can modify vegetation composition (De Frenne et al., 2013), and associated wildlife (Greenwood et al., 2016). In agroforestry systems, management of tree crowns is a way to modulate microclimate to promote plants growth (Jones et al., 1998), and is likely to affect pests and preys arthropods (Karungi et al., 2015). Studies on cacao agroforestry systems revealed effect of canopy cover on ant species composition, and the influence of this parameter on pest management and predators communities (Gras et al., 2016). Mariño et al., (2016) showed the impacts of shade on pest population in coffee plantations with larger pest populations in sun, while Stamps and Linit (1997) reviewed several cases where agroforestry microclimate parameters affected pests-preys arthropods complex. Temperature and humidity are important factors driving the local density and/or activity (“activity-density”) of ground predators (Buchholz et al., 2013; Honek, 2013; Saska et al., 2013).

It is already known that the daily and seasonal patterns of ground predator activity vary between open and closed habitat types, such as forest and grasslands (Krumpalova and Tuf, 2013; Thiele, 1977; Ivan H. Tuf et al., 2012). Tuf et al. (2012) characterized changes in circadian rhythms for several ground beetles in open versus forest habitats and concluded that epigeic activity of carabids in the forest happens mostly between 21:00 and midnight while peak activity in clear-cut areas was in the afternoon. These differences were observed for the same species monitored in both habitats. Arachnids circadian rhythms were also shown to be different in forest compared to open habitats (Krumpalova and Tuf, 2013). In contrast, there is no information on what happens in temperate agroforestry systems.

Several studies also highlighted the impacts of recent climate change on ecosystems (Walther et al., 2002). In the Mediterranean area, the climate tends to be drier and hotter during summer and has higher rainfall during autumn and winter (Diffenbaugh et al., 2007; Giorgi and Lionello, 2008). Arthropods are ectothermic and will thus be directly affected by these changes (Guo et al., 2009; Musolin, 2007). In response, the diversity, structure and ecological traits of communities could be affected (Lindberg et al., 2002; Rainio and Niemelä, 2003; Walther et al., 2002). Berthe *et al.* (2015) also recently confirmed those effects in a study using controlled soil warming experiments in corn fields. They found reduced diversity in ground beetles exposed to heat increases.

Since mature trees in an agroforestry system can modify the microclimate and buffer climatic extremes, we assume that they can also buffer the response of arthropod communities in cultivated fields faced with climate change and global warming. Agroforestry could thus have effects on both (i) epigeic arthropod communities and (ii) their daily and seasonal activity patterns.

The aim of this study was to assess the impact of microclimate conditions created by trees on the main generalist predators (spiders and Carabidae) in vegetable crops. We first hypothesized that agroforestry pruning management strategies would affect air temperature. Secondly, we assumed that ground predator circadian rhythms would be modified in these different microclimatic conditions. Thirdly, we investigated whether the intensity of these modifications would differ between seasons.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Site description

The experimental site was an agroforestry system located in an 11 ha commercial organic vegetable farm in southern France at Vézénobres (44° 03' 11" North, 4° 08' 10" East, elevation 151m). This agroforestry site was originally set-up by the French Institute of Agronomic Research (in 1996) and cropped with cereals associated with poplars. Since 2010, the site is owned by farmers practicing organic production and is a participative research site involving the farmers, AGROOF society and the Avignon INRA center.

The climate is Mediterranean and locally influenced by the Cevennes Mountains, resulting in a generally warm climate, drought in the summer and heavy rainfall episodes in September and October. There are 2616 hours of total sun per year and an average yearly rainfall of 740 mm (Météo France). 2015 was characterized by a warm and dry summer without precipitation before heavy rainfalls in October. The soil is a sandy (56 %) loam (36 %) with a very uniform profile throughout the treatments and no rocks. The pH is 8 at 0-20 cm and 8.5 from 40 to 80 cm. Total organic matter between 0-20 cm is around 2.5 % in all treatments, and between 2 and 1.5 % between 20 and 60 cm.

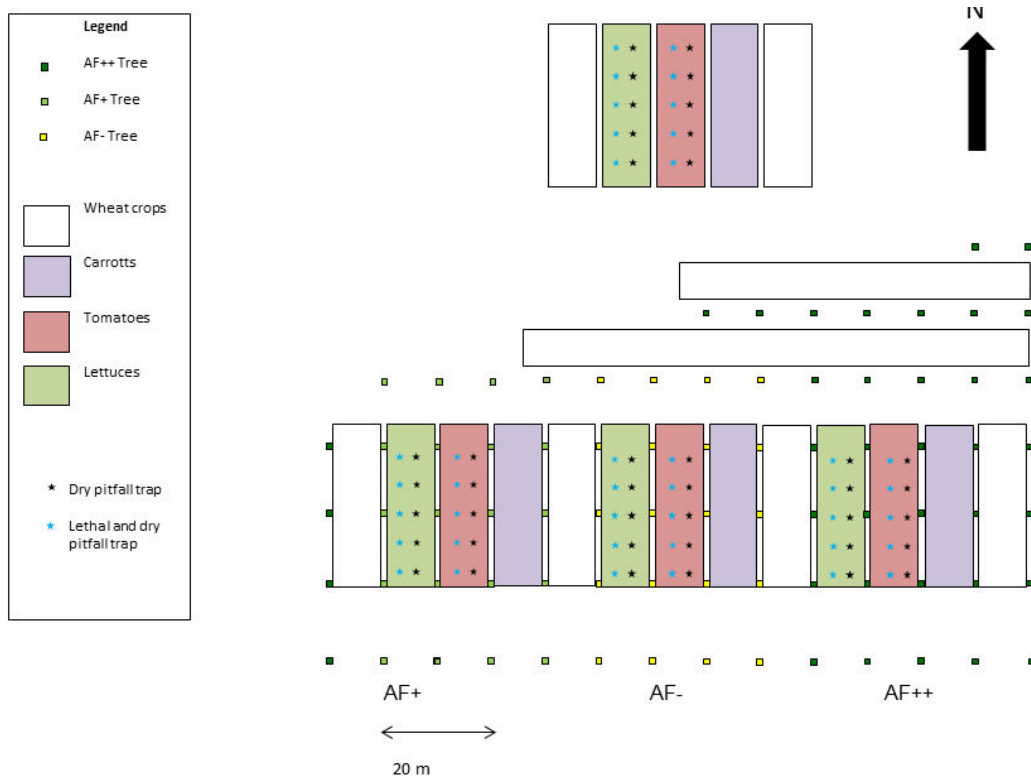


Figure 27. Site organization. The control plot was the most northern block. Surrounding crops are not represented.

Within the site, hybrid walnut trees (*Juglans nigra* L. x *Juglans regia* L.) were grown with organic vegetables crops (Carrots, Tomatoes, Lettuces). The trees were planted in 1996. They are spaced 10 m from each other and were on average 17 m high. Conventional diversified non-organic crops (cereals, vegetables in the north and south, riparian forest in the west and forest in the east (pines, green oak) surrounded the site. In February 2015, four treatment plots were defined with three tree-shading agroforestry treatments corresponding to three levels of pruning: pollarding (AF-), strong-pruning (AF+) and light-pruning (AF++). A control plot without trees was also present for comparison (Figure 27). The branch volume (m^3) removed by tree in each treatment was: 0.015 (AF++), 0.084 (AF+) and 0.3 (AF-), and the chipped wood volumes (branches under 7 cm diameter) by tree per treatment were 0.055, 0.275 and 0.48 for AF++, AF+ and AF- respectively. The aim of the pruning was to provide three shading levels, creating three different microclimatic conditions. Illustration of the result can be found in the Appendix. The other agronomical practices were the same (crops, pesticides, irrigation and ground cover management). Light pruning is classically applied in most agroforestry systems every year to form the trees, only lower branches are removed to preserve trunk for timber, and higher branches follow natural development. The strong pruning consisted in removing lower branches and reducing branches covering alley crops, at about 2 m from the trunk. This treatment results in a hedgerow shape and could be obtained with cutter bar equipment. Pollarding was carried out to cut off all the branches of the crown leaving only the bases of the major branches. The resulting wood was used as rameal wood chips to cover crops, in equal proportions.

Each of the four treatments corresponded to a square of 30*40 m, or 1200 m^2 and included crop alleys and grass-strips in the tree rows. In each plot, lettuce, carrots and tomatoes were organically grown between tree rows in shallow beds measuring 2m*8 with five walking spaces of 30 cm. Each crop was separated by a grass strip, at the base of tree rows, measuring 25 m long by 1 meter wide. With the exception of tree management practices, each treatment was treated exactly the same, including the level of irrigation. Due to the large size of each plot needed to obtain realist conditions regarding microclimate, the treatments could not be replicated. We thus

rely on the gradient of shading in link with pruning treatment to be able to detect relevant effects on Carabidae and spiders (not only significant differences between treatments were considered but as well the ranking of the means according to the gradient). Each treatment is separated by a wheat strip.

2.2 Microclimate characterization

The average air temperature was obtained using four data logger sensors per treatment (Ibutton DS1923) at a timescale of 15 min. Sensors were placed in April 2015 and left until the end of September. In each treatment, sensors were placed above the soil (2 at 1m, 2 at 2 m) in the crops to measure the overall air temperature. Sensors were placed under a wood shelter, avoiding direct heating by sun.

The percentage of canopy openness was calculated using hemispherical photographs in three seasons: before leaves appeared in April, after leaves developed in July and in the late vegetative season in September. The images were analyzed with Gap Light Analyzer software (Cary Institute of Ecosystem Studies, 1999). For each treatment, mean canopy openness was calculated based on 12 images taken in 12 different locations prior to each sampling period in each AF treatment. Leaves were present on the trees at the two arthropod sampling dates. The photos were taken at a fixed height (1.75 m), to avoid crop shade. Leaves appeared in mid-April, after the first canopy openness assessment, so the calculated percentage of canopy openness at this period represented the shading due to branches only.

2.3 Sampling of arachnid and ground beetle species at the seasonal scale

Two sampling sessions were carried out in the drought period July and August, and two in September and October. Pitfall traps (8 cm diameter, 11 cm height) were filled with conservation liquid (30 g NaCl per liter of water) and left for one complete week on the 3rd of July, 08th of August, 10th of September and the 1st October 2015. In each treatment, five pitfalls traps separated by 5 m were placed in crops (tomatoes and lettuces) (Leather, 2005). In total 40 traps were monitored at each sampling session.

The spiders and carabid beetles caught were conserved in alcohol (70%) and then identified to the species level using a binocular microscope and identification keys for ground beetles (Coulon et al., 2012, 2011, Jeannel, 1942, 1941), and arachnids. The reference genitalias for French species were found at <http://arachno.piwigo.com/index.php> (Oger 2015), juveniles were identified using the site <https://araneae.unibe.ch/> (Nentwig et al. 2015). The species identified for each season were considered as reference species for daily activity experiments during which the main taxa were then identified with a low magnification lens or naked eye without conservation.

2.4 Sampling design for daily pattern of spider and carabid activity

In each treatment, two lines of five pitfall traps were placed in lettuce and tomato crops. All pitfall traps were spaced 5 m apart from each other in a row. Sampling design is shown in Figure 27. In total, 80 traps were monitored every day during the different sampling periods:

- For summer community activity the sampling started on the 13th of July for seven non-consecutive days and the hours of assessment were, from sunrise to sunset: 6, 10, 12, 18 and 22h. The individuals monitored at 6h were assigned to the night activity period.
- For early autumnal community activity, the sampling started on the 17th of September for 8 non-consecutive days and the hours of assessment were, from sunrise to sunset: 7, 10, 12, 18 and 21h. The individuals monitored at 7h were assigned to the night period of activity.

This pattern of sampling was carried out to separate day and night activity and also to separate days into different periods, as temperature increases during the day. Individuals caught during an interval were assigned to the corresponding periods: 6-10 h was AM, 10 h 14 h was Midday, 14h 18h was PM, 18h-22h was dusk and 22h 6h was night.

Immediately after visual identification, individuals were released 1 m away from the trap in the same habitat. Immediate identification to the species level was made when specific criteria could be observed with the naked eye or low magnification lens, on the basis of the species list established during the previous lethal sampling sessions. When determinant criteria could not be observed, individuals were assigned to an upper taxonomic class.

- For carabids, individuals from genera *Poecilus*, *Pterostichus*, *Pseudoophonus*, *Dolichus*, and *Cylindera* were identified at the species levels.
- For arachnids, distinction was made between Lycosidae, Gnaphosidae and other spider families. Distinction between *Pardosa* and *Trochosa* genera was made using general habitus, size and leg stripes.

2.5 Statistical analysis

Statistical analyses were performed using R software (v 3.1.2). Computed standard errors is provided by the symbol “±” in the text.

2.5.1 Microclimate data

Differences in canopy openness at each date were assessed with one-way ANOVA. Means values were computed using each photograph as an individual, after validation of homoscedasticity and normality of the residuals.

At each date, temperature differences between treatments by periods were assessed using mixed models with repeated-measures, considering sensors as random effects, and followed by HSD Tukey tests. Differences in global (overall treatment daily means) temperatures between July and September were assessed using a Kruskal-Wallis rank sum test.

2.5.2 Wet pitfall traps: spider and ground beetle communities

For the two periods separately (the July and August and September and October sessions were pooled), Principal Component Analyses were carried out on the complete dataset of ground beetles and arachnids together (Ground beetles: 30 species in early summer, 26 in late summer, arachnids: 60 species in early summer, 50 in late summer). A Between Class Analyses (R package *ade4*) with one explanatory variable (treatment) was applied to assess the differences between treatments regarding the composition of epigeal communities. The significance of the results was tested using a Monte-Carlo random permutation test.

Mixed models were used to test the significance of differences between treatments. Date and crop type were considered as fixed factors and pitfall traps as random factors.

Shannon and evenness diversity indices were computed for each season and treatment, separately for spiders and ground beetles, on the entire dataset.

2.5.3 Dry pitfall traps: daily activity patterns

Only the most abundant and easily recognizable species were assessed. To determine the daily pattern, we divided counts for each period and pitfall trap, by the total catches for this species that day in that trap. The aim of this transformation was to compare the percentage of activity by period to minimize the influence of differences in density between traps. Values were thus comprised between 0 and 1, and the sum of values for each pitfall trap in a day was 0 or 1. Pitfall

traps that remained devoid of one species during the entire day were removed from the activity analysis for this species.

To assess the effect of canopy treatments on daily activity patterns, we used mixed models with the proportion of activity set as the dependent variable, the treatment as the fixed variable and the pitfall traps as a random effect. Models were made for each period and day was included as fixed effect. The significance was assessed using the L ratio (Zuur, 2009). Normality of the residuals was visually checked, and data square root transformed if necessary. Seasonal intra treatment differences were assessed using mixed models in the same conditions but adding a new explanatory variable “season”. A Tukey HSD post-hoc test was then used to compute intra treatment comparisons. Global activity (averaging activity over all treatments) was also computed to compare seasonal global activity. The homogeneity of residuals was visually assessed at each time (Zuur, 2009).

3 RESULTS

3.1 Microclimate

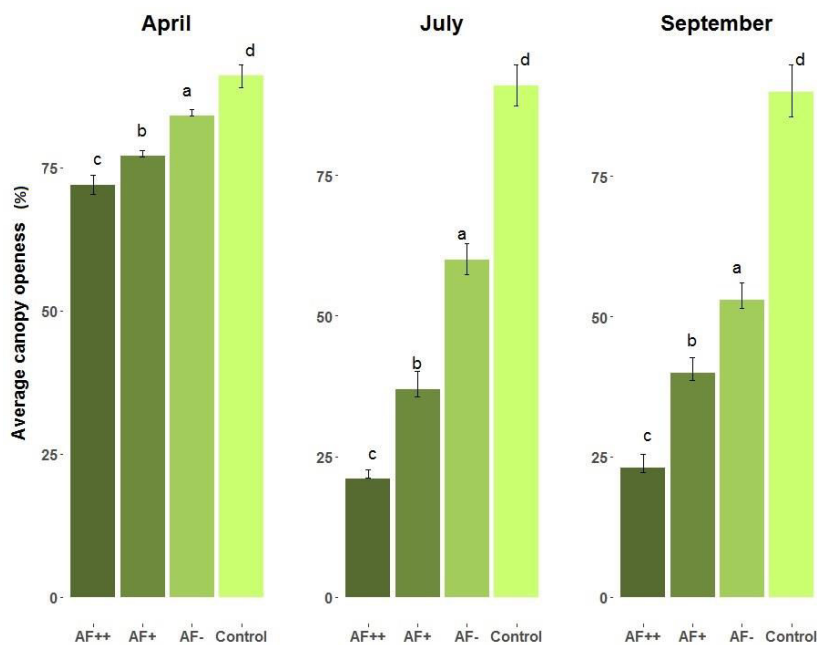


Figure 28. Percent canopy openness for each pruning treatment and control plot at three dates in 2015: April, July and September (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Different letters indicate significant differences after Tukey test comparisons within a date. Error bars represent standard error of the mean.

The pruning treatments had a significant positive effect on the percentage of canopy openness for each date and reflected the intensity of tree pruning or pollarding ($P < 0.001$; $F = 147.8$; $Df = 6$; Figure 28). Smaller differences occurred in April before leaves appeared than in July and September. In July, differences in canopy openness between treatments were correlated with the pruning intensity gradient (AF++ 21.9 %, AF+ 37.9%, AF- 60.1%, control 92 %). From July to September, canopy openness increased by 2 % in AF++ and AF+ and decreased by 7 % in AF-. Canopy openness was above 90 % in the control plot in all three seasons.

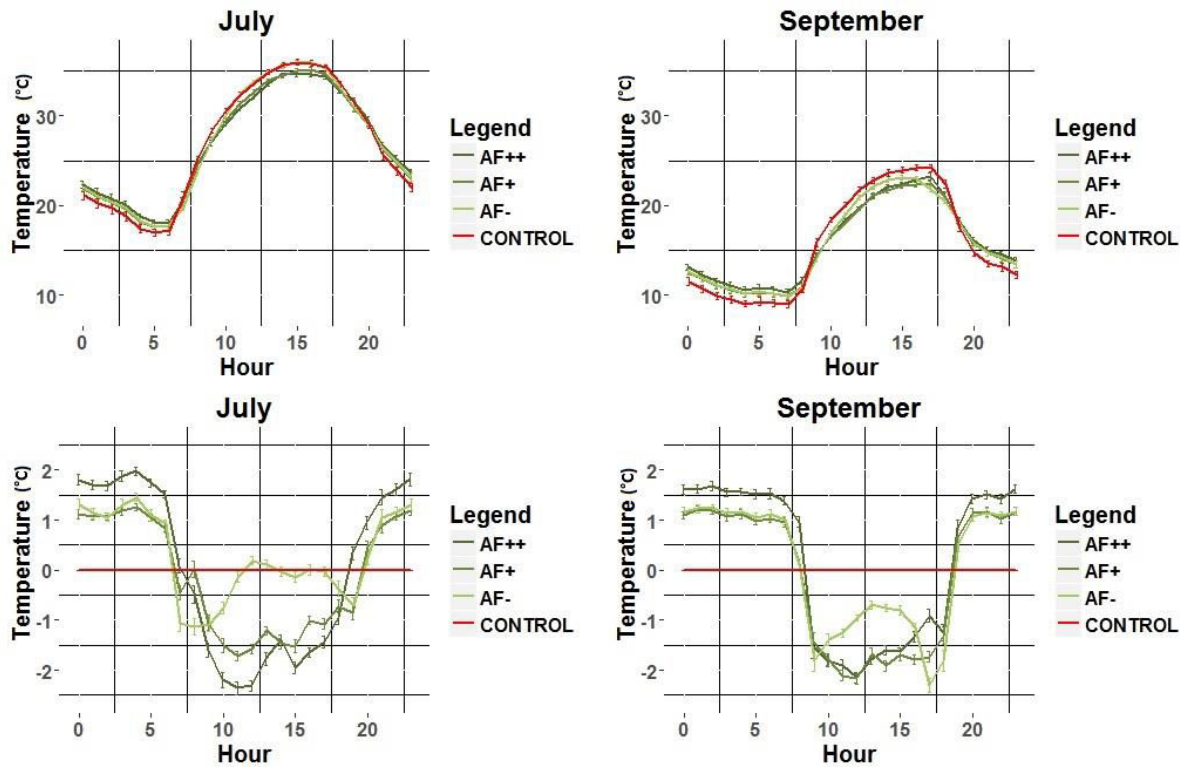


Figure 29. Average temperature (first row) and deviation from control treatment (second row) in July (left column) and September (right column) for the different treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Error bars represent standard errors.

Pruning treatments affected temperature at the hourly scale in both seasons (Figure 29). The biggest diurnal difference between treatments occurred between 10 AM and 14 PM in July, and between 14 and 18 PM in September (with mean values of 27.4°C and 15.89°C in July and September respectively). Significantly warmer temperatures were observed under trees (AF++, AF+, AF-) at night in both months (Table 3). Although the differences in temperatures in AF+ and AF- were not significant, the trend in average values correlated with increasing canopy openness and we observed an average difference of approximately 1°C between the control and AF++ in both seasons. The overall temperatures in July and September were significantly different (Kruskal-Wallis test, $df=1$, $P < 0.01$) with an average difference of 10.5°C.

Table 3. Average temperatures for each treatment and period for the two sampling sessions. Different letters indicate significant differences (Tukey HSD, $P < 0.05$). Comparisons were made between treatments for each season and period separately.

	July				F (Df=3)	P	September				F (Df=3)	P
	AF++	AF+	AF-	CONTROL			AF++	AF+	AF-	CONTROL		
AM 6h-10h	22.46 ^a	22.45 ^a	22.21 ^a	23.02 ^b	3.93	0.008	12.13 ^b	11.74 ^{ab}	11.62 ^a	11.89 ^{ab}	39.82	<0.001
Mid 10h-14h	31.49 ^a	31.96 ^b	32.84 ^c	32.94 ^c	47.64	<0.001	19.44 ^a	19.4 ^a	20.26 ^b	21.32 ^c	52.48	<0.001
PM 14h-18h	33.41 ^a	33.6 ^a	34.33 ^b	34.43 ^b	18.05	<0.001	22.63 ^b	22.21 ^a	22.73 ^b	24 ^c	23.57	<0.001
Dusk 18h-22h	28.33 ^c	27.78 ^b	27.78 ^b	27.43 ^a	3.42	0.01	18.55	18.36	18.14	18.2	0.86	0.45
Night 22h-6h	20.88 ^c	20.42 ^b	20.5 ^b	19.61 ^a	11.71	<0.001	12.38 ^c	11.92 ^b	11.97 ^b	10.82 ^a	31.27	<0.001

3.2 Carabid and arachnid communities and assessment of the dominant species in July

Table 4. Main ground beetle and arachnid species caught in July with lethal pitfall traps (80 traps) ranked by density-activity and computation of their diversity and evenness indices. The significance (p value) of the difference in the mean catches per pitfall trap between treatments is in the last column.

	Species	AF++	AF+	AF-	Control	Total catches	%	P	F (Df=3)
Ground beetles	<i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774)	74	79	101	93	347	72.74	0.39	0.99
	<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	1 ^a	3 ^a	8 ^a	32 ^b	44	9.22	0.01	8.96
	<i>Asaphidion curtum</i> (Heyden, 1870)	2 ^{ab}	12 ^a	2 ^{ab}	0 ^b	16	3.35	0.01	6.97
	<i>Cylindera germanica</i> (Linnaeus, 1758)	0 ^a	6 ^b	1 ^a	8 ^b	15	3.14	0.04	2.85
	<i>Poecilus kugelanni</i> (Panzer, 1797)	2	3	6	2	13	2.72	-	-
	<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1797)	1	1	1	1	4	0.83	-	-
	<i>Carabus violaceus</i> (Linnaeus, 1758)	3	0	0	0	3	0.62	-	-
	<i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783)	1	2	0	0	3	0.62	-	-
	<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	0	1	1	1	3	0.62	-	-
	<i>Pterostichus madidus</i> (Fabricius, 1775)	1	1	0	1	3	0.62	-	-
	Shannon index	0.78	1.30	0.89	1.25	Total : 477			
	Pielou evenness	0.12	0.18	0.14	0.20				
Arachnids	<i>Pardosa hortensis</i> (Thorell, 1872)	370 ^a	397 ^a	317 ^{ab}	276 ^b	1360	58.0	0.01	13.5
	<i>Pardosa sp.</i> (juveniles)	85	102	90	73	350	14.94	0.58	0.66
	<i>Phalangium sp.</i>	46	67	63	54	230	9.82	0.47	0.86
	<i>Trochosa sp.</i> (juveniles)	24	31	20	29	104	4.44	0.33	1.18
	<i>Pardosa proxima</i> (C.L. Koch, 1847)	12 ^{ab}	4 ^a	20 ^b	20 ^b	56	2.39	0.01	5.0
	<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider, 1834)	16 ^a	8 ^{ab}	11 ^{ab}	2 ^b	37	1.57	0.01	4.85
	<i>Agyneta rurestris</i> (C.L. Koch, 1847)	11	6	8	5	30	1.28	0.86	0.25
	<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer, 1778)	8	6	6	9	29	1.23	0.61	1.18
	<i>Zelotes sp.</i> (juveniles)	0	1	6	6	13	0.55	-	-
	<i>Dysdera erythrina</i> (Walckenaes, 1802)	3	5	1,00	2	11	0.46	-	-
	Shannon indice	1.53	1.41	1.59	1.76	Total : 2342			
	Pielou evenness	0.17	0.18	0.19	0.19				

In total, 477 carabids and 2,342 arachnids were caught over one week in July using wet pitfall traps. *Pseudoophonus rufipes* was the dominant ground beetle species, at 72.7 % of the total catch with 347 individuals. *Poecilus cupreus*, *Asaphidion curtum*, *Cylindera germanica*, and *Poecilus kugelanni* individuals represented 18.4 % of the total catches. Other species represented less than 10 % of the total catch (Table 4). Lycosid species dominated the arachnid community mainly *Pardosa hortensis* with 58% of total arachnid catches. *Pardosa sp.*, *Phalangium sp.*, *Trochosa sp.*, *Pardosa proxima* and *Erigone dentipalpis* represented 33.1 % of the catches. *Pardosa sp.* individuals were juvenile stages.

Pseudoophonus rufipes and *Pardosa hortensis* were selected for later daily-activity analyses because of their large dominance at the two studied periods.

3.3 Carabid and arachnid communities and assessment of the dominant species in September

Table 5. Main ground beetle and arachnid species caught in September with lethal pitfall traps (80 traps) and computation of their diversity and evenness indices. The significance (p value) of the differences in mean catches per pitfall trap between treatments is shown in the last column.

	Species	AF++	AF+	AF-	Control	Total catches	%	P	F (Df=3)
Ground beetles	<i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774)	12 ^a	54 ^b	44 ^{ab}	31 ^{ab}	141	63.51	0.03	3.01
	<i>Pterostichus madidus</i> (Fabricius, 1775)	15 ^a	0 ^b	4 ^{ab}	7 ^{ab}	26	11.71	0.03	3.07
	<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze, 1777)	2	2	1	6	11	4.95	-	-
	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	1	0	3	6	10	4.50	-	-
	<i>Carabus violaceus</i> (Fabricius, 1787)	3	2	2	0	7	3.15	-	-
	<i>Dolichus halensis</i> (Schaller, 1783)	0	1	4	0	5	2.25	-	-
	<i>Asaphidion curtum</i> (Heyden, 1870)	3	1	0	0	4	1.80	-	-
	<i>Poecilus kugelanni</i> (Panzer, 1797)	0	1	2	1	4	1.80	-	-
	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank, 1781)	2	0	1	1	4	1.80	-	-
	<i>Zabrus tenebrionides</i> (Goeze, 1777)	0	2	0	1	3	1.35	-	-
	Shannon index	1.92	1.25	1.41	1.47	Total:273			
	Pielou evenness	0.33	0.22	0.21	0.28				
Arachnids	<i>Pardosa sp.</i> (juveniles)	86	92	117	120	415	44.34	0.18	1.68
	<i>Phalangium sp.</i>	48	66	45	54	213	22.76	0.5	0.81
	<i>Trochosa sp.</i> (juveniles)	9	18	20	15	62	6.62	0.5	0.79
	<i>Zelotes sp.</i> (juveniles)	5 ^a	7 ^{ab}	22 ^{bc}	22 ^c	56	5.98	0.001	7.08
	<i>Zodarion italicum</i> (Canestrini, 1868)	11 ^{ab}	13 ^b	4 ^{ab}	1 ^a	29	3.10	0.01	3.97
	<i>Odiellus sp.</i>	5	4	7	13	29	3.10	0.27	1.32
	<i>Zelotes gallicus</i> (Simon, 1974)	1	10	6	7	24	2.56	0.11	2.14
	<i>Pardosa hortensis</i> (Thorell, 1872)	0	2	1	10	13	1.39	-	-
	<i>Zodarion sp.</i> (juveniles)	3	4	3	2	12	1.28	-	-
	<i>Haplodrassus sp.</i>	1	2	2	3	8	0.85	-	-
	Shannon index	2.06	2.11	1.86	2.11	Total:939			
	Pielou evenness	0.22	0.23	0.22	0.21				

317 carabids and 1,140 arachnids were caught during the sampling period. *P. rufipes* was the dominant carabid species, accounting for 63.4 % of the total catch with 175 individuals caught (Table 5). *Pterostichus madidus*, *Calathus fuscipes*, *Pterostichus melanarius* and *Asaphidion curtum* represented 26.5 % of the total catches. Other species represented only 10 % of the total catch.

Pardosa juveniles (43.5 % of total catches), *Phalangium sp.*, *Zelotes sp.* and *Trochosa* juveniles dominated the arachnid community.

3.4 Discriminant analysis

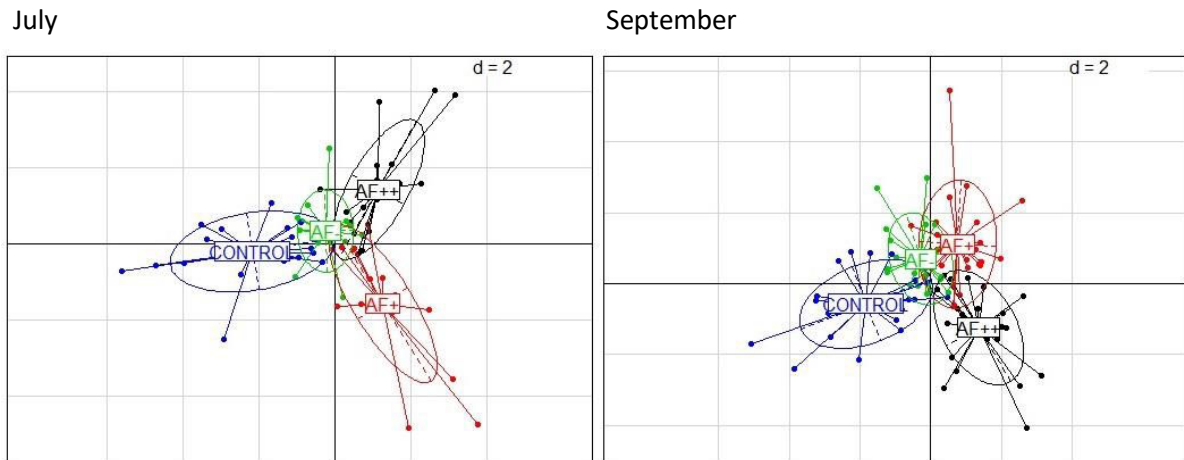


Figure 30. Between Class Analysis of spiders and ground beetle communities caught in July (left panel) and September (right panel). Percentage of variance represented by the first and second axes in July is 47.1 and 28.7, 46 and 28.9 in September.

In both seasons, AF++ opposed the control treatment along the first axis, while AF+ was opposite AF++ along the second axis. AF- took a central position in both seasons (Figure 30). A Monte-Carlo test of permutations ($n=100$) revealed that the canopy treatments had a significant effect on the actual projection ($P > 0.001$). In the PCA of data from September, the treatments were ordered along the second axis following canopy openness (Figure 30). Monte-Carlo permutation tests again revealed that the treatments had a significant effect on the actual projection ($P > 0.001$).

3.5 Weekly density-activity of the main taxa in July

Two thousand and fourteen arachnids (1,575 *Pardosa sp.*) and 598 carabids (497 *P. rufipes*) were caught during the summer daily activity sampling period using dry pitfall traps.

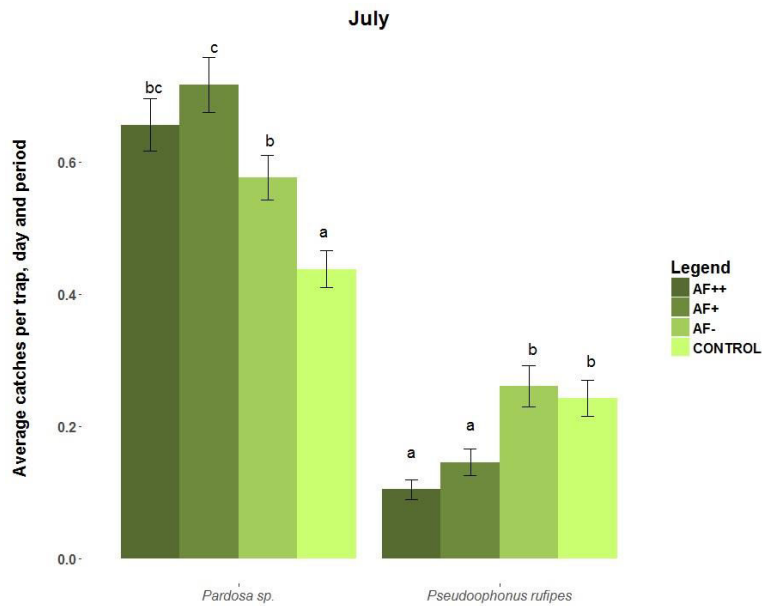


Figure 31. Mean (+SE) abundance-activity of the two main ground predators per day and per trap in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Letters indicate a significant difference ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Error bars represent standard error of the mean.

We observed that the pruning treatment had a significant effect on *Pardosa sp.* abundance ($F=40.02$, $Df=3$, $P < 0.001$), which was higher in AF++ (0.66 ± 0.04 per day and pitfall trap) and AF+ (0.71 ± 0.04) than in the control (0.44 ± 0.02) (Figure 31). In contrast, the main species of ground beetle *P. rufipes* had higher activity in the two most open treatments ($F=32.42$, $Df=3$, $P < 0.001$). *P. rufipes* (497 catches) was significantly less abundant ($\text{ind. day}^{-1} \text{ trap}^{-1}$) in AF+ (0.12 ± 0.01) and AF++ (0.08 ± 0.01) plots than in AF- (0.22 ± 0.02) and the control (0.21 ± 0.02) (Figure 31).

3.6 Weekly activity-density of the dominant taxa in September.

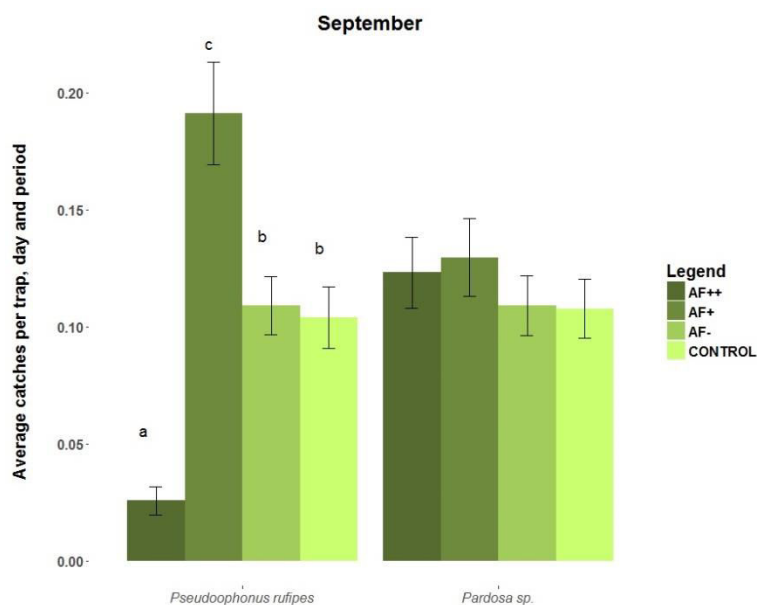


Figure 32. Mean (+SE) abundance-activity of the two main ground predators per day and per trap in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Letters indicate a significant difference ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Error bars represent standard error of the mean.

P. rufipes (335 individuals) had a significantly ($F=95.0$, $df=3$, $P < 0.001$) higher daily activity density in AF+ (0.20 ± 0.02) than in the control (0.10 ± 0.01) and AF- (0.11 ± 0.01), and there was no difference between AF- and control (Figure 32). Activity was lower in AF++ than in all other treatments.

No difference in activity between treatments was found for juvenile *Pardosa sp.* ($F=0.38$, $df=3$, $P=0.76$) in this season (366 individuals), (AF++: 0.11 ± 0.01 , AF+: 0.12 ± 0.01 , Control: 0.10 ± 0.01 , AF-: 0.10 ± 0.01) (Figure 32).

3.7 Daily activity patterns

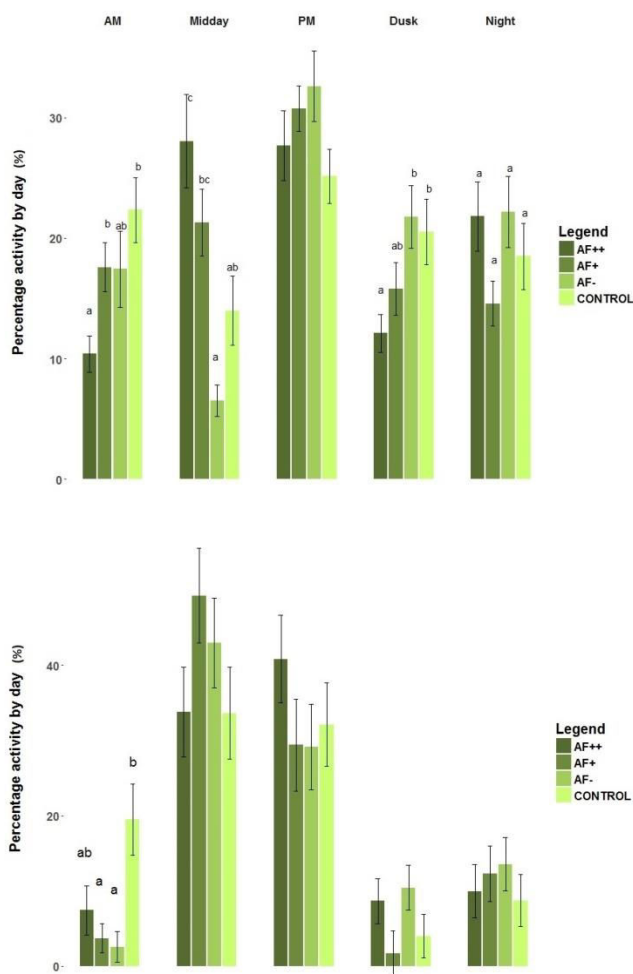


Figure 33. Percentage of activity throughout the day for the wolf spider *Pardosa sp.* during the daily sampling experiment in July (top) and September (bottom). Error bars show the standard error, different letters indicate a significant difference between values ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Values were compared between the two seasons.

In July, *Pardosa sp.* showed a marked diurnal activity pattern in all the treatments, with more than 62 % of its activity from AM to late PM (6h-18h) (Figure 33). Activity was significantly higher ($F=5.72$, $df=12$, $P < 0.001$) as a function of canopy openness in the early morning (6h-10h) with 22 % of activity in the control compared to 10 % in AF++ ($P = 0.001$). The opposite trend was observed for the midday periods (10h-14h), with significantly higher activity in AF++ (28%)

compared to AF- (6.4%) and the control (13.9%) (Figure 33). At dusk, activity was then significantly lower in AF++ (12%) compared to AF- (21.5%) and the control (20.1%).

In September, we no longer observed significant differences between treatments at any period except the morning period ($F=1.92$, $df=12$, $P=0.026$), with higher activity in the control (19.6 %) than in AF- (2.8 %) and AF+ (4.7 %).

Pardosa sp. showed a significant ($F=3.22$, $df=12$, $P < 0.001$) increased activity at midday in all treatments (AF+: + 28%; AF-: +37.3% ; control: +19.7%, $P < 0.05$), except in AF++ (+ 6%), compared to July. Overall activity between 6 AM to 6 PM was approximately 83.2 %.

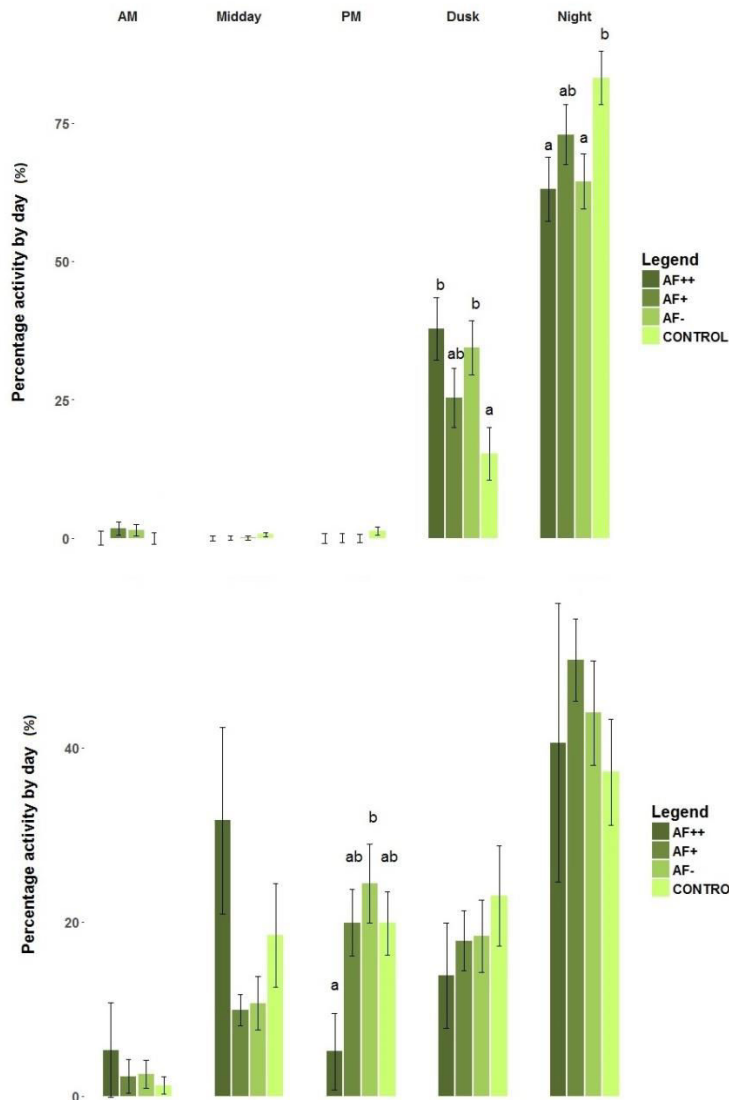


Figure 34. Percentage activity throughout the day for the Carabidae *Pseudoophonus rufipes* during the daily sampling experiment in July (Top) and September (Bottom). Error bars show the standard error, different letters indicate significant differences between values ($P < 0.05$, Tukey HSD contrasts method). Values were compared between the two seasons. Error bars represent standard error of the mean.

In July, *P. rufipes* was mainly active (averaged activity for overall treatments) at dusk ($25.1\% \pm 2.5$) and during the night ($73.5\% \pm 2.5$), with a significantly ($F=5.99$, $df=12$, $P < 0.001$) higher activity at night in the control ($83.1\% \pm 4.7$) than in AF++ ($63\% \pm 5.8$) and AF- ($64.4\% \pm 5.0$) ($P < 0.05$) (Figure 34).

In September, *P. rufipes* was more active during the day (AM: 2.54 %, Midday: 15.0 %, PM: 20.6 %), with less activity at dusk (18.54%) and high activity during the night (43.29 %). However, no difference between treatments was found for any period (Figure 34). Overall daily activity increased by 36.4 % from July to September (AM, mid and PM periods). Night activity significantly decreased ($F=3.1$, $df=12$, $P<0.001$) in all treatments (-46 % in control, - 24% in AF-, -27 % in AF+ and -23 % in AF++; $P < 0.05$).

4 DISCUSSION

4.1 Limits

It is technically difficult to set up multiple similar agroforestry sites especially because of the low number of commercial agroforestry systems with aged trees in Europe, and this limits the possibility of making a more general analysis. In particular, study of microclimate requires large enough blocks, as a single tree could not constitute a large enough sample unit.

In contrast, replicated block experiments can lead to more accurate control over explanatory variables but would not have allowed similar and good commercial conditions (the farmer could not care of larger areas). Generating a gradient of canopy openness at a common commercial size was the best compromise between farmer practices and research needs to compensate for non-replicated plots.

Recapture of individuals could have occurred, but we assume it was limited as recapture rate is generally low even with longer sampling experiment. For example between it was comprised between 7 and 16% for 3385 individuals caught in 46 days in agricultural context for a medium sized ground beetle species (Joyce et al., 1999).

4.2 Microclimate treatment effect

In this study, we showed that agroforestry, under a warm and dry Mediterranean climate can clearly modify air temperature during summer and at the beginning of autumn. The magnitude of these changes was clearly linked to pruning practices, and thus canopy openness.

4.3 Effect of canopy management at the community level

We found that the different agroforestry treatments had a significant effect on ground beetle and arachnid communities. The discriminant analysis showed that the structure (relative species density-activity) correlated with canopy treatment and that the divergence appears to be related to the intensity of the pruning regime. These results agree with findings from forestry context, which showed the strong influence of clear cutting over activity-density (Magura et al., 2015; Sklodowski, 2008), in particular on forest specialist species.

Our biodiversity assessment showed, however, that the most common species in the agricultural landscape, often opportunistic and ubiquitous species, were also present in this mature agroforestry system. *P. rufipes*, *Poecilus cupreus*, *Calathus fuscipes*, *Harpalus distinguendus*, *Harpalus tardus*, *Dolichus halensis*, *Pterostichus madidus* and *Pterostichus melanarius* are commonly found in arable crops, with some preference for winter wheat or root crops depending on the species (J. M. Holland and Luff, 2000; Thiele, 1977). Dominant arachnid species such as *Pardosa hortensis* (Samu, 1993), *Trochosa ruricola* (Pfiffner et al., 2009), *Erigone dentipalpis*, *Agyneta rurestris* (Blandenier and Fürst, 1998; Thorbek et al., 2003) are also commonly found in commercial crops. Several biotic and abiotic factors have an impact on ground beetle species distribution. Agriculture profoundly modifies the environment and it is thus not surprising that common agricultural species dominated the ground beetle community in our studied plots. Specific effects of hybrid walnut trees remain unknown, but some studies underlined the effect of plantations on ground beetle communities. Results from Allegro and Sciaky (2003) showed that

ubiquitous steppic species such as *P. rufipes* or *Poecilus cupreus* regress in old poplar plantation communities and are supplanted by larger species such as *Abax continuus*, *Carabus coriaceus* or *Carabus granulatus*, potentially due to an affinity for more humid conditions. Litter and especially presence of coarse woody debris also seems to favor ground beetle diversity in forest stands (Negro et al., 2014).

Regarding the ground beetle community, we showed that agroforestry systems are characterized by the presence of ubiquitous species (such as *P. rufipes*, *P. melanarius* and *P. madidus*) and more specialized forest species, such as *Carabus violaceus* (Turin et al., 2003).

4.4 Effect of pruning treatment on the dominant ground beetle species

Pseudoophonus rufipes and the arachnid *Pardosa hortensis*.

The two main predatory arthropods had very distinct reactions face to climate extremes. In July, the ground beetle *P. rufipes* exhibited differences between treatments, with an overall activity-density significantly lower in the AF++ and AF+ plots than in the AF- and control plot. These differences changed in September without being organized following the canopy openness gradient, maybe due to the less important effect of extreme temperatures.

Circadian rhythm of this mostly nocturnal species was lightly affected by pruning management. A recent report from Berthe et al. (2015), showed that *P. rufipes* activity-density increased in warmer conditions (+2°C). In our study *P. rufipes* showed preference for conditions with the coldest temperatures during its activity period (night), and warmest temperatures during its resting period (day). Nocturnal higher activity-density in the more opened treatments could suggest a potential preference for the optimal temperature face to climate extreme in July, as these differences disappeared in September.

Absence of clear pattern between treatments suggests that this species weekly activity-density was affected by non-monitored parameters, which could explain differences between treatments at the two seasons. Numerous factors other than temperature are also affected by tree presence, such as weed composition (D. Batish, 2008) and then food resources. This granivorous species was already shown to have preferences for particular seeds, which can compose a large part of his diet (Petit et al., 2014).

This species can be found in most countries in Europe, southern Russia, northern China, Afghanistan, Iran and Morocco (Ghahari et al., 2010) as well as in several different European agricultural landscapes (Allegro and Sciaky, 2003; Kromp, 1999). This indicates a great ability to adapt to varied environmental conditions, and especially face to soil perturbation such as tillage (Miñarro and Dapena, 2003).

In contrast to the ground beetle *P. rufipes*, in July the diurnal wolf spider *P. hortensis* was more abundant in the agroforestry plots compared to the control. Moreover, we saw strong differences in circadian rhythms between the treatments, with reduced activity around midday in control and strong pruned treatments, while the opposite occurred in September. Close species such as *P. amentata* are more active during the morning than afternoon on warm sunny days to avoid “very warm” temperature, associated with a reduced activity (Edgar, 1969). We observed more activity in the control than in the three agroforestry plots at this specific period in July, for *P. hortensis*. Krumpalova and Tuf (2013) showed that for three *Pardosa* species (*P. lugubris*, *P. amentata* and *P. prativaga*), peak activity happened 3 hours earlier in clear cut, compared to forest. The higher midday activity in AF++ and AF+ could be explained by tree morphology: in these treatments, tree crowns overlapped, shading the soil homogeneously, while the stronger pruning in AF- allowed stronger heating of some parts of the ground at midday. Ground temperature at this period might have been too warm and prevented arachnids activity. In our study, activity was high between 14:00 and 18:00 in all treatments despite warm air temperatures (above 33.9°C), but ground shading by trees could have strongly change during this time lapse. Additional sampling points during this period could have helped to see if activity is homogeneous during this sampling time,

or condensed in late PM, especially in open habitats. Indirect effect of prey availability could also be involved in circadian rhythm differences. The average total catch was significantly greater in agroforestry treatments, which may increase *P. hortensis* predation activity.

These results show that the impact of trees on ground fauna depends on the general climate and on species specific traits. It is often claimed that agroforestry is a way to buffer climate extremes (Lasco et al., 2014; Lin, 2007). An interesting aspect of the “buffer” effect of agroforestry is that during warm climatic episodes, higher temperatures can be found during the night under trees compared to open fields. Depending on species life traits and strategies, this microclimate effects are likely to enhance or reduce activity-density and activity. Depending on the local context, including the geographic area, crops and prey pests, the effect of the microclimate on plant health remains difficult to predict. This experiment shows how agroforestry is likely to modulate activity-density of ground dwelling arthropods, and then arthropods community. Pruning management appears to be a lever to manage functional biodiversity, and therefore pest control.

5 CONCLUSIONS

In this study, we demonstrated the potential effect of trees on air temperature in temperate agroforestry crops with mature trees. We also showed how canopy management can limit the intensity of these effects. Temperatures under the canopies were cooler during the day and warmer at night. At our study site, the same major species were found across the treatments but the arachnid and ground beetle community structure changed depending on canopy openness, suggesting a varying affinity of different species for the treatments. This was highlighted by the daily activity assessment, which found contrasting trends in July for the two more abundant carabids and the arachnids *P. rufipes* and *P. hortensis*. *P. rufipes* was more abundant in the control and AF- treatments whereas *P. hortensis* showed the opposite distribution. Secondly, we showed that activity of these species within a day could differ depending on the percentage of canopy openness, especially in July. A combination of different abundance levels with optimum microclimates for maximum activity, could result in differences in terms of pest regulation (Weber et al., 2008). Consumption of pests by ground predators is not the only factor acting in conservation biocontrol, but our results showed continuous activity during the day for the wolf spider *P. hortensis*, whereas it decreased in adverse climatic conditions. The changes to the microclimate due to mature trees in agroforestry systems appear to influence beneficial arthropods through various drivers, and further studies should focus on potential predation and pest biocontrol in agroforestry systems.

6 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the foundations Fondation de France, Terra Symbiosis and Fondation Picard who financially supported the ARBRATATOUILLE project. We wish to express considerable thanks to Virginie and Denis Florès who actively participated in the project and gave us permission to work on their farm.

Compléments

En parallèle des suivis journaliers opérés, un suivi par marquage-capture-recapture a été testé. L'objectif de ces manipulations était notamment de contrôler le taux de recapture et d'établir la mobilité potentielle des individus au sein ou entre les traitements.

En effet, les individus capturés étaient relâchés à proximité des pièges, ce qui aurait pu accroître leur chance de recapture. Afin d'obtenir des informations fiables notamment sur la vitesse de déplacement journalière, un code unique par individu était défini.

La littérature fait état de plusieurs techniques de marquage existantes, qui ont été testées avant la mise en place de l'expérimentation. Une technique couramment utilisée est le marquage par abrasion des élytres (Winder, 2004), notamment à l'aide d'outils rotatifs. Cette méthode fonctionne pour les individus possédant des élytres suffisamment durs telles que les *Pterostichus*, mais il a été impossible de marquer efficacement les *Pseudaophonus rufipes*, dont les élytres conservent une certaine souplesse. Ce type de marquage nécessite également une manutention importante, car il faut immobiliser l'individu, l'identifier et enregistrer son code avant de le relâcher. De plus, cette méthode est difficilement compatible avec le relevé des pièges, qui requiert d'être exécuté rapidement afin de respecter les délais de relevés.

D'autres techniques ont été explorées, notamment le marquage avec des feutres indélébiles (type POSCA), du vernis et du blanc correcteur liquide. Plus de 600 Carabidae ont finalement été marqués au blanc correcteur en Juillet, avec un numéro d'identification (Figure 35). Seuls 5 individus ont été recapturés jusqu'à la fin de l'expérimentation, ce qui a découragé la poursuite des suivis, le taux de recapture étant trop faible. Un marquage simple par modalité a également été réalisé sur les Opilions, et le taux de recapture a été plus important, avec 5% des effectifs recapturés. Les carabidés qui ont pu être recapturés l'ont tous été dans leurs modalités initiales, dans les trois jours après le marquage (uniquement des *Poecilus* spp.) tandis que les Opilions ont été retrouvés dans des modalités différentes, avec des déplacements notamment du témoin vers les modalités AF++ et AF+ indiquant une possible forte mobilité de cette espèce (*Phalangium opilio*).

Les taux faibles de recapture pour les Carabidae peuvent s'expliquer par un nombre limité de pots pièges, et le temps d'étude relativement court des suivis journaliers (10 jours). Ce type d'étude doit être envisagée sur un temps plus long, ce qui pourrait augmenter la probabilité de recapture des individus. En outre la technique n'était pas adéquate pour un suivi long car les marques s'effacent rapidement (une semaine), ce qui peut contribuer à limiter l'efficacité du marquage, notamment sur *Pseudaophonus rufipes* qui a été trouvé dans le sol à de nombreuses reprises durant l'été.



Figure 35. Essai de marquage sur *Poecilus cupreus* sur le terrain, en juillet 2015.

En collaboration avec Jérôme Casas (IRBI, Université de Tours) dans le cadre du projet AGROECO, des tests de suivis de *Carabus violaceus* et *Carabus coriaceus* à l'aide d'un radar harmonique ont également été réalisés³. Ce système fonctionne à l'aide de diodes d'une taille réduite (3 mm), ayant le rôle d'antenne, et d'un radar initialement conçu pour les secours en cas d'avalanche (système RECCO). La principale limite déjà avancé par O'Neal et al. (2004) rencontrée sur le terrain, est la gêne que constituent les antennes pour les carabes, qui se retrouvent coincés dans la végétation. A cause de ce biais, les résultats de ces suivis n'ont pas été poursuivis, les carabes étant rapidement bloqués dans leurs mouvements.

³ Ces suivis ont notamment été mis en œuvre par Julien Larivière durant un stage de première année de master *Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité*, entre mars et août 2016.

CHAPITRE 3. INFLUENCE DU POTENTIEL DE PREDATION DES PREDATEURS GENERALISTES PAR LA GESTION DE LA CANOPEE EN SYSTEME AGROFORESTIER.

Les chapitres précédents montrent que la diversité fonctionnelle des Carabidae change en fonction de l'ouverture de la canopée, et que l'activité-densité des espèces dominantes est également différente entre les traitements. Le second chapitre illustre l'impact de la canopée sur les activités journalières de deux prédateurs généralistes, un Arachnidae et un Carabidae, entraînant des modifications notamment en été. Or, l'abondance et l'activité journalière de chaque espèce peut jouer un rôle important dans la prédation des ravageurs (Weber et al., 2008).

Les chapitres précédents montrent que durant la période où les arbres portent leurs feuilles, la température de l'air est modifiée par le couvert arboré, avec un refroidissement moins rapide en soirée que dans le témoin. Or, la température est un paramètre qui influence la prédation à différents niveaux. Les arthropodes étant des organismes à sang froid, leur métabolisme dépend de la température externe. La température influence par exemple le temps de préhension des proies, le temps de digestion mais également les besoins en ressource alimentaire (Lang et al., 2012; Sentis et al., 2013). Des études sur les carabes montrent par exemple que leurs consommation de graines d'adventices peut augmenter avec la température en condition contrôlée (Saska et al., 2010).

Le potentiel de prédation est une mesure de la pression qu'un prédateur ou une communauté de prédateurs peut exercer sur une ou plusieurs proies (Lövei et Ferrante, 2017). L'utilisation de proies sentinelles peut permettre de quantifier cette pression et d'identifier les prédateurs impliqués au moyen de caméra par exemple (Frank et al., 2007).

L'objectif de ce chapitre était donc de tester le potentiel de prédation des communautés en fonction du traitement. Le modèle choisi initialement était de très jeunes limaces, qui ont été remplacées par des larves de Lépidoptère pour des raisons qui sont discutées à la suite de l'article. Les larves de *Cydia pomonella* ont été utilisées comme modèles de ravageurs, car de nombreux Lépidoptères peuvent s'attaquer aux cultures maraichères (Eigenbrode and Trumble, 1994; Greenberg et al., 2001). Deux périodes de l'été 2016 ont été ciblées, en juin et août, qui peuvent correspondre à des périodes d'activité de larves de lépidoptères. Les proies ont été exposées à la tombée du jour, qui correspond au moment où les larves peuvent quitter la végétation pour se réfugier au sol.

L'hypothèse principale à tester était donc la suivante :

L'agroforesterie peut modifier le potentiel de prédation des prédateurs des communautés de prédateurs généralistes.

Agroforestry impacts nocturnal predation potential of ground beetles and Opiliones in a vegetable organic alley cropping temperate system.

Ambroise Martin-Chave^{a*}. Camille Béral^a. Yvan Capowiez^b

^a Agroof, 9 Plan de Brie, 30140 Anduze, France

^b INRA, UR EMMAH, Agroparc, Domaine Saint Paul, 228 route de l'Aérodrome, Avignon, France

* Corresponding author. Tel.: +33 (0)4.66.56.85.47. E-mail address: martin-chave@agroof.net

ABSTRACT

Organic vegetable cropping sustainability rely on ecosystem services such as biocontrol. Vegetable agroforestry can combine perennial woody crops and non-woody crops which could alter ground predators activity-density and predation potential. We used living sentinel preys (*Cydia pomonella*) to assess predation potential in function of three levels of canopy openness in an agroforestry system combining lettuce crops and grassy strips in June and August 2006. Ground beetles and arachnids were sampled throughout the year and we analyzed summer data conjointly to assess potential difference in activity-density of major predators between treatments. We found significantly higher predation potential in June in all agroforestry treatments compared to control while in August no difference was detected. Ground beetles and Opiliones were the major predators involved in observed predation events at both sampling period. Differences in predation potential in June (-35% in control compared to agroforestry treatments) could be due to differences in *Pterostichus madidus* and Opiliones activity-density and could have been reinforced by warmer temperature under trees compared to control plot.

1 INTRODUCTION

Conservation biocontrol aim at enhancing pest populations control by natural enemies and is one of identified lever to reach sustainable production, even more in organic production (Simon et al., 2014). Agroforestry systems consists in growing trees with crops or animals within a same cropping unit, which can bring both economic and environmental benefits such as carbon storage, soil fertility, reduction of soil erosion or increase of biodiversity (Bhagwat et al., 2008; Eichhorn et al., 2006; Malézieux et al., 2009).

In tropical agroecosystem, agroforestry has been showed to interact with prey and predators communities (Harterreiten-Souza et al., 2014) or fruits infestation in cocoa (Babin et al., 2010) and coffee plantations (Mariño et al., 2016). Several mechanisms can be involved to explain these alterations of the prey-predators interaction in agroforestry systems, but few studies concerned temperate agroforestry.

Agroforestry and especially alley-cropping imply a perennial presence of numerous grassy strips because machinery work is prevented on the tree line, which remain thus non-cultivated . Simon et al. (2010) reviewed the advantages of perennial habitats (mostly orchards) in increasing biocontrol compared to annual crops. Grassy strips can enhance aphid biocontrol in increasing predatory arthropods activity-density into crops (Collins et al., 2002), even if this role is discussed by (Holland et al., 2008) who found neutral effect of field margin on aphid predation, because flying predators could be less dependent of field margin. A study conducted in South France in walnut tree-cereals agroforestry system also found no difference in parasitoid communities and aphid parasitism compared to control plot (Smits et al., 2012).

Developed trees can modify predators communities in tropical agroforestry context (Harterreiten-Souza et al., 2014). Trees can affect biocontrol in a direct way, for example in providing food resources for parasitosis wasp, leading to increase of parasitoid richness and abundance (Ferracini et al., 2018). Mature trees can modify microclimates (Chen et al., 1999; Morecroft et al., 1998) and this turn can affect ground arthropods communities, and predators daily activity (Tuf et al., 2012) which is an important parameter for pest biocontrol (Weber et al., 2008). Some authors also argued that increased diversity in agroforestry systems could lead to higher insects diversity and lower in pests abundances compared to single crops (Stamps and Linit, 1997). Pests control is however not systematically positively linked with increased predator diversity (Straub et al., 2008) but depend on specific interactions, such as the presence of alternative food resource or intraguild interactions (Snyder and Ives, 2001; Straub et al., 2008; Symondson et al., 2006) and species functional features such as size (Ayre, 2001; Chang and Snyder, 2004) or diet preferences (Petit et al., 2014).

Correlative analysis of prey-predators population dynamics is frequently used to assess predators impacts on crop pest (Halaj and Wise, 2001; W. O. Symondson et al., 2002), but due to the complex interactions potentially acting in biocontrol, more direct observations can be useful to understand predation processes. Sentinel preys technics can serve this purpose, despite some biases exist as reviewed by Lövei and Ferrante (2017), such as non-natural prey distribution or prey immobilization. They can however give quantification of predation intensity and allow to compare predation pressure in different habitat.

In this experimental study, we investigated the potential impact of agroforestry on ground beetles and arachnids nocturnal predation of Lepidoptera sentinel prey. Several Lepidoptera species are involved in vegetable crop losses, including polyphagous Noctuidae (Greenberg et al., 2001), Pieridae and Plutellidae (Eigenbrode and Trumble, 1994). Lepidoptera at the larval stage can be preyed by several species of generalist feeders such as arachnids and ground beetles (Mathews et

al., 2004; Thiele, 1977). Our objective was to determine if agroforestry predation potential could differ from unshaded crop. We made field experiment in two months and investigated the effects of canopy management on prey removal both in grassy strips and lettuces crops.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Site

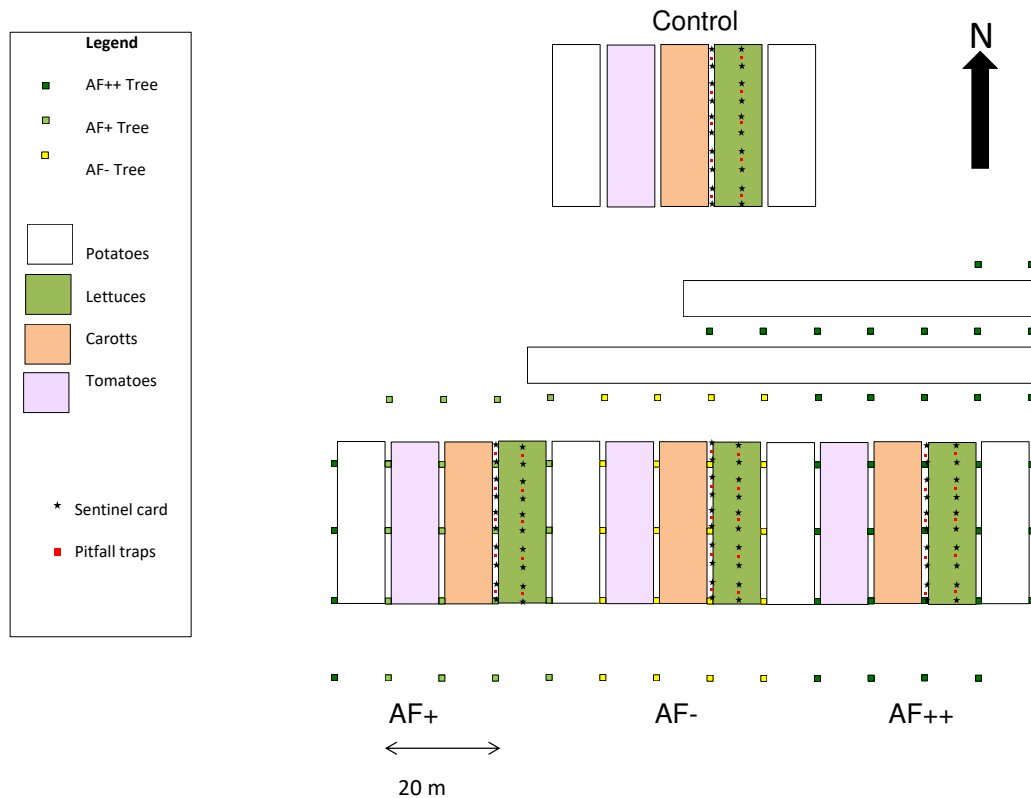


Figure 36. Treatments disposition and sampling design for pitfall traps and sentinel card disposition.

The study was conducted in an agroforestry system which is part of an 11-ha commercial organic vegetable farm (located in south-eastern France) and 0.4 ha in the farm was dedicated to the experiments. Three treatments of 750 m² each were designed in the hybrid walnut agroforestry part. Trees were planted in 1996 and were on average 17 m wide prior of the experiments, spaced 10 m apart, alley crops orientation were North-South. The three agroforestry treatments occurred in 2015 and consisted in pruning crowns, following different intensity: pollarding (AF-), strong-pruning (AF+) and light-pruning (AF++). The branch volume (m³) removed by tree in each treatment was: 0.015 (AF++), 0.084 (AF+) and 0.3 (AF-). Smaller branches under 7 cm were chipped using mechanical grinder, gave a volume per treatment of 0.055, 0.275 and 0.48 for AF++, AF+ and AF- respectively in m³. The aim of this operation was to allow treatments to have different canopy openness and then modulated air temperature.

Each treatment was composed of three alley crops of 25 m long and 8 large, grass strips were 1 meter large (50 cm both side of the trunks). Lettuces, tomatoes and carrots were grown alone each in an alley crops, treatments were separated from each other by an alley crops cultivated

with potatoes. A control plot was designed in the same conditions but without trees 20 meters north of the agroforestry treatments (Figure 36).

Soil work in 2016 consisted on superficial work on topsoil (5 cm depth), weeds were manually managed plus controlled using rameal chipped wood in a 3cm layer. No insecticide was used during the growing season, grassy strips were mowed manually in June and August prior to exposition experiments to limit seeds spreading and grass height at 20 cm.

2.2 Microclimate characterization

Air temperature was monitored at 2m and 1m above the soil in each treatment, every 10 minutes using 3 data loggers sheltered under wood roof from rain and direct sun heating. The percent of canopy openness was measured using hemispherical photographs after that leaves appeared in late April. Then images (12 per treatment) were analyzed with the Gap Light Analyzer software (Cary Institute of Ecosystem Studies, 1999), and differences in average percentage canopy openness between treatments were assessed using ANOVA and Tukey HSD post-hoc test.

2.3 Assessment of ground beetle communities

Ground beetles and arachnid communities were monitored using 5 pitfall traps in grassy strips and lettuces, left open one week every three weeks in each system. Pitfall traps were filled with salted water as conservative (30 g NaCl.L^{-1}), dimension of traps was 11cm depth and 8 cm of diameter. They were located in a row in each sampling habitat, spaced apart 5 meters from each other (Leather, 2005), resulting in 40 pitfalls traps per session in function. At each sampling session, pitfall traps were brought to laboratory then arthropods were sorted and stocked in alcohol (70 %).

Identifications of ground beetles and arachnids were made using a binocular microscope and references identification keys for French fauna (Coulon et al., 2012, 2011, Jeannel, 1942, 1941). Arachnids were identified on the base of genitalias which were found online at <https://araneae.unibe.ch/> (Nentwig et al. 2015) and <http://arachno.piwigo.com/index.php> (Oger 2015).

We focused on four sampling sessions, which occurred in June, early July and August to assess potential difference in activity-density between treatments when sentinel preys experiments occurred. We also used results of other sampling dates to present identified predatory species phenology through the year.

2.4 Preys dispositions

We used last instar of *Cydia pomonella*, captured in 2016 using shelter traps under trunks from one organic orchard located in Southern France. Larvae were at last instar prior to adult molting and sized around 1 cm, which correspond to young instar size of lepidopteran pests.

At each session, we exposed 10 larvae in lettuces and 10 larvae in grassy strips in each treatment, using thin pins to block preys. Preys were spatially disposed every 2 meters in crops. One piece of Colored paper (2*2 cm, blue) was disposed under each prey for better visualization. No enclosure was used, 720 sentinel preys were used in total.

Nine sessions occurred during summer 2016, 4 during early June, and 5 in august. Dates are the following: 9, 13, 14 and 16 of June 2016, 6, 16, 17, 24 and 25 of August 2016. We choose days exempt of wind, rains and clouds for all sentinel prey sessions to minimize climatic variations.

Prey were disposed after sunset, at 21h10 in June and July, and 21h30 in August. State of preys were visually checked every 20 minutes. Arthropods found near (20 cm) or those eating preys

were visually identified with maximum precision, without handling, and recorded distinctly. Disappeared preys were considered dead as it was unlikely that they escaped alive from the pins.

The number of attacked prey by predators in each treatment or crop was analyzed using a generalized linear mixed model (GLMM). Treatment, habitat (crops vs grassy strips) and passages (factor) were regarded as fixed factors, identity of each prey was used as random factor. We used Tukey HSD post-hoc test to assess significance of differences between treatments and habitat.

3 RESULTS

3.1 Microclimate

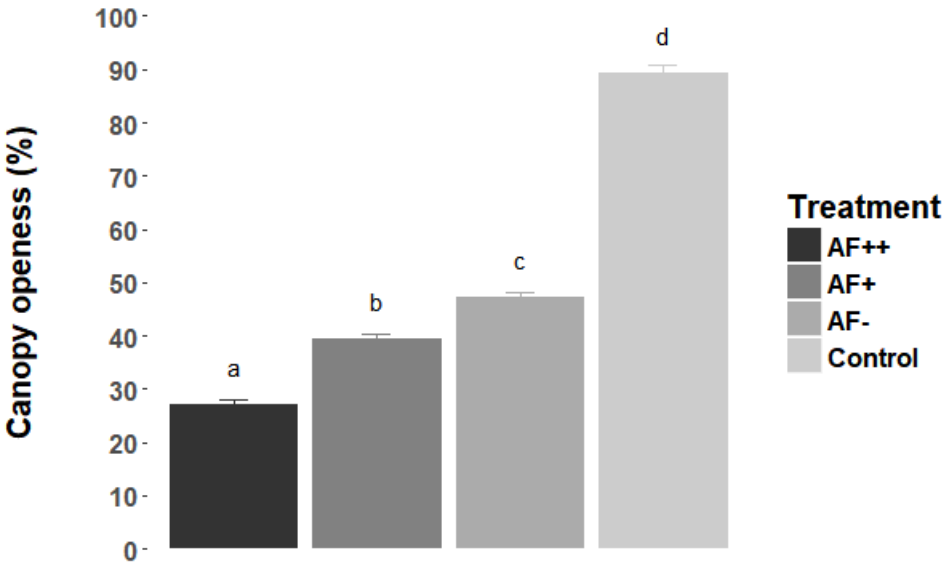


Figure 37. Average canopy openness in July 2016. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD, P < 0.05).

Canopy openness was highly significantly affected by canopy treatments (ANOVA, $F=1958$, $P < 0.0001$), with lower values found in AF++ with 27.2 % compared to 39.4 and 47.2 % in AF+ and AF- respectively (Figure 37).

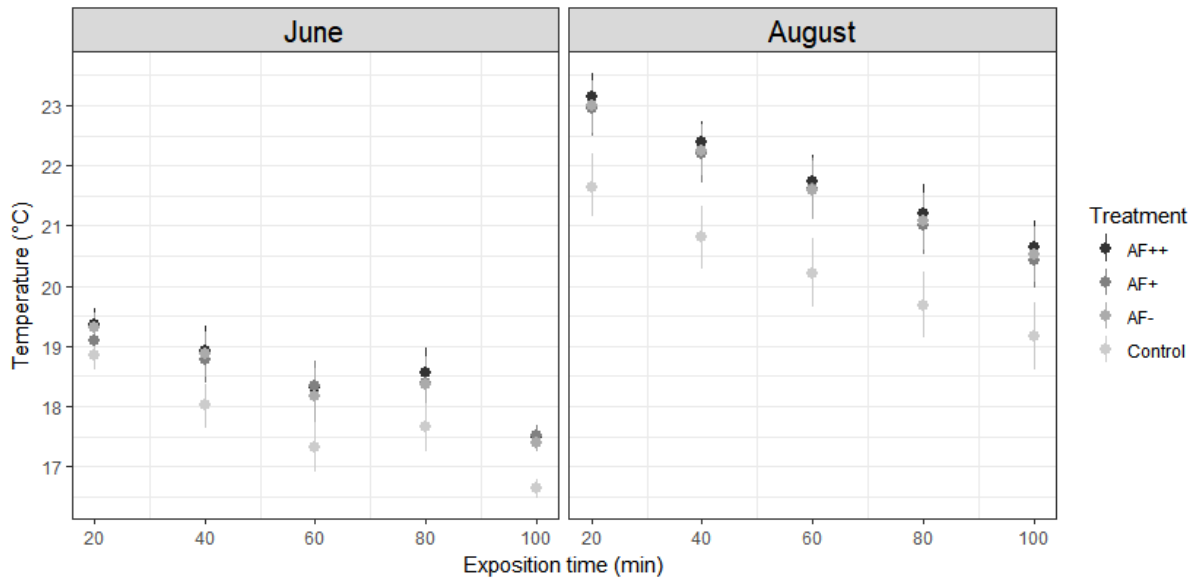


Figure 38. Average temperatures by treatments in function of sentinel prey exposition time and month of assessments.

Night temperatures (Figure 38) were in average cooler by 0.8°C in control compared to AF++ treatment in June, while differences between AF+ and AF- with AF++ were under 0.15°C after 21h50. Average temperature by treatment from the beginning to the end of prey exposition was in average of 18.58 (0.08) in AF++, 18.47 (0.08) in AF+, 18.47 (0.09) in AF- and 17.75 in control in June. In August, average temperatures were of 21.8 (0.10) in AF++, 21.6 (0.11) in AF+ 21.7 (0.11) in AF- and 20.3 (0.13) in control.

In August, average temperature during experiments was higher (21.4 °C) compared to June (18.3°C), with in average +1.5°C in AF++ compared to control.

Maximum temperatures were found at the beginning of the experiment under AF++ trees, while minimum occurred at the end of the experiment in control at both months.

3.2 Prey removal

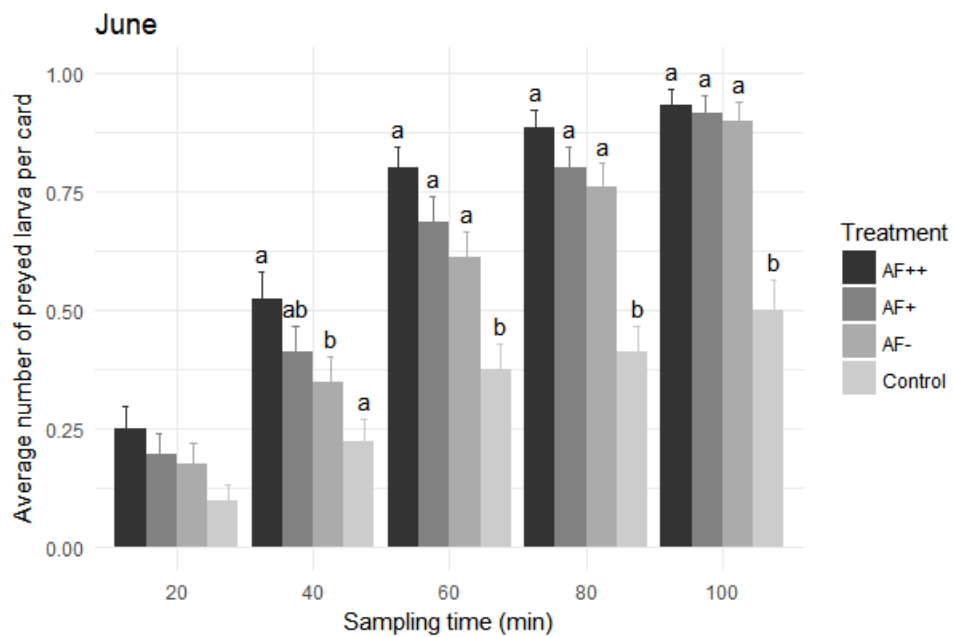


Figure 39. Average number of preyed larva per card in function of observation time (min) and treatment during June experiments (grassy strips and lettuces gathered). Different letters indicate significant differences between means ($P < 0.05$, Posthoc Tukey HSD test).

In the first period, we found significant effect of interaction between treatment, time and sampling line on prey removal

We found significantly less prey attacked in grassy strips compared to lettuce uniquely in AF+, and significantly less in control compared to AF treatments at each period (Figure 39) whatever the sampling line. Predation rate was in average of 79.3 % at the end of observation experiments.

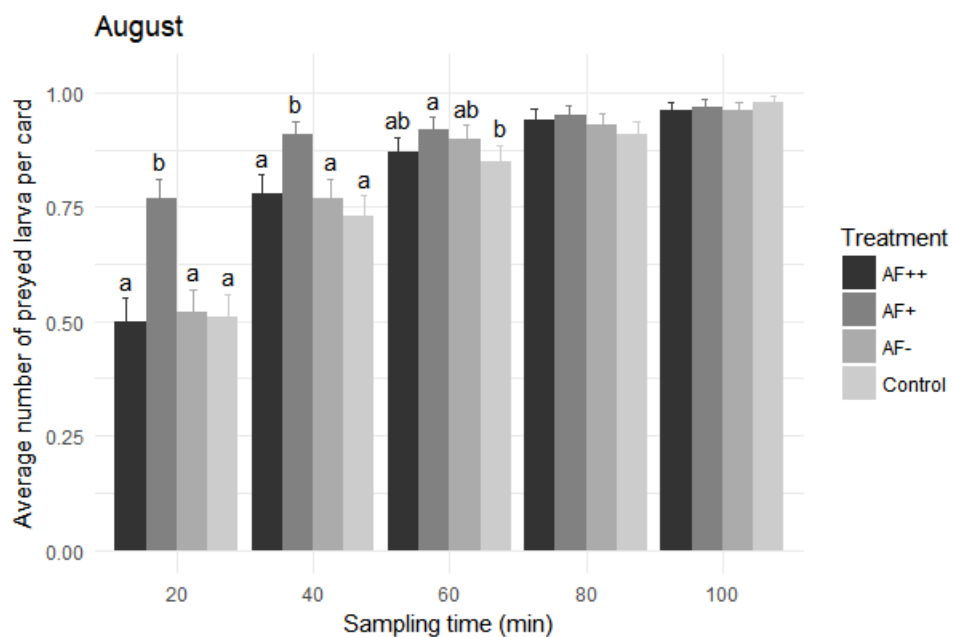


Figure 40. Average number of preyed larva per card in function of sampling time (min) and treatment during August experiments (grassy strips and lettuces gathered).. Different letters indicate significant differences between means ($P < 0.05$, Posthoc Tukey HSD test).

In the second sampling period, we found significant effects of interactions between treatment with sampling line, and treatment with time on prey removal. Predation rate was higher in AF+ compared to other treatments (Figure 40), and higher in lettuces than grassy strips only at first and second assessment. Predation rate was of 96.7 % in average at the end of predation assessments.

3.3 Predators activity-density

Table 6 Percentage of observed predators eating on prey by treatment and month, % : percentage of observed predators and percentage of prey eaten by predator. "Unknown predator" means that predator was not observed. Total summarize the number of preyed larvae.

June	Observed predators	AF++	AF+	AF-	Control	Total	%	Total prey eaten (%)
	Unknown predator	28.9	22.2	28.9	20.0	90	34.0	28.125
	<i>Pterostichus madidus</i>	38.2	23.7	22.4	15.8	76	28.7	23.75
	<i>Phalangium sp.</i>	18.5	40.0	21.5	20.0	65	24.5	20.3125
	Ants	0.0	8.3	33.3	58.3	12	4.5	3.75
	<i>Chlaenius sp.</i>	66.7	0.0	33.3	0.0	6	2.3	1.875
	Dermaptera	0.0	75.0	25.0	0.0	4	1.5	1.25
	<i>Arion sp.</i>	66.7	0.0	33.3	0.0	3	1.1	0.9375
	<i>Limax maximus</i>	0.0	50.0	50.0	0.0	2	0.8	0.625
	<i>Dolichus halensis</i>	0.0	50.0	50.0	0.0	2	0.8	0.625
	<i>Calathus fuscipes</i>	0.0	0.0	100.0	0.0	1	0.4	0.3125
	<i>Carabus coriaceus</i>	0.0	0.0	0.0	100.0	1	0.4	0.3125
	<i>Anchomenus dorsalis</i>	100.0	0.0	0.0	0.0	1	0.4	0.3125
	Orthoptera	0.0	0.0	100.0	0.0	1	0.4	0.3125
	<i>Anisodactylus sp.</i>	0.0	0.0	100.0	0.0	1	0.4	0.3125
	TOTAL	74	70	70	51	265	100	82.8125
August	Unknown predator	19.3	34.0	28.0	18.7	150	38.3	46.875
	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	31.7	17.1	15.9	35.4	82	20.9	25.625
	<i>Phalangium sp.</i>	27.8	16.7	20.8	34.7	72	18.4	22.5
	Ants	20.0	26.7	43.3	10.0	30	7.7	9.375
	Orthoptera	42.9	28.6	21.4	7.1	14	3.6	4.375
	<i>Pterostichus madidus</i>	61.5	7.7	30.8	0.0	13	3.3	4.0625
	<i>Calathus fuscipes</i>	15.4	46.2	23.1	15.4	13	3.3	4.0625
	<i>Dolichus halensis</i>	0.0	66.7	16.7	16.7	6	1.5	1.875
	Silphidae	0.0	0.0	25.0	75.0	4	1.0	1.25
	<i>Carabus violaceus</i>	33.3	0.0	66.7	0.0	3	0.8	0.9375
	<i>Limax maximus</i>	0.0	50.0	0.0	50.0	2	0.5	0.625
	<i>Chlaenius sp.</i>	100.0	0.0	0.0	0.0	1	0.3	0.3125
	<i>Anisodactylus sp.</i>	0.0	0.0	0.0	100.0	1	0.3	0.3125
	<i>Trochosa sp.</i>	0.0	0.0	0.0	100.0	1	0.3	0.3125
	TOTAL	99	100	97	95	391	100	97.75

Table 6 summarize the predation observations during June and August sessions. In June, the ground beetle *Pterostichus madidus* was responsible of 23.7 % of total predation, while *Phalangium sp.* was involved in 20.3 %. In the second period, predation observed was mainly due

to the ground beetle *Pseudoophonus rufipes*, with 25.6 % of prey eaten, and 22.5 % for *Phalangium sp.* Ants, orthoptera, ground beetle *Calathus fuscipes* and *Pterostichus madidus* were involved in 9.4, 4.3, 4 and 4 % of total predation respectively.

Several other groups were observed, such as the slugs *Arion sp.* and *Limax maximus*, spider (*Trochosa sp.*), Dermaptera, Coleoptera Silphidae. Other ground beetle species were found in low proportion on sentinel preys: *Dolichus halensis*, *Calathus fuscipes*, *Carabus coriaceus*, *Anchomenus dorsalis* and *Anisodactylus sp.* the first period, *Dolichus halensis*, *Carabus violaceus*, *Chlaenius sp.* and *Anisodactylus sp.* in August.

We found 28.1% of removed preys without predator seen In June, and 46.9 % in August.

3.4 Ground beetle activity-density and functional assessment

52 species were caught with pitfall trapping during summer. We excluded from analysis species not seen during prey removal experiments, resulting in a selection of 16 species for activity-density and functional analysis.

Overall activity density was significantly higher in June than in August (ANOVA, $F=61.23$, $df=1$, $P < 0.0001$), with 2.56 ± 0.27) compared to 8.9 ± 1.0 individuals per trap.

We found no differences in total activity-density of ground beetles between treatments ($F=1.82$, $df=3$, $P=0.14$) in June, but significant effect of habitat ($F=13.9$, $df=1$, $P<0.0001$) with in average 4.4 (0.29) individuals in lettuces compared to 1.8 (0.29) individuals per trap in grassy strips.

In August we found significant simple effects of treatment ($F=3.5$, $df=3$, $P=0.02$) and habitat ($F=15.14$, $df=1$, $P<0.0001$) on total activity-density, with significantly more individuals caught in crop (12.4 ± 1.7) compared to grassy strips (5.4 ± 0.74), and significantly less individuals caught in AF++ compared to control (5.45 ± 1.31 vs 11.9 ± 2.27), and intermediary value for AF+ and AF- (10.9 ± 2.6 , 7.4 ± 1.31 respectively).

Regarding predator species, significant differences in activity-density were observed for *Pterostichus madidus*, *Pseudoophonus rufipes*, and *Calathus fuscipes* (Table 7). In June and late July, *Pterostichus madidus* was more caught in AF++ compared to AF+ and control ($F=4.26$, $df=3$, $P=0.06$), while in August the ground beetle *Pseudoophonus rufipes* was more caught in AF-, compared to other treatments ($F=14.05$, $df=3$, $P<0.001$), with the lower value found in AF++. We found no significant difference between treatments on for activity density for both periods ($F=2.93$, $df=3$, $P=0.04$ for June, $F=1.96$, $df=3$, $P=0.13$ in August).

Table 7. Differences in average activity-density per treatment and sampling period. Different letters indicate significant differences between means (Tukey HSD posthoc test, $P<0.05$).

Period	Species	AF++	AF+	AF-	Control	Treatment: habitat
June	<i>Pterostichus madidus</i>	1.06 (0.32) a	0.33 (0.26) b	0.8 (0.21) ab	0.4 (0.17) b	NS
	Opilionids	2 (0.3)	3.9 (0.75)	1.80 (0.45)	2 (0.47)	NS
August	<i>Pseudoophonus rufipes</i>	1.66 (0.22) a	2.6 (0.53) b	4.28 (0.7) c	2.6 (0.4) b	NS
	<i>Calathus fuscipes</i>	1.2 (0.5) a	2.8 (0.93) b	0.2 (0.12) a	1.15 (0.37) ab	NS
	Opilionids	2.36 (0.42)	3.15 (0.65)	1.75 (0.45)	1.55 (0.31)	NS

1.1. Predators phenology

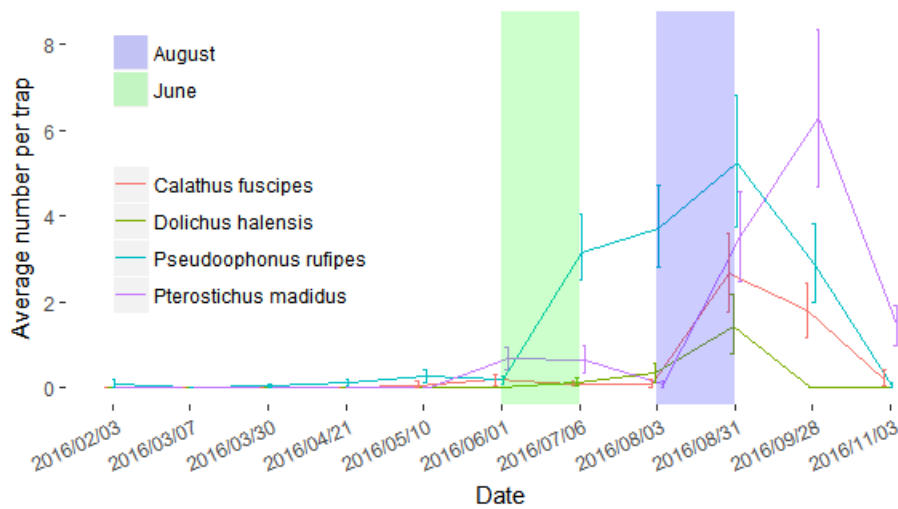


Figure 41. Phenology of predatory ground beetles observed during sentinel prey assessments, from March to November 2016.

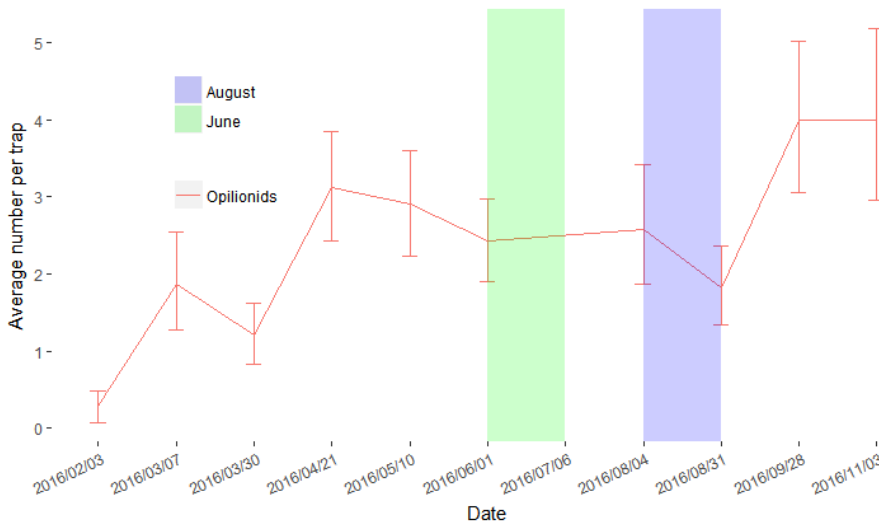


Figure 42. Phenology of Opiliones from March to November 2016.

Phenology of principal Carabidae species seen on sentinel preys are shown in Figure 41, Opiliones in Figure 42. Average number of *Pseudoophonus rufipes* was high in early July but near null in early June. *Pterostichus madidus* average number was low in June and high at the end of August with a peak in late September. *Calathus fuscipes* exhibited null activity in June and maximum activity at the end of August. Average number of Opiliones was globally constant from June to August.

4 DISCUSSION

4.1 Predators activity-density

Activity-density of main predatory arthropods (*Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus madidus*) was significantly different between treatments at both period, but these differences were not linearly associated with the existing gradient of canopy openness. We also found that whatever the treatment, crops supported more than twice higher activity-density of these species at both sampling period. It has been shown that mobility of ground beneficials is dependent on vegetation

structure and is lower in complex matrices (Frampton et al., 1995), which can explain lower value found in these habitats compared to crops which were covered with rameal chipped wood. Some agricultural ground beetle species also exhibit preferences for crop conditions rather than grassy strips (Kromp and Steinberger, 1992).

Predation was mostly due to the ground beetle *Pterostichus madidus* and Opiliones in the first period (June), and *Pseudoophonus rufipes* with Opiliones and *Calathus fuscipes* and ants at the second period (August). Opiliones are known to be able to feed on several lepidoptera larvae or eggs (Allard and Yeorgan, 2005; Ashby, 1974) and other soft preys such as aphids or coleoptera such as the Colorado potato beetle (Drummond et al., 1990) and can then constitute an interesting biocontrol agent against several vegetable pests (Halaj and Cady, 2000). Ground beetles have been intensively cited for their potential against various pests, and our results simply reinforce their important role in conservation biocontrol as they were the most effective predators in our study (Thiele, 1977). Species can however have specialized diet on plant materials or on arthropod preys or be opportunistic feeders. *Pterostichus madidus* is given as generalist feeder when adult and carnivorous during larval stage, as *Calathus fuscipes*, while *P. rufipes* strictly granivorous during larval development (Luff, 1974; Thiele, 1977). It is however important to notice that species diet also depends on available food found *in situ* (Symondson et al., 2006).

We found orthoptera (probably Tettigoniidae family) eating sentinel prey, which was not attended but several species can prey on small insects or eggs (Morrison et al., 2016). Pinning method might however accentuate prey detection by harming preys and overcome escape from slow or social predators such as ants or slugs which can be considered as less effective compared to other taxa, as a mobile prey would have certainly escaped from attacked from slugs (Lövei and Ferrante, 2017).

Phenology of major predatory species were very different as Opiliones were present with a certain constancy from the start of the samplings to the end of 2016 while Carabidae activity-density followed peak shapes. *P. madidus* was active in early June, inactive in July and start his peak of high activity-density in the end of August. *P. rufipes* was active at the end of July and reach maximum activity-density in late August. *Calathus fuscipes* was mostly active during in late august. August was then a period which combine a high activity-density of several predators which helps to understand the high predation observed.

Efficiency for species (ratio between prey killed divided by mean activity-density) couldn't be properly measured and compared, because we suspected important variations in activity-density between pitfall tap sampling date, possibly giving misleading results. One more, despite a relative short delay between two predation assessments, we couldn't see which predators was involved in a huge proportion at both periods, especially in August. It is highly probable that ground beetles efficiency is then underestimated as they were the most active predators at this times. Higher temperatures observed in August may have strengthen the predation rate and shorten the handling time. Vucic-Pestic et al. (2011) found using models that handling time can be reduced with increased temperature, for *P. rufipes* and *C. fuscipes*, including from 15°C to 20°C, which is also the general conclusion of Logan et al. (2006).

They were also able to remove the prey from the pins while Opiliones lacked cutting mouth parts, and then had to stay on the sentinel card to eat larvae. We saw several times that *P. madidus* and *P. rufipes* tried to escape with the prey or with large part of it, probably to avoid competition, while smaller species such as *C. fuscipes* where less able to escape with the prey. We also saw several cases of intragroup competition behavior between Opiliones around the cards, but they were frequently supplanted by large ground beetle species.

4.2 Predation speed

Predation in June was faster in AF treatments and especially in AF++ compared to control. Total prey amount is also higher by 35 % in AF at the end of the experiment. In the second period predation, differences were only observed at the beginning of the experiments but total predation in each treatment was similar and almost total in all treatments. Impact of habitats was limited in June with only one treatment with significant differences between crop and grassy strips, while in August predation was faster in lettuces only at the beginning of prey exposure experiments. Difference in predation rates between lettuces and grassy strips could be explain by several factors, such as lower permeability due to higher structural complexity, higher alternative prey availability, change in microclimatic conditions or difference in burrowing behavior (Frampton et al., 1995; Frank and Shrewsbury, 2004).

Lower predation in control in June could be partially explained by lower activity-density of *Pterostichus madidus* which was however found in similar proportion at least in AF+. Differences of predation speed between June and August could be explained by superior overall activity-density of ground beetles in August and implication of several species in prey consumption. It is interesting however that total activity density in August was significantly twice higher in control compared to AF++ without enhancement of predation, and despite higher activity-density of the main active predator *Pseudoophonus rufipes*. It is possible that as predator activity was strong in August, more sentinel preys would have been necessary to find potential differences between treatments (Lövei and Ferrante, 2017). Additional sentinel preys could have helped to measure potential difference between treatments in August, what was however unpredictable before pitfall sampling results, which imply that previous sampling could be necessary to best adapt protocols on a long-term perspective.

Also, circadian rhythm can be influenced by canopy openness (Tuf et al., 2012) and this can also alter pre-predator interaction (Weber et al., 2008). Tuf *et al.* (2012) showed that ground beetles were more active in clear cut compared to forest, but that activity was higher during night in forest compared to open site. This effect could have increased night activity and adversely decrease day activity in our agroforestry treatments, but a lot of ground beetles species exhibit a mainly diurnal activity in summer (Thiele, 1977).

Intra-treatments differences could have been also impacted by microclimate. Temperature is an important driver of activity as shown by artificial warming temperature experiments (Berthe et al., 2015) or pitfall traps data (Saska et al., 2013). Temperature is correlated with metabolic rates, and can enhance predation rates because of higher activity and chances of encounter potential prey (Lang et al., 2012; Vucic-Pestic et al., 2011). Optimal temperatures were already found for predation rates of several species of ground beetles and arachnids. For example, it has been shown that under laboratory conditions *Pardosa prativaga* (Lycosidae) predation rates increase with temperature with maximum at 30 °C while it was 5°C for *Calathus fuscipes* on moving preys (*Drosophila*), but with maximum locomotion activity at 20°C (Kruse et al., 2008). Experiments on seed consumption in function of temperatures showed that *P. rufipes* seed consumption increased gradually until 20°C before being constant (Saska et al., 2010). It is likely that in our experiment activity and prey consumption have been increased by agroforestry microclimate, leading to enhanced prey consumption under tree.

4.3 Conclusions

Predation is function of various parameter and we found that mature trees in agroforestry systems is likely to modulate this service. We identified two potential effects of agroforestry in changing predation process. Overall activity-density of species can change given potential

preferences of species for canopy openness conditions. Secondly, trees brought a warmer temperature at night which is an important period of activity for several predatory arthropods species which might modulate predation potential of predatory assemblages. Further studies would be necessary to validate these findings in crops conditions.

5 Compléments

L'un des objectifs de ce travail était de vérifier d'éventuelles différences du potentiel de prédation des communautés de prédateurs généralistes entre les différents traitements. Les limaces étaient le modèle initialement choisi pour cette étude, pour plusieurs raisons : D'une part leur prépondérance en système maraîcher en fait un modèle pertinent vis-à-vis de la profession agricole, et d'autre part certaines espèces de Carabidae sont connues pour pouvoir contribuer à leur régulation. La méthodologie employée dans cette étude consiste à exposer les proies dans le système sur un laps de temps court (3h) et de mesurer un taux de disparition ou prédation. Elle présente l'avantage de permettre l'observation dans la plupart des cas de l'acte de prédation, donc d'un lien causal entre proies et prédateurs impliqués. Pour être au plus proche de la réalité, l'emploi de cette méthode suppose que l'exposition des proies se fait dans un cadre biologique plausible, c'est-à-dire au moment et à l'endroit où se produit théoriquement la prédation dans le milieu étudié.

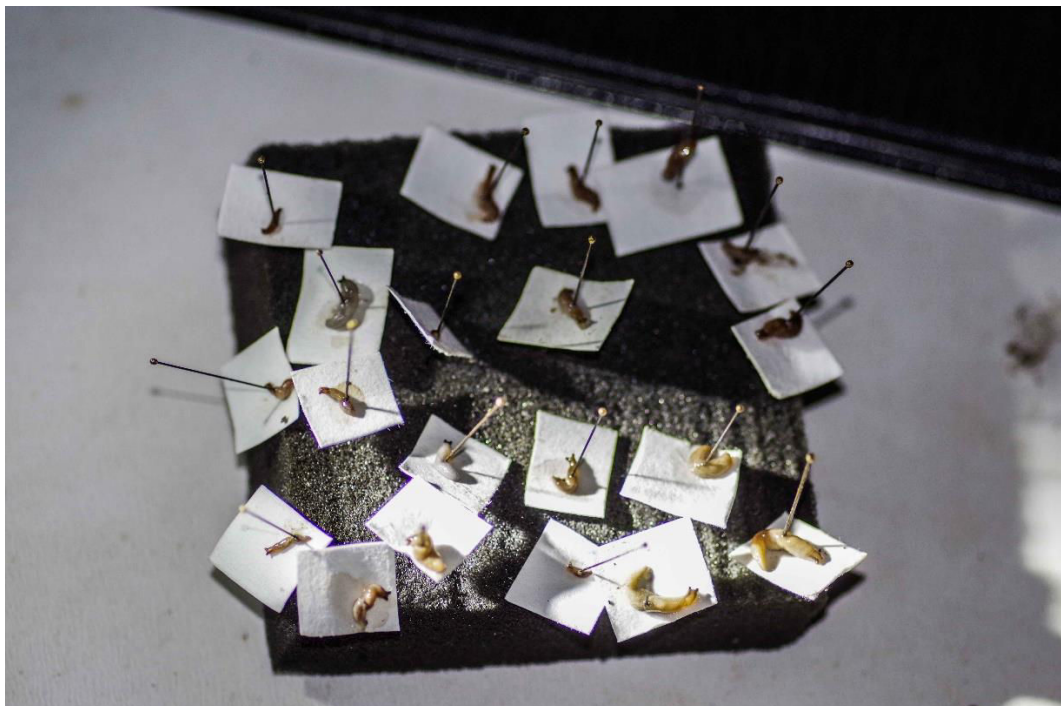


Figure 43. Carte de prédation sentinelle avec juvéniles de *Deroceras reticulatum*, en mai 2015.

Des tests méthodologiques préliminaires ont été réalisés en 2015 sur la base de l'utilisation de limaces comme proies (Figure 43). Plusieurs espèces de Carabidae peuvent s'attaquer aux limaces. Cependant, la taille des prédateurs détermine la taille maximale des proies. Ainsi, la grande majorité des espèces présentes sur le site ne peut s'attaquer qu'au stade œuf ou nouvellement éclos (hormis pour le genre *Carabus*) des limaces. Deux sessions d'exposition avec 80 stades juvéniles (taille de moins de 1 cm, diamètre de 2mm maximum) de limaces (*Deroceras reticulatum*) ont été exposés en mai 2015. Les limaces ont été collectées *in situ* notamment sous les planches de suivis où des œufs ont été plusieurs fois observés. En juin, il était impossible de trouver *in situ* des proies potentielles de faible taille étant donné le développement avancé des limaces. Les pontes de limaces ont lieu en automne (Octobre-Novembre) pour les genre *Arion* et *Limax*, et à l'automne et au printemps pour les *Deroceras* selon la pluviométrie (Barker, 2001). En revanche, l'activité nocturne au mois d'octobre est très réduite chez les Carabidae, il paraissait donc risqué de miser sur cette période pour réaliser des observations de prédation, ce qui a orienté le choix vers un modèle biologique connaissant une dynamique d'activité plus estivale. Enfin, les sessions d'observations réalisées en mai, n'ont pas permis d'observer de prédation sur les jeunes limaces, une seule proie ayant été consommée (par un *Carabus*) sur les 160 exposées.

Au bout de quelques heures les proies exposées sont desséchées et ne permettent donc plus de mesurer de potentiel de prédation dans des conditions correstes.

Plusieurs éléments font que cette méthode semble inadaptée pour estimer la prédation sur limace. Les limaces au stades œuf ou juvénile, les plus vulnérables, sont majoritairement présentes lorsque l'activité-densité des Carabidae au stade adulte est réduite, c'est-à-dire au début du printemps et en milieu d'automne après les premières grosses pluies. L'exposition devrait également être réalisé en contact direct du sol pour éviter un dessèchement, ou sur un substrat humide. Plusieurs mécanismes d'évitement ont été démontré chez les limaces. Par exemple il a été montré que de jeunes limaces sont capables de détecter le passage précédent d'espèces prédatrices tel que les *Carabus* et de fuir en conséquence (C. G. Armsworth et al., 2005). A ce stade, les individus se cachent aussi aisément dans le sol et y passent plus de temps qu'au stade adulte (McKemey et al., 2003; Rollo, 1982). Une large proportion de la littérature concernant les interactions carabes/limaces concernent des systèmes de grandes cultures dans des contexte plus humides (notamment au Royaume-Uni) où les dynamiques croisées carabes-limaces coïncident peut être davantage temporellement. L'intérêt nutritif des limaces pour les Carabidae n'est pas encore complètement établi par la communauté scientifique. Selon certains auteurs, la consommation de limaces résulterait d'une spécialisation de certains Carabidae pour une proie abondante de faible qualité nutritive, qui a cependant nécessité des adaptations pour outrepasser les mécanismes de défense de ces dernières (Fawki et al., 2005). Certaines expérimentations de laboratoire montrent qu'en présence de proies alternatives, certaines espèces de Carabidae ne s'attaquent pas aux limaces (Oberholzer and Frank, 2003) ou font état de préférences pour des limaces mortes (Mair and Port, 2001) et notamment *Pterostichus madidus*, abondant dans notre site d'étude. Enfin, la prédation de carabes sur limaces semble largement dépendante de l'abondance de proies alternatives en présence desquelles celle-ci peut être diminuée (Symondson et al., 2006).

CHAPITRE 4 : AGROFORESTERIE ET DEGATS DE LIMACES SUR SALADES

Les chapitres précédents montrent comment les communautés de prédateurs sont affectées par la gestion de la canopée, et comment cela peut modifier leur potentiel de prédation sur des larves de lépidoptères.

Les limaces sont des ravageurs majeurs en grandes cultures, cultures de plein champ et en maraichage. Les laitues y sont particulièrement sensibles car elles peuvent être attaquées tout au long du cycle de production. Les bandes enherbées ont un rôle encore mal défini concernant les populations de limaces, certains auteurs trouvant des corrélations positives entre bande enherbée et abondance de limaces (surtout dans les dix premiers mètres) (Eggenschwiler et al., 2013; Griffiths et al., 1998), d'autres des corrélations négatives (Hof and Bright, 2010). La stabilité du milieu (Eggenschwiler et al., 2013) et les apports de matière organique semblent cependant être favorables à certaines espèces, notamment à *Arion lusitanicus* qui est l'une des limaces les plus problématiques pour de nombreuses cultures (Kozłowski, 2005). La présence de bandes enherbées couplées à un microclimat potentiellement moins desséchant pourrait donc accroître les populations de limaces et les dégâts associés.

Le but de ce chapitre est donc d'étudier la réponse des communautés de limaces aux traitements mis en place, et d'évaluer leurs impacts sur les cultures.

Les hypothèses à tester étaient les suivantes :

- (i) L'activité-densité des espèces de limaces dépend de la présence d'arbres et de l'ouverture de la canopée.
- (ii) Les dégâts causés par les limaces sur les salades dépendent de la gestion de la canopée.

Les dégâts ont été estimés visuellement, en termes de surface de feuille consommée sur les feuilles visibles. Les limaces ont été échantillonnées au moyen de trois méthodes (pots Barber à l'eau et à la bière, planches). Les planches ont été disposées dans les bandes enherbées uniquement, tandis que les pièges Barber ont été disposés dans les cultures et les bandes enherbées. La première méthode envisagée pour le suivi des limaces était l'usage de planches disposées au sol, car elle permet théoriquement une bonne estimation de l'activité des limaces en surface (Suominen et al., 2003), malgré un biais impliquant une plus grande fréquence de capture des plus gros individus, comme l'ont montré Cordoba et al. (2011). Everwand et al. (2013) ont utilisé cette technique pour mesurer l'impact de la fréquence de fauche et de la fertilisation sur les communautés de limaces et leur consommation de plantes en contexte prairial. Les limaces trouvent refuge dans les anfractuosités du sol, sous des abris divers (Barker, 2001), que les planches imitent. La capture des mollusques s'effectuant au moment où ils sont au repos suggèrent que c'est une inactivité de surface qui est mesurée, bien que cette capture soit présentée comme une mesure d'activité. Les limaces quittent leur refuge pour s'alimenter notamment en fonction des conditions de températures (Hommay et al., 2003, 1998). Si les conditions ne sont pas réunies sous les planches, les limaces peuvent éventuellement se réfugier dans des cavités du sol ou d'autres abris naturels, et sortir par la suite pour s'alimenter. L'activité (souvent nocturne) pourrait ainsi avoir lieu sans pouvoir être détectée sous les planches, ce qui pose

un problème pour établir un lien avec les dégâts observés sur les salades. Les mesures par pièges Barber ont donc été introduites dans le dispositif pour vérifier cette hypothèse.

La bière est un attractif identifié pour les limaces (Dankowska, 2011) : l'objectif de son utilisation était d'augmenter le potentiel de capture, en complément des pièges à l'eau.

L'objectif final était d'identifier l'estimation de l'activité-densité de chaque espèce la plus corrélée aux dégâts observés. Pour cela, les données issues des captures dans les différents pièges ont été associées aux laitues les plus proches spatialement, afin de permettre l'identification du rôle probable des différentes espèces de limaces dans les dégâts observés.

Slugs activity-density in temperate agroforestry system and increased damages to lettuce crops

Ambroise Martin-Chave^{a*}, Camille Beral^a, Yvan Capowiez^c

^a Agroof, 9 Plan de Brie, 30140 Anduze, France

^b INRA, UR EMMAH, Agroparc, Domaine Saint Paul, 228 route de l'Aerodrome, Avignon, France

* Corresponding author. Tel.: +33 (0)4.66.56.85.47. E-mail address: martin-chave@agroof.net

ABSTRACT

Alley cropping systems can alter microclimate and potentially affect pest issues. We investigate how both agroforestry and the canopy management affect slugs activity-density, and compared three methods of activity-density measurement in lettuce and adjacent grass strips: cover board refuge traps, neutral and attractive pitfall traps. Three species were caught: *Deroceras reticulatum*, *Arion lusitanicus*, *Limax maximus*. We showed that method significantly affected average number and size of caught slugs, and detected potential interaction between method efficiency, species and treatments. Cover boards seemed the less suitable method, as average size was probably overestimated and underestimated activity-density in the warmest month (June). Neutral pitfall traps and attractive pitfall traps showed opposite effect of treatment on *Deroceras reticulatum*. We found higher damages on lettuces in all agroforestry treatments compared to control, with a maximum of +28 % in the shadiest treatment (eaten surface of visible leaves). We searched which slug activity-density estimation was the best correlated with assessed damages and concluded that *Arion lusitanicus* caught with neutral pitfall traps was the main responsible species involved in heavy damages which occurred in June before harvest. The relationship between slugs and damages was however only significant in control, which suggests that more complex interactions might have occurred in agroforestry treatments.

1 INTRODUCTION

Vegetable silvo arable systems are spreading over Europe since 20 years and constitute a real interest to reach the objective of sustainable food production (Eichhorn et al., 2006; Smith et al., 2013). Agroforestry consists in mixing trees and classical crops and can exist in a wide variety of systems (D. R. Batish, 2008). The most classical form is the combination of tree rows with other crops, allowing machines work. In this configuration, tree rows are not used for crops cultures and let space for grassy strips, which are of great interests for biodiversity and predator populations enhancement (Burgess, 1999). Grass strips, and more largely semi natural habitats, are frequently encouraged in a biocontrol perspective and other ecosystem services such as pollination (Bianchi et al., 2006; Blaauw and Isaacs, 2012; Hof and Bright, 2010; Ranjha and Irmeler, 2013). However, grassy strips can also shelter pest species and potentially contribute to their dispersion (Eggenschwiler et al., 2013; Honek and Martinkova, 2011). Mature trees can modify microclimate (Chen et al., 1999; Hardwick et al., 2015), which can also impact pest populations in tropical context (Harterreiten-Souza et al., 2014; Mariño et al., 2016).

In vegetable fields slugs are also pests of importance, due to the variety of crops eaten by these gastropods (Frank, 1998; Howlett, 2005; Kozłowski, 2005). They are known as worldwide major pests for several crops, such as winter wheat, oilseed rape crops and horticultural crops (Brooks et al., 2003; Cook et al., 1996; MacDonald and ADAS, 2009). Damages could occur from seedling emergence to harvests and involve economic loss by killing plants and quality alteration. Numerous crops are edibles for slugs which remain a problematic pest in diversified vegetables crops, especially in organic fields where metaldehyde or carbamate cannot be use (Speiser and Kistler, 2002). Damages from slugs to crops depend on various variables such as slug population size, crops palatability and alternative food availability (Frank, 1998).

Grass strips number and spacing depend on the type of production of both trees and crops: timber, fruits, field crops or vegetables, and farmer management choices. Previous work in North UK showed that silvo-arable systems could promote slugs activity and damages over cereals seedlings in conventional managed system (Griffiths et al., 1998). However, as trees were aged of 4 years at the beginning of the experiment, results are more explained by presence of grass strips within the field than specific effect of trees. Mature trees provide a microclimate by shading the crops and the grassy strips, and potentially modify ecological niches and could be favorable for slugs. Mature trees reduce direct heating of soil by sun rays during day and are likely to reduce soil evaporation (Lin, 2007). Temperature and hygrometry are major factors driving activity-density of mollusks (Barker, 2001), which are strictly dependent of water availability to move and feed. In organic agroforestry vegetable cropping, tree rows and their associated grassy strips unfortunately potentially gather the conditions for slug populations enhancement. The effect of grassy strips on slug increased abundance and dispersion in the culture has been studied in various context and was shown for *Arion lusitanicus* population, with migration of the largest individuals in the crops (Eggenschwiler et al., 2013; Honek and Martinkova, 2011). The role of mature trees in agroforestry systems on slugs activity-density had however never been studied so far.

Several technics were used in literature to monitor slug populations but were rarely used together to assess slug risk. We identified 3 technics used to monitor slugs activity-density: pitfall traps without attractive (neutral traps), attractive sampling with pitfall filled with beer and cover boards technic. Neutral pitfall trap method yields low number of individuals (Griffiths et al., 1998), which could be problematic for accurately estimating risk, and depend on slug movement which

can be affected by several factors such as vegetation cover. Attractive sampling using beer can be biased toward some species but can yield consistent number of individuals which is interesting in assessing slug activity (Hagnell et al., 2006; Kappes et al., 2012; Piechowicz et al., 2014). Cover boards sampling is biased toward large individuals (Cordoba et al., 2011) but have been used to survey slugs in grasslands (Everwand et al., 2013). Each of this technic can be effectively used to survey slugs activity-density, but they provide different overview of real activity-density of slugs. We chose to use the three technics to find which one was best correlated to monitored lettuces damages.

Pest regulation in organic crops is a real challenge as chemical treatment solutions tend to be limited compared to conventional agriculture (Speiser and Kistler, 2002). Authorized treatments such as iron phosphate pellets also have a cost which could be important for a large production area. Lettuce is cultivated for leaves which need to be exempted of visible damages to reach commercialization, and are frequently attacked by slugs (Speiser and Kistler, 2002). In our study, we focused on impacts of a gradient of shading on both slugs density-activity and lettuces damages in a commercial agroforestry system. We hypothesized first that the most shaded crops will promote slug activity in lettuces crops and secondly that slug activity is correlated with lettuces damages.

In a first part, we monitored slugs activity-density in each treatment, during one growing season, from April to June 2016. In order to identify potential main responsible of observed damages, we also monitored lettuces damages in each treatment, after plantation. We used and compared three technics to overcome method-based biases and find the better correlation between observed lettuces damages and slugs activity-density.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Study site

Study site is part of a 11 ha silvo-arable system in South France (44° 03' 11" North, 4° 08' 10" East, elevation 151m) combining organic productions of vegetables and cereals with hybrid walnut trees planted in 1996. Within this site, an area of approximately 0,4 ha dedicated to the experiment was designed with the farmers and AGROOF society. To study aerial interactions between trees and intercropped vegetables, three treatments were created in 2015, allowing variations of solar radiation incomes, by branches removing. The three tree-shading treatments created were: Pollarding (AF-), strong pruning (AF+) and soft pruning (AF++), which correspond to different management scenarios. The aim of the operations was to modulate microclimatic conditions at a realistic spatial scale in a mature agroforestry system. The branch volume removed by pruning in m³ was 0.27 in AF++, 1.26 in AF+ and 4.21 in AF-. Branches under 10 cm diameter were chipped and subsequent volume for each treatment was 1, 4.4 and 6.8 m³ for AF++, AF+ and AF- in this order.

Soft pruning is a classical forestry work classically applied every year to form the trees, which mostly consist in removing lower branches to preserve trunk timber quality while upper branches follow a free development. Strong pruning consisted in removing branches covering alley crops beyond 2 meters from the trunk, and lower branches. The aim of this treatment was to mimic a hedgerow shape which could be obtain with cutter bar equipment. Pollarding consisted in cutting off all branches beyond 2 meters from the trunk in all directions. Trees were in average 17 meters

high before cutting operations. Each treatment was constituted by three alley crops of 25 m per 9, separated by tree lines of 1 m large, and treatments were separated by 10 m large alley crops, cultivated with winter wheat (2015) and potatoes (2016). Three productions were rotated every year in each treatment: tomatoes, lettuces and carrots, and were monitored for the project. A control was created in the same conditions, without trees but with grass strips. Soil analyses revealed a sandy loam soil (56% sand and 36 % loam) and pH around 8 and total organic matter around 2.5 % between 0-20 cm and 1.5 between 20-60 cm. Soil was very uniform and no rock was found. 240 lettuces were planted at the fourth leaves stage the 14 March 2016 in each treatment, on a 25 m long seed bed. Soil was manually prepared at a 7 cm depth, amended with castor cake (2 t.ha⁻¹) and cover with rameal chipped wood from the tree pruning with a 3 cm layer to control weeds. Plantation took place the same day in the four treatments.

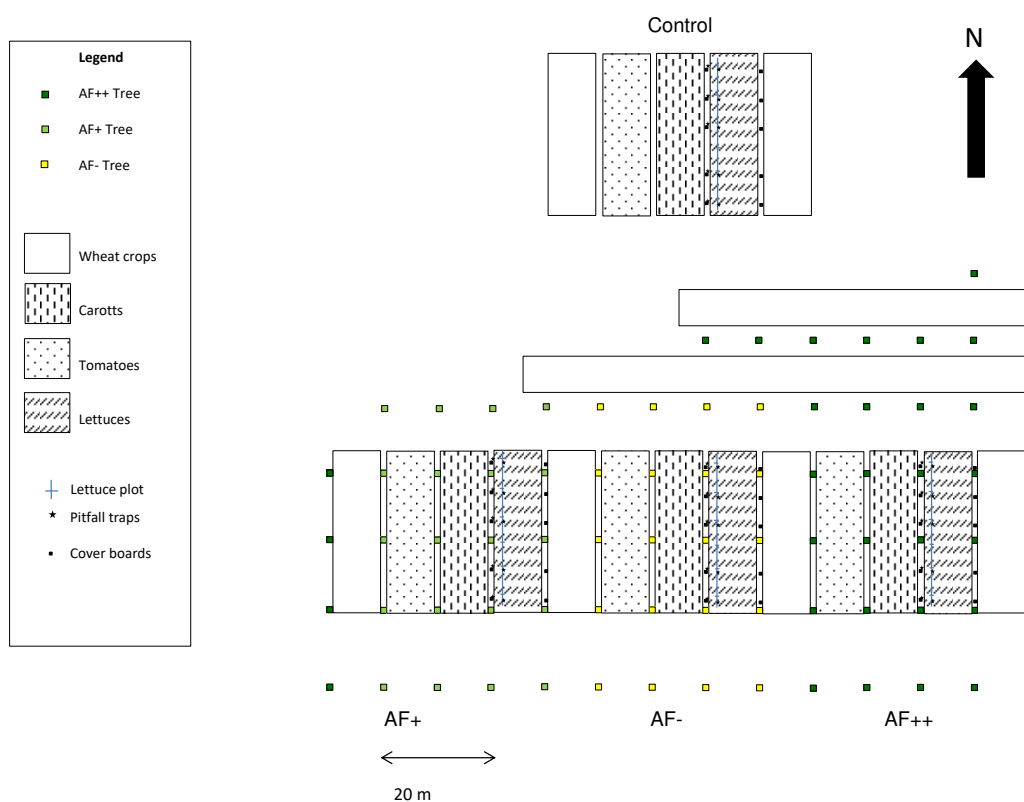


Figure 44. Site organization and sampling design of pitfall traps, cover boards and lettuce plots.

2.2 Microclimate parameters

The average air temperature was obtained using 2 data logger sensors by plots (Voltcraft data loggers) at a timescale of 10 min from April to June 2016 at 2 m above the soil in the cultures to measure the air temperature, plus one sensor at 1 above soil.

Percentage canopy openness was assessed before and after leaves appeared, in April and June. 12 photographs were taken in each treatment at both sampling dates at 1.75 m height, using hemispherical lens. Canopy openness was computed for each photograph with Gap Light Analyser, then ANOVA followed by Tukey HSD post-hoc test were computed to find significant differences between treatments for the two sampling dates separately.

2.3 Slugs sampling methods

Three methods were used to sample slugs. Slug surface activity was first assessed with the cover board technics (Cordoba et al., 2011; Everwand et al., 2013; Suominen et al., 2003). Ten wood plates (Masonite 1.2 cm thick) of 0.2 m² were disposed in two adjacent grass strips in each treatment. Number of slugs, and their size were recorded every two weeks from April to June 2016. Wood plates samplings is known to select larger slugs individuals who better endure microclimatic conditions on the top soil surface (Cordoba et al., 2011) and studies of movements to and from refuge trapping showed that slugs leave refuges when temperature becomes unsuitable below plates (Hommay et al., 2003). For this reason, wood plates inspection occurred in morning, and in absence of rain. Soil under traps was carefully inspected to collect the mollusks. Slugs were identified when adults by dissection and inspection of the reproduction organs. 5 traps were disposed in the adjacent grass trips in one row at 1 m distance from lettuce plots and 5 traps were located in one row at 9 m from the crops. Traps were inspected two times in March and May and one time in June, sampling design is presented in Figure 44.

Slugs were also trapped using pitfall traps filled either with salted water at 30 g L⁻¹ (neutral) or with pils beer (attractive) (Dankowska, 2011). The two trapping methods were used alternatively 4 times between April and June 2016, during the lettuces growing season.

We used 10 pitfall traps within each treatment, implanted in the crops and the adjacent grass strip and left open for one week every month. Attractive traps were filled with 15 cl of beer and left open 3 days in the crops, at the same spatial position than non-attractive traps. We used this method to measure the slug potential activity in the crops and in a grass strip. Because of the olfactory attractiveness of the beer, slugs in activity near the traps were more likely to be caught than using non attractive solution (Kappes et al., 2012).

Samplings were carried out three times, in April, May and June using pitfalls and five times from the 8th March to the 15th of June using cover boards. For each sampling data, we estimated slug biomass using measured individual length and diameter. This variable was used to take in account the higher consumption potential of larger slugs compared to smaller ones.

2.4 Lettuces damages

Each week, damages were visually assessed over 144 lettuces (36 per treatment), arranged in 6 plots of 6 lettuces. Five classes were defined, based on percentage of visible leaf surfaces consumed by slugs. Upper value for each damages class was in this order 3%, 10%, 30%, 50% and 75%. Pitfall traps were situated in the center of each lettuce plots.

2.5 Statistical analysis

Hemispherical photographs were taken before (March) and after leaves appeared (June), and then canopy openness indice was computed for each date and treatment. The differences between agroforestry treatments were assessed using a one-way ANOVA and post-hoc comparison tests (Tukey HSD) for the two dates separately.

The Effects of trapping method on average size and number of caught slugs was tested for each species using mixed models with month of sampling as a fixed factor and traps as a random factor.

Post-hoc comparisons were used to reveal potential significant differences between the methods for each date separately.

For each trapping method, the effect of agroforestry treatments on each slugs species activity-density was analyzed using mixed model with treatment as a fixed factor and traps as a random factor. Poisson transformation was applied to the data when necessary. Contrast post-hoc comparisons (Tukey HSD) were then made to compare treatment month by month.

Lettuce damages differences between agroforestry treatments were assessed using mixed model with lettuce as statistical unit, TukeyHSD post hoc tests were then used for each model to assess significance of difference between treatments at each date.

To find the best indicator explaining observed damages in the different treatments, we performed PCA followed by correlation tests (envfit of the package 'vegan'; Oksanen et al. 2007). We first separated the observations for each trap type, slug species and agroforestry treatments, in different columns. Slug observations from the different traps were assigned to closest lettuce plot, following their spatial proximity. Lettuce damages were averaged by plot. Each line of the resulting matrix combined lettuce damages and slug biomass caught in nearest trap for each protocol. PCA was scaled and centered. For cover boards, only traps disposed close to the lettuces were used for this analysis. Final matrix had a dimension of 60 rows per 10 columns.

We ultimately made ANCOVA explaining damages in function of the best suited estimators found in the previous step, to assess whether there were significant or not.

All computations were performed using R software (Version 3.2.1).

3 RESULTS

3.1 Microclimate

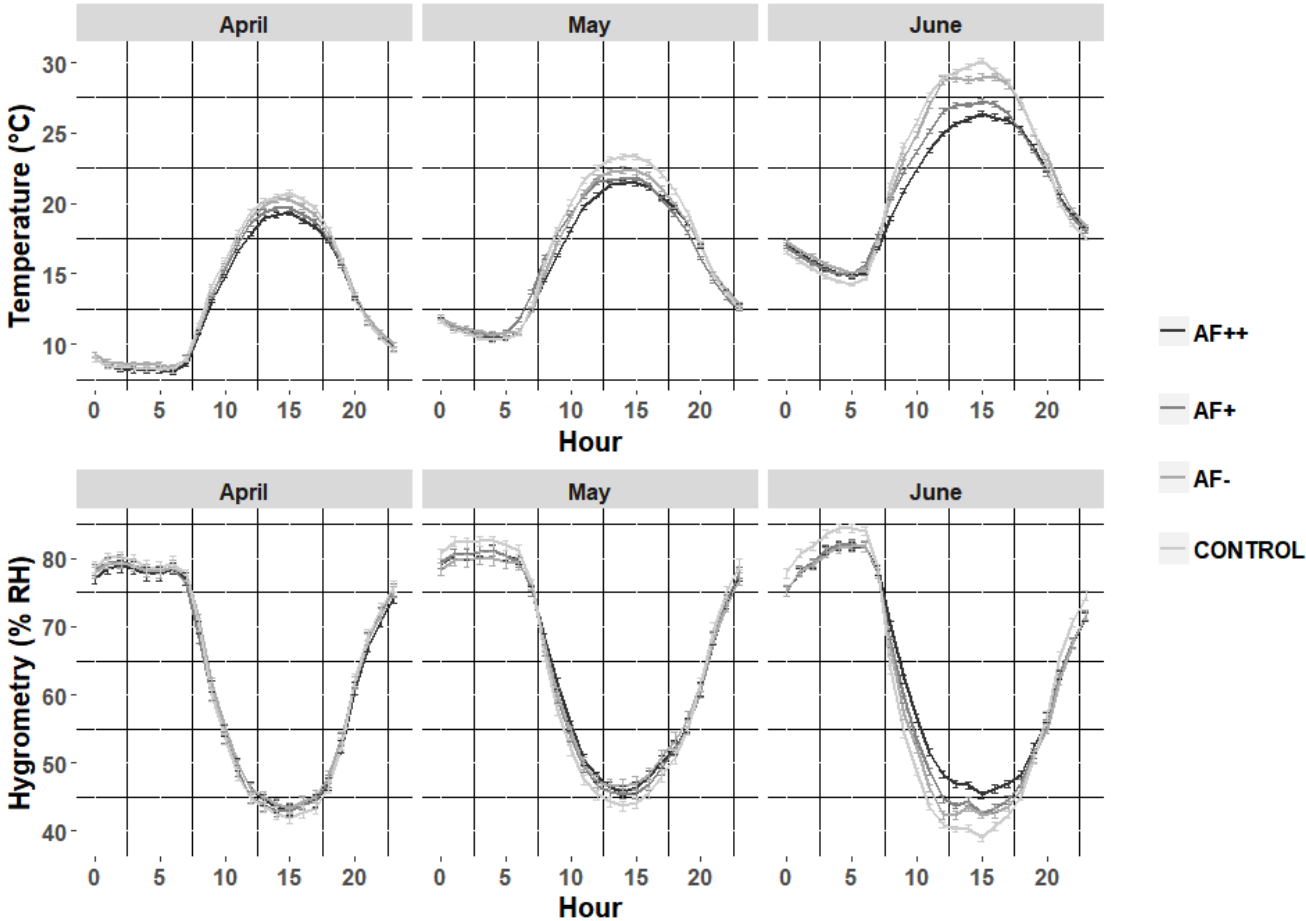


Figure 45. Mean (+SE) daily air temperatures and hygrometry for the months of April, May and June in function of the treatments.

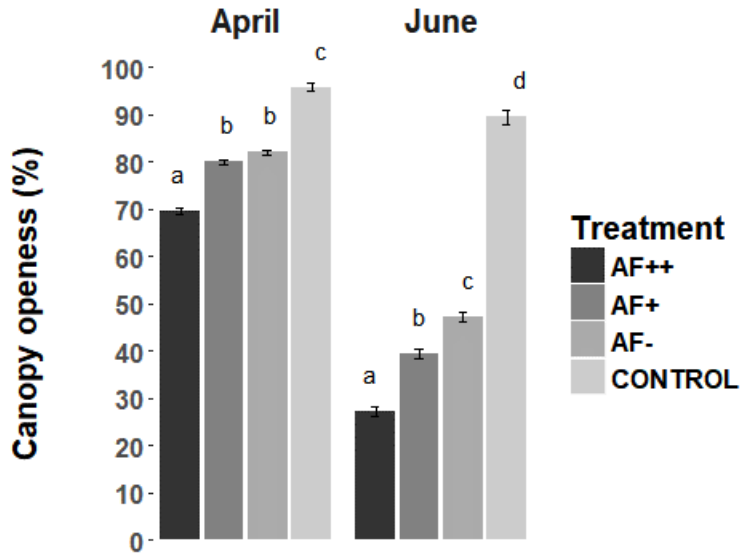


Figure 46. Mean (+SE) canopy openness before (April) and after (June) leaf appearance. Different letters indicate significant differences for a same month (TukeyHSD contrast method, $P < 0.05$).

Microclimates parameters (Figure 45) differed greatly in June, with higher day temperatures between 10:00 AM and 6:00 PM in control and AF- compared to AF++ and AF+, with up to 29°C in control at 2:00 PM and 26 °C in AF++. At night, temperatures were lower in control compared to AF treatments. Hygrometry was lower during day in control compared to AF treatments (40% versus 46 % in AF++) and higher during night (85 % compared to 81%).

We observed significant differences in canopy openness between treatments (Figure 46) in April ($F=217.42$, $df=3$, $P < 0.001$) and June. ($F=421.9$, $df=3$, $P < 0.001$). In April, before leaves appeared, canopy openness was 70 % in AF++, above 80 % in AF+, AF- and 95 % in control. After that leaves appeared, canopy openness was positively correlated with pruning intensity: AF++ (27.2 ± 0.45) < AF+ (39.4 ± 0.6) < AF- (47.2 ± 1.5) < control (90 ± 1.1).

3.2 Methods efficiency and selectivity

We investigate method selectivity on slug trapping results in function of sampling date, gathered by month (Figure 47).

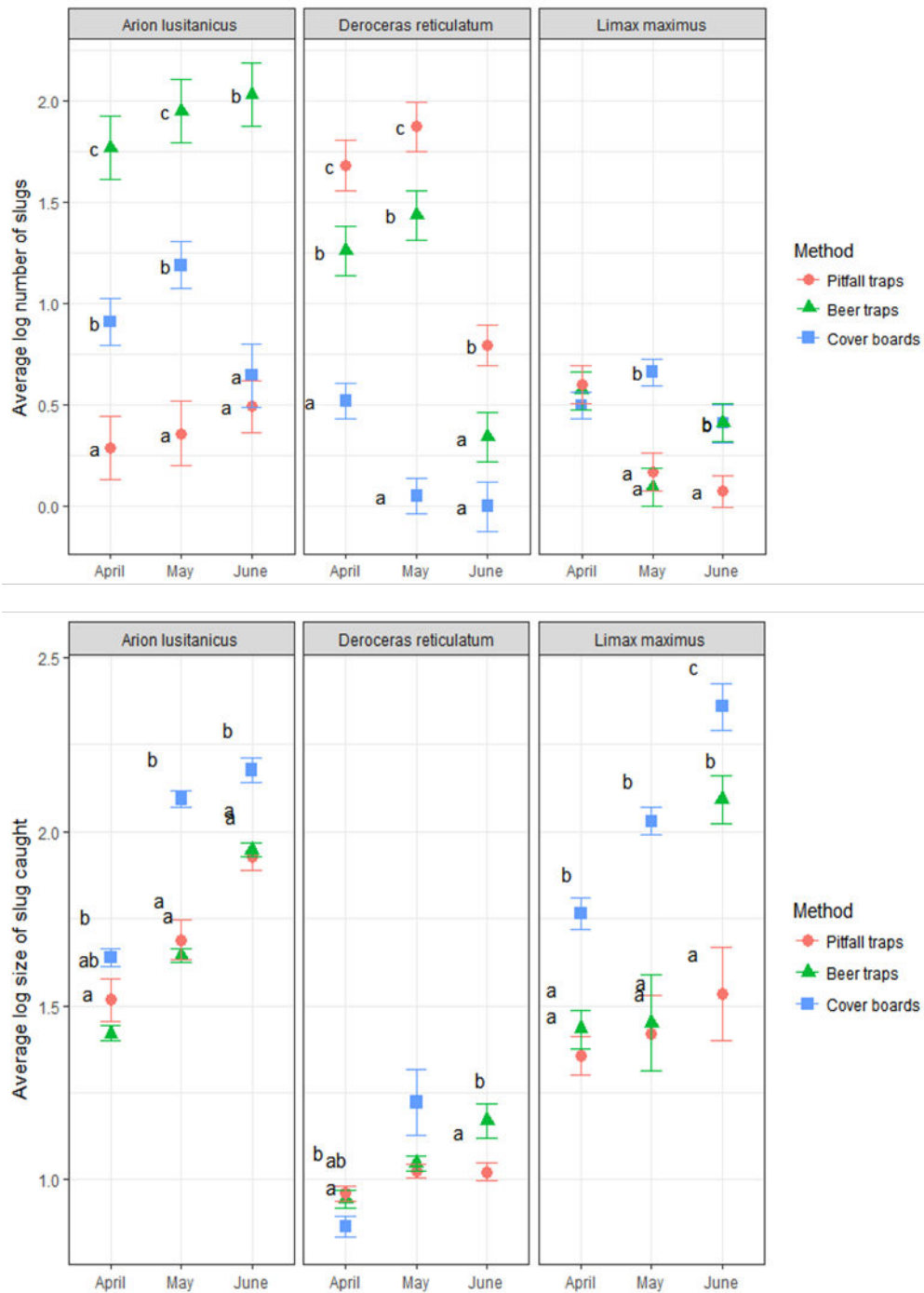


Figure 47. Mean (+SE) number (Top panel) and size (Bottom panel) of slugs caught in function of month, species and method. Different letters indicate significant difference between methods for the same sampling month ($P < 0.05$, Tukey HSD contrast method). Means were computed on log transformed data to reach residuals normality.

Arion lusitanicus

Number of *Arion lusitanicus* caught was significantly ($F=67.7$; $df=2$, $P<0.0001$) affected by trapping method with significantly more slugs caught in attractive compared to neutral traps and cover boards from April to June, and significantly more slugs caught with cover boards compared to neutral pitfall traps in April and May.

ANOVA found significant ($F=14.3$, $df=4$, $P<0.0001$) higher average size of slugs trapped under cover boards compared to pitfall and beer traps in May and June, while those caught in neutral and attractive traps never significantly differed.

Deroceras reticulatum

We found a significant interaction between the sampling method and month for the abundance of *D. reticulatum* ($F=8.1$, $df=4$, $P<0.0001$). Abundance was significantly higher in neutral traps compared to attractive traps and cover boards from April to June, and significantly higher in beer compared to cover boards in April and May.

Average size of *D. reticulatum* was significantly ($F=5.4$, $df=3$, $P=0.001$) lower in April under cover boards compared to neutral traps, and higher in attractive traps in June compared to neutral traps.

Limax maximus

A significant interaction was observed for *L. maximus* between month and sampling method ($F=7.15$, $df=4$, $P<0.0001$). Higher abundance was observed under cover boards than in attractive traps in May but no individuals were caught with this technic in June, where significantly more slugs were caught with beer compared to water pitfall traps.

Limax maximus individuals caught under cover boards were significantly ($F=3.26$, $df=4$, $P=0.01$) larger compared to pitfall traps and beer traps from April to June. In June, average size of slugs caught with beer trapping was significantly larger than those caught with pitfall traps.

3.3 Effects of the AF on slugs activity-density

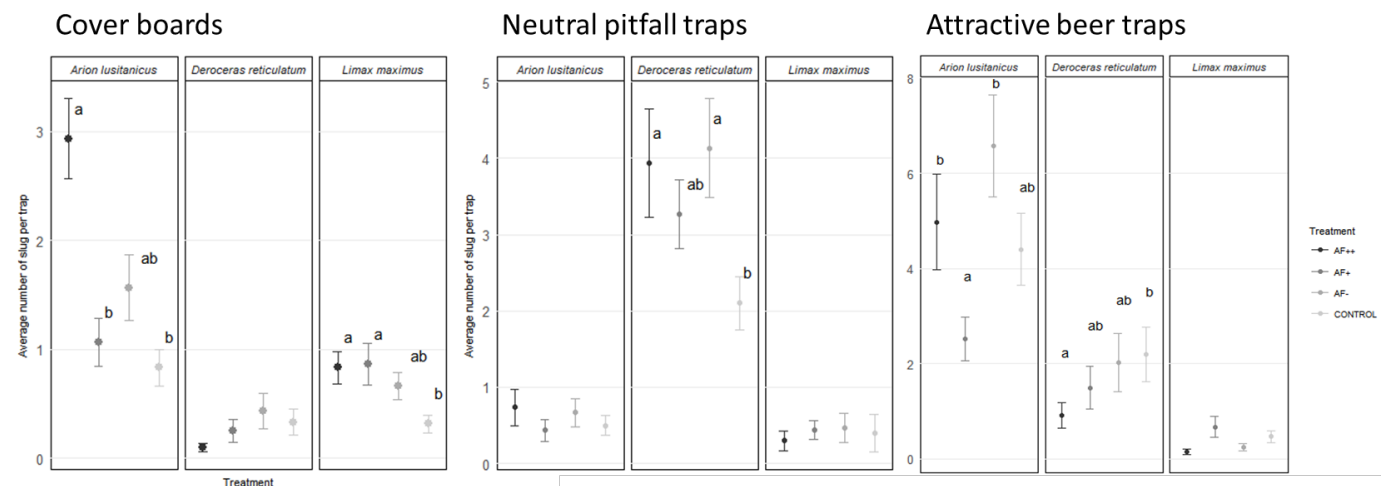


Figure 48. Mean (+SE) activity-density of the three slug species in function of trapping method in the four treatments (AF++ = light pruning, AF+ = strong pruning, AF- = pollarding). Different letters indicate a significant difference between treatments ($P < 0.05$, Tukey HSD contrast method).

3.4 Cover boards sampling

612 individuals were caught in total for 6 sampling dates. 384 were *Arion* sp. (62.7 %), 161 *L. maximus* (26.3 %) and 67 *D. reticulatum* (11 %)

ANOVA showed significant effect of treatment on activity-density ($df=3$, $F=7.79$, $P=0.001$), with significantly higher activity-density in AF++ compared to the other treatments, with 2.92 ± 0.36 individuals, 1.57 ± 0.3 in AF-, 1.06 ± 0.22 in AF+ and 0.83 ± 0.16 per pitfall in control (Figure 48: Cover boards).

For *D. reticulatum* activity-density, no significant effect of treatments on activity-density was observed ($df=3$, $F=1.34$, $P=0.27$), despite twice less individuals caught in AF++ compared to control.

Significant differences occurred for *L. maximus* ($F=3.27$, $df=3$, $P=0.02$), with more individuals caught in AF++ (0.83 ± 0.15) and AF+ (0.86 ± 0.19) than in control (0.31 ± 0.08).

3.5 Neutral traps

800 slugs were caught in 4 sampling sessions, with 637 *D. reticulatum* (79.6 %), 70 *L. maximus* (8.7 %) and 93 *A. lusitanicus* (11.6 %) (Figure 48: Neutral pitfall traps).

We found significant effect of treatment on activity-density of *D. reticulatum*, ($F=1.39$, $Df=3$, $p=0.22$), with more slugs caught in AF++ (3.93 ± 0.7) and AF- (1.39 ± 0.13) compared to control (0.71 ± 0.16) ($\text{Chi}^2=12.031$, $df=3$, $P=0.007$).

We observed no significant effect of treatment ($F=0.81$, $Df=3$, $P=0.50$) on *A. lusitanicus* activity-density. Average number of slugs caught by trap was 0.465 ± 0.06 . and for *L. maximus* with 0.35 ± 0.06 individual in average per trap.

3.6 Attractive trapping

1067 slugs were caught using beer traps in 4 sampling dates, with 739 *A. lusitanicus* (69.3 %), 266 (24.9 %) *D. reticulatum* and 62 *L. maximus* (0.33 %) (Figure 48: Attractive beer traps).

ANOVA found significant effect of treatment ($\text{Chisq}=18.11$, $df=3$, $P=0.0004$) on *A. lusitanicus*. Activity-density was significantly higher in AF- (6.57 ± 1.06) than in AF+ (2.52 ± 0.46), but intermediary in control and AF++ (4.4 ± 0.75 and 4.9 ± 1.0).

We found significant effect of treatment on *D. reticulatum* activity-density ($\text{Chisq}=7.88$, $Df=3$, $P=0.048$), with twice less individuals caught in AF++ (0.9 ± 0.27) compared to control (2.2 ± 0.56). No significant effect of treatment ($F=2.08$, $Df=3$, $P=0.1$) was detected for *L. maximus*, with in average 0.38 ± 0.07 individual caught per trap

3.7 Damages analysis

We found significant effect of interaction between treatment and date ($F=6.09$, $df=27$, $P < 0.001$). From April to May, damages were under 10% of eaten leaves in all treatments (Figure 49). Strong differences occurred in early June with significantly more damages in AF++ and AF- compared to control and AF+ (28.3% and 27.9 % vs 11.5% and 8.3%). Harvest occurred the 06/09 and the 06/16 for lettuces reaching the final commercial stage. Damages were then low in control (9.8% and 11.3 %) and significantly higher in AF treatments, reaching 40.8 % of leaves consumed in AF- the 09 June and 27 % the 16 in AF++ and AF-. Total effectives (n) at the later sampling date was 73 lettuces.

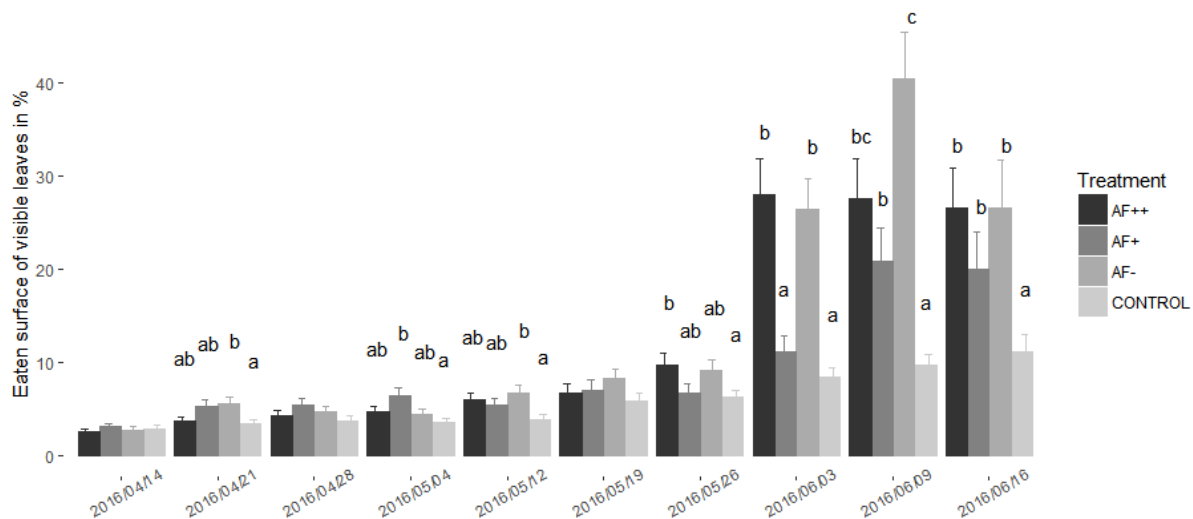


Figure 49. Mean (+SE) surface of visible leaves consumed in %. Different letters indicate significant differences between treatments at each sampling date (TukeyHSD, contrast method, $P < 0.05$).

3.8 Correlation analyses

For correlation analysis, data from pitfall traps, cover boards and beer samplings were gathered in the same dataset, for the months from March to June (Figure 50).

The first axis was mostly defined by lettuces damages, *A. lusitanicus* sampled in attractive and neutral pitfall traps. The second axis opposed *D. reticulatum* and *A. lusitanicus* sampled under cover boards to *L. maximus* sampled under cover boards. The variability explained by the two first axes was 38.5 %. The variables best correlated with lettuce damages were *A. lusitanicus* caught with neutral traps (0.42, $t=4.48$, $df=58$, $P < 0.0001$), and *A. lusitanicus* caught with attractive traps (0.28, $t=4.39$, $df=58$, $P < 0.0001$). The treatments differed only slightly following the second axis but did not along the first axis. First axis separated the months of March and April, associated with higher number of *D. reticulatum* caught under cover boards, to June which was associated with higher damages and higher biomass of *A. lusitanicus* caught mainly with neutral sampling and attractive in a smaller amount. Envfit gave a significant correlation ($R^2=0.44$, $P=0.001$) of damages with the factorial plan and showed high correlation with *A. lusitanicus* caught in neutral traps.

We found significant positive effect of biomass of *A. lusitanicus* caught with neutral sampling on damages only for control (t value, $df=52$, $P=0.012$), estimates are shown in Table 8. Damages were log transformed to reach residuals normality.

Table 8. Effect of average biomass of *Arion lusitanicus* caught in salted water pitfall traps on lettuce damages in function of sampling treatment, in the month of June.

Treatment	Estimate	SE	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1,96926	0,24427	8,062	***
AF++	0,01034	0,02042	0,506	
AF+	0,02332	0,3303	0,706	
AF-	0,044	0,03871	1,136	
Control	0,08261	0,0317	2,606	*

No significant effect was found for slug size trapped with attractive sampling ($F=0.57$, $df=1$,

$P=0.45$) for the month of June.

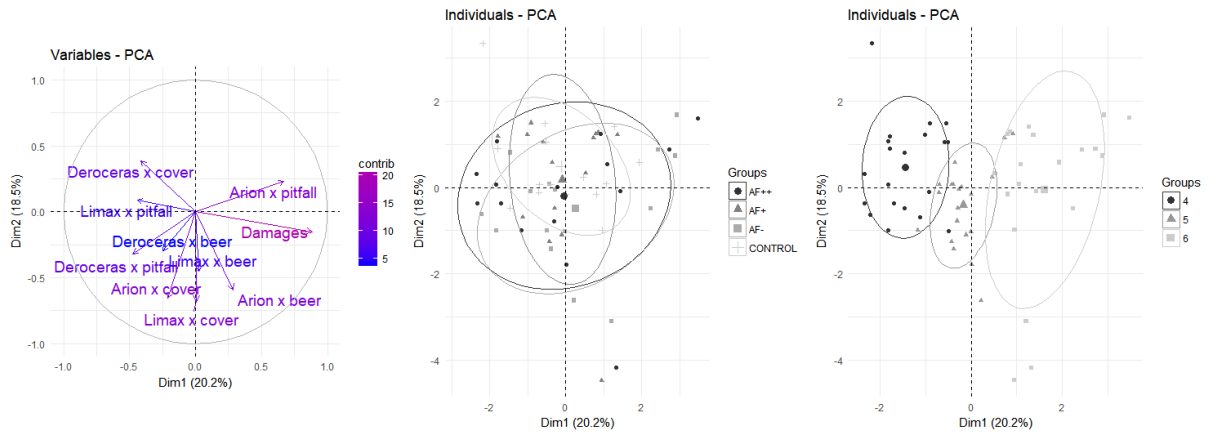


Figure 50. Principal component analysis of monthly observed damages in correlation with combinations of trapping methods and average biomass of slugs caught per month. Correlation circle: left panel, treatment ellipses (66 %): central panel, month ellipses (66%, 4=April, 5=May, 6=June): right panel.

4 DISCUSSION

4.1 Effect of trapping method

Results from our study showed the great impact of the trapping technic on the average number and size of trapped slugs. It has been already shown that cover boards technic is biased toward larger individuals (Cordoba et al., 2011), which is consistent with our results, as very few *D. reticulatum*, a small species, were found under cover boards in June compared to *A. lusitanicus* and *L. maximus*, which are larger species. Individuals found under this kind of traps were also significantly larger compared to those trapped with pitfall and beer traps. Smaller slugs are more sensitive to low moisture substrate content which reduce detection probability using this technic (Hommay et al., 2003). We also showed that in June when temperature increased, cover boards sampling seems to under estimate slug activity-density, especially in the less shaded treatments and control. Pitfall and attractive sampling efficiency seemed to be less influenced by temperatures but showed contrasted results. *A. lusitanicus* was more caught with the attractive traps while *D. reticulatum* was more found in non-attractive traps, but both technics yielded similar sized individuals for a same species. This indicate that cover boards might give wrong trends in evaluation of slugs activity, especially if trap sun exposition is not the same due to tree presence or difference in belowground vegetation. *A. lusitanicus* was shown to highly respond to beer compared to water by Kappes (2006) with a 129 factor while *D. reticulatum* was only twice more abundant in beer traps. In our study, *A. lusitanicus* number was 8 times higher in beer compared to neutral traps. Preference for different type of beers was already shown for both *A. lusitanicus* (Piechowicz et al., 2014) and *D. reticulatum* (Dankowska, 2011) but in the latter case, preference for beer compared to water was not tested. Kappes (2006) also indirectly suggested that in absence of rain, water in pitfall traps could act as attractive, which might have occurred in our study, with more *D. reticulatum* caught in water compared to beer trapping. Water pitfall traps in a less shady environment could then have been more attractive for slugs compared to those in more shady and temperate conditions.

4.2 Canopy treatment impact on activity-density

Attractive beer traps caught higher activity-density of *D. reticulatum* in control versus AF++ (4 vs 2 individuals per trap), contrary to neutral pitfall traps which showed an opposite trend. This suggest an interaction between beer attractivity and treatment. *L. maximus* exhibited the same trend than *A. lusitanicus* caught under cover boards with more individuals found in AF++ compared to other treatments, but no significant difference was found with pitfall and beer traps.

Considering raw abundances, *D. reticulatum* was found in lower abundance than *A. lusitanicus*. This is consistent with previous studies which showed that *A. lusitanicus* populations increased in undisturbed area such as grassy strips whereas *D. reticulatum* is less dependent of grassy strips and more adapted to arable field conditions (Douglas and Tooker, 2012; Frank, 1998; Kozłowski, 2007). *A. lusitanicus* increased by the presence of non-managed grassy strips and to be a serious pest for seedlings in the first 2 to 10 meters from the grassy strip, depending on local contexts (Eggenschwiler et al., 2013; Frank, 1998). Precise population estimation could be achieved using defined area trapping to assess which of *D. reticulatum* or *A. lusitanicus* is the more abundant on the site (Clements and Murray, 1991).

4.3 Relationships with lettuce damages

Damages of lettuces were clearly impacted by treatments, with in average higher damages at the end of the experiment under trees compared to control, except in AF+ where damages were intermediate. Drastic changes occurred mostly in June with a visible consumed leave percentage multiply by 3 in one week in AF++ and AF-. Examination of correlation between averaged slug biomass and damages indicates that *A. lusitanicus* caught in neutral pitfall traps were best correlated with average damages, in June. *A. lusitanicus* caught with cover boards were not associated with damages. The poor correlation between *A. lusitanicus* caught with beer with lettuces damages compared to those caught with neutral pitfall trapping indicates that slugs might have been partly attracted from surrounding areas and were not specially involved in damaging studied lettuces. Neutral traps found better correlation with damages in June which was a critical point for crops but were still insufficient to predict observed damages differences between treatments.

We found that number of *A. lusitanicus* slugs caught with pitfall traps (neutral and attractive) was still high in June which is consistent with the dynamics of this large spring slug which can reach up to 50 slugs per 1m² in wildflower strips (Briner and Frank, 1998; Kozłowski, 2007). Because of the absence of freezing temperature during previous winter, it is possible that slug populations were greatly enhanced when experiment took place. It is highly plausible that both *D. reticulatum* and *L. maximus* caused also some damages to lettuces, but probably in a fewer proportion compared to *A. lusitanicus*, which could have hide their respective effects. Direct observations over lettuces during slug activity at dawn or dusk could help to better understand the impact of each species separately.

It was not unexpected that slugs activity-density by treatments did not fully reflect observed damages, despite the use of different monitoring technics. Food intake by slugs depends on individual needs, activity and choice regarding other available food resources. It is possible that grassy strips and/or weeds differed between treatment and were more or less consumed by slugs, limiting or increasing attractiveness to lettuces (Briner and Frank, 1998; Brooks et al., 2003; Buschmann et al., 2005; Kozłowski and Kozłowska, 2008).

5 CONCLUSIONS

Our conclusion on sampling method in a perspective of risk assessment in horticultural context is that neutral pitfall traps is more appropriate than cover boards, which underestimate small species and individuals activity in the case of drying weather. Both beer and water pitfall traps seemed complementary to survey respectively *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum* activity-density respectively but neutral pitfall traps were the best correlated with damages, especially in June. *Arion lusitanicus* was the more linked to lettuce damages but measured activity-density didn't correctly reflect observed damages under lettuces. Higher damages observed under trees underline possibility of different alternative resources due to microclimatic differences between treatments.

Compléments

Les limaces constituaient le modèle de ravageur initialement choisi pour étudier les relations entre Carabidae, agroforesterie et prédation, notamment car le lien proie-prédateur semblait évident à la lumière de la bibliographie (W. O. Symondson et al., 2002). Il est discuté dans le chapitre 3 du fait que la prédation au mois de mai 2016 de très petites limaces est presque nulle lors des expérimentations avec proies sentinelles, et d'après Barker (2004), la prédation sur limaces adultes n'est réalisée que par certaines espèces de moyennes ou grandes tailles tels que les *Pterostichus* ou les *Carabus*, qui sont relativement peu abondants sur le site d'expérimentation. Cependant, des mécanismes d'évitement ont été constatés chez les limaces exposées à des odeurs de Carabidae, des genres *Pterostichus* et *Carabus* (C. G. Armsworth et al., 2005). Des limaces ont eu des comportements de fuite ou ont passé davantage de temps à l'abri dans un milieu présentant des odeurs de *Carabus coriaceus*, par comparaison avec une zone non exposée à cette odeur (Bursztyka et al., 2013). Des essais en conditions contrôlées ont également mis en évidence une diminution de la consommation de feuilles de salade par *Deroceras reticulatum* et *Arion subfuscus* en présence de *Carabus nemoralis*, mais pas de *Pterostichus melanarius* (Renkema et al., 2014).

Une analyse des corrélations entre activité-densité des carabes, limaces et dégâts a donc été réalisée afin de détecter des liens potentiels, en intégrant les données issues des suivis Barber présentés dans le chapitre 2 pour les mois d'avril, mai et juin 2015 (individus capturés dans la ligne de salades) (Figure 51).

Cette analyse n'a confirmé aucune corrélation négative significative entre dégâts et activité de Carabidae, mais a au contraire mis en évidence une association positive entre l'importance des dégâts et l'activité-densité de *Carabus violaceus* (9 individus) et *Pterostichus madidus* (31 individus) (respectivement 43 et 74 %, $P < 0.001$). Il y a également une corrélation forte entre les Arionidae (en biomasse) capturées dans les pots barber et le nombre de *Pterostichus madidus* capturés.

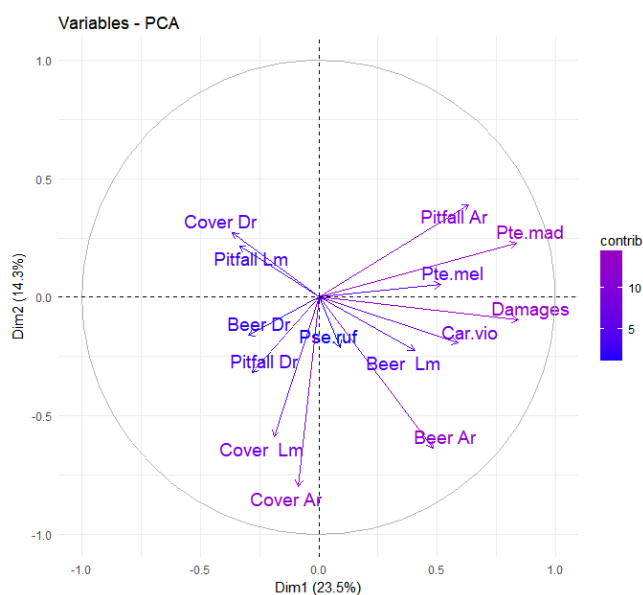


Figure 51. Analyse en composante principale des activités-densités de limaces, Carabidae et dégâts sur salades. Beer = piège attractif, Pitfall = piège à l'eau, Cover = planche. Dr = *Deroceras reticulatum*, Lm = *Limax maximus*, Ar = *Arion lusitanicus*. Pte.mad = *Pterostichus madidus*, Pte.mel = *Pterostichus melanarius*, Car.vio = *Carabus violaceus*. Damages = Dégâts observés.

Un contrôle biologique par les carabes sur les limaces ou un effet de protection sur les cultures n'a donc pas été mis en évidence.

Des études en conditions de culture plus homogènes (blé d'hiver) ont montré que les dynamiques spatiales de *Pterostichus melanarius* et de *Deroceras reticulatum* ayant consommé des limaces peuvent alterner entre corrélation positive et négative d'un mois à l'autre (Bohan et al., 2000). La simple étude des corrélations entre les deux populations ne permettrait probablement pas d'établir la réalité et l'intensité d'un potentiel contrôle biologique par les carabes dans les traitements agroforestiers. Un suivi beaucoup plus fin pourrait être testé, en excluant des salades certaines tailles de carabes au moyen de barrières perforés par exemple, permettant néanmoins le passage des limaces de toutes tailles.

Symondson et al. (2006) montrent qu'en présence de proies alternatives, cette même espèce de Carabidae (*P. melanarius*) ne s'attaque plus aux limaces. Des mesures complémentaires paraissent donc nécessaires pour comprendre les liens potentiels entre Carabidae et limaces en conditions agroforestières. Une expérimentation d'exclusion des Carabidae au sein de chaque traitement pourrait donc permettre d'établir ce lien, en la complétant éventuellement par des analyses de contenus stomacaux (recherche d'ADN par exemple).

Il serait également intéressant d'évaluer les abondances de limaces à l'aide de technique d'échantillonnage d'unité délimitée de surface de sol, afin d'obtenir une image non biaisée par l'activité des populations de limaces en fonction du traitement. Ces techniques sont plus chronophages mais permettent d'estimer une abondance de limaces par mètre carré (Clements and Murray, 1991), ce qui compléterait les présentes observations. Le rôle positif ou non des bandes enherbées sur l'abondance des populations de limaces devra être particulièrement éclairci.

DISCUSSION GENERALE

Les systèmes agroforestiers maraîchers sont des systèmes ré-émergents en Europe, dont le potentiel en termes de lutte biologique par conservation est encore mal connu. En particulier, la présence d'arbres est susceptible de modifier le microclimat, paramètre intervenant à de nombreux niveaux sur les interactions proies-prédateurs (Figure 52). L'objectif de cette thèse était d'identifier et vérifier plusieurs hypothèses quant à l'effet potentiel de l'ouverture de la canopée sur le microclimat et les composantes des relations proies-prédateurs. Dans cette partie, ces hypothèses sont discutées au regard des résultats obtenus, et des perspectives sont proposées.

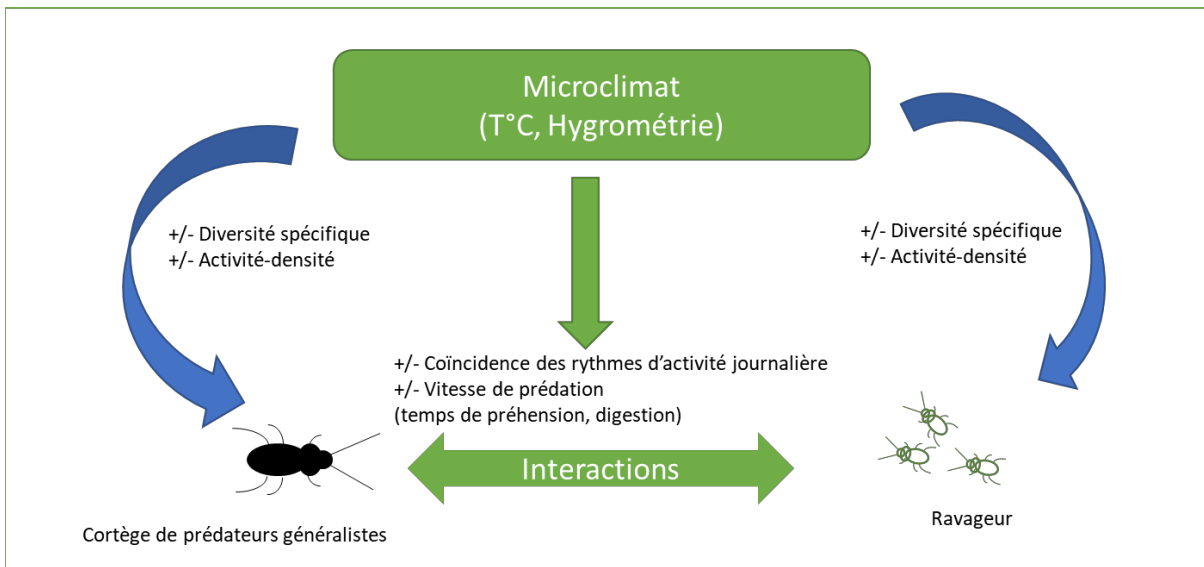


Figure 52. Influence potentielle du microclimat sur les interactions entre prédateurs généralistes et un ravageur.

1 Démarche et site d'étude

Les expérimentations se sont basées exclusivement sur un site, les Terres de Roumassouze, site pilote du projet ARBRATATOUILLE. L'intérêt de s'intéresser à un système existant plutôt qu'à un site expérimental réside notamment dans sa représentativité des pratiques agricoles en maraîchage biologique diversifié. Les pratiques des paysans qui gèrent la ferme (Denis et Virginie Florès) sont caractérisées notamment par la faible quantité de fertilisants utilisés (pas de fumier sur les cultures en 2015 et 2016, ni avant), la volonté d'utiliser le moins de pesticides possible et de limiter le travail du sol en travaillant sur des planches de cultures pérennes. Ces choix correspondent à une forme de stratégie de protection des cultures dite « écologiquement intensive », reconnue en vergers de pommiers conduit en Agriculture Biologique (Marliac, 2015), et qui pourrait faire l'objet d'une étude en contexte maraîcher.

L'une des limites fortes de ce dispositif est cependant l'impossibilité de répliquer les expérimentations sur d'autres sites, ce qui limite la transposition des résultats obtenus à d'autres systèmes, mais aussi parfois l'interprétation des résultats. La démarche participative engagée dans le cadre du projet ARBRATATOUILLE a également influencé les dispositifs mis en place : par exemple la fréquence de fauchage de l'herbe dépend de l'appréciation des paysans du risque de dissémination en graines d'adventices dans les cultures, et pas d'un choix expérimental. L'irrigation a également été raisonnée

en fonction des besoins en eaux des cultures selon l'appréciation des paysans. Les pratiques appliquées à chaque traitement ont néanmoins été réalisées de la manière la plus homogène possible afin de minimiser au plus la variabilité entre les traitements. La taille du dispositif a été limitée par le temps de travail disponible pour s'occuper des cultures. Une surface de 0.4 ha en maraîchage demande effectivement beaucoup de main d'œuvre. Un plan expérimental avec des traitements répliqués auraient été préférable, mais la mise en place de parcelles agroforestières matures ne peut pas être réalisée aisément. La mise en place d'un gradient est donc apparue comme une alternative nécessaire pour pouvoir réaliser ces expérimentations.

Les résultats obtenus doivent donc être contextualisés et ne pourraient être extrapolés directement à d'autres systèmes agroforestiers. Cependant, l'examen de nos résultats au regard de la littérature déjà existante permet de discuter au cas par cas de leur validité et des implications potentielles.

2 Impacts microclimatiques du couvert arboré

Au-delà de la présence d'arbres, la forme de la canopée influence le microclimat. Plus la canopée est développée, plus ces effets sont forts. Ces effets ont été mis en évidence en systèmes forestiers tempérés et agroforestiers tropicaux (Chen et al., 1999; Lin, 2007). Il s'agit donc pour ce travail, de vérifier ces effets attendus, et de les quantifier. Les arbres ont comme effet de tamponner les températures extrêmes, maximales et minimales, conduisant à des températures de l'air inférieures en journée et supérieures la nuit. L'amplitude de ces variations dépend de la saison et du moment de la journée, mais également de l'ouverture de la canopée car, plus cette dernière est fermée, plus la différence est forte avec une parcelle sans arbre.

Par exemple, à 14h au mois de juillet 2015, des températures sont plus fraîches de 1.5°C dans la modalité la plus fermée, et des températures sont plus chaudes la nuit à 02h, d'environ 1 °C. Les différences observées en juillet 2016 sur la période de 12h à 15h étaient de près de 2.5°C entre la modalité AF++ et le témoin, en ne considérant que les sondes situées à 2 mètres du sol. Cet effet « tampon » s'intensifie au débouillage des arbres en mai et dure jusqu'à la fin de l'automne, où l'effet est cependant légèrement moins fort qu'en été.

Un faible nombre de sondes a pu être disposé sur le site pour des raisons pratiques et budgétaires, et des mesures plus robustes seraient nécessaires pour quantifier précisément l'effet de la canopée sur la température à différentes hauteurs. Les mesures ne concernent que l'air (à 2 m et 1m du sol) et, pour mieux caractériser les effets sur la faune épigée, pourraient être complétées avec des mesures de températures de surface du sol. L'ombre portée de la canopée prévient le réchauffement, et les écarts de températures de surface entre sols exposés ou ombragés pourraient être largement supérieurs aux écarts de températures de l'air. La forme des houppiers peut également influencer l'hétérogénéité de l'ensoleillement au sein des traitements, ce qui pourrait affecter très localement la faune du sol. Un partenariat avec l'UMR AMAP du CIRAD a pour objectif de cartographier la compétition lumineuse des modalités d'ARBRATATOUILLE, au moyen de la technologie LIDAR. Des résultats préliminaires montrent l'influence de la taille du houppier sur la lumière transmise à 1,5 m du sol, et l'hétérogénéité intra-traitement de cette variable. La Figure 53 présente une représentation du taux de lumière transmise sur les parcelles d'expérimentations d'avril à septembre 2015. Par exemple, des variations de ce taux s'observent, de 20 % au nord d'un arbre AF- (au centre) à plus de 60% entre 4 arbres, tandis que la modalité AF++ (à droite) est plus homogène.

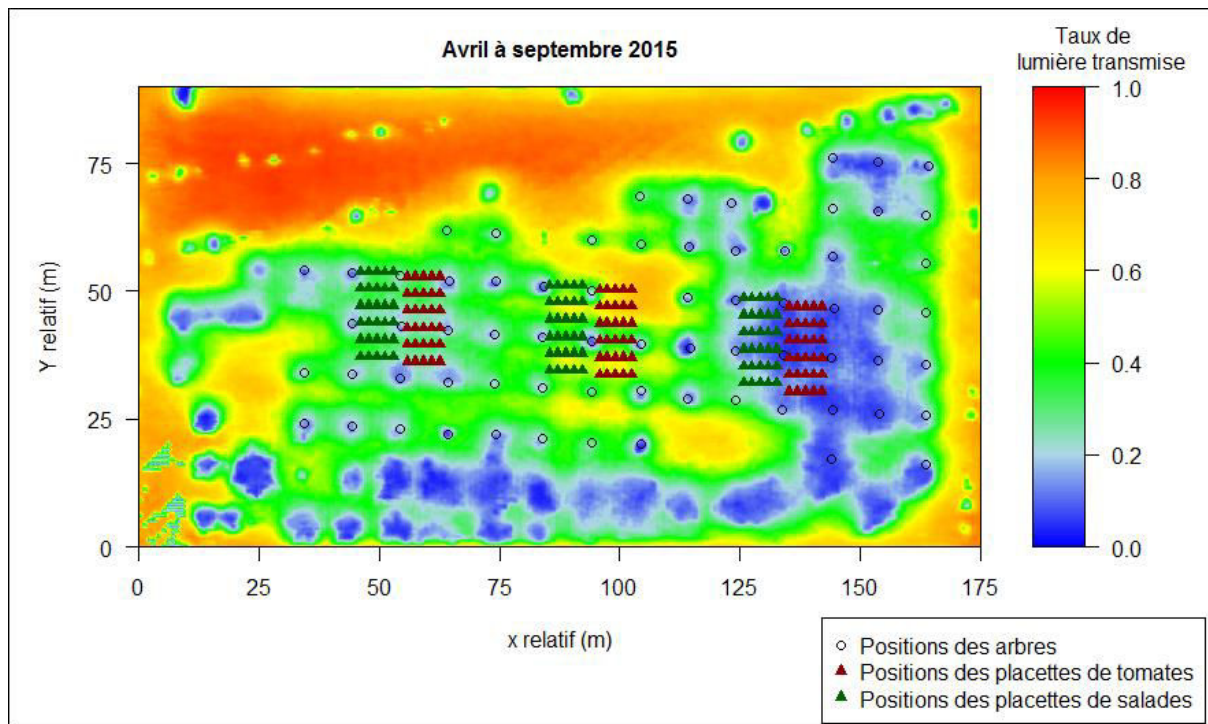


Figure 53. Représentation du taux de lumière transmise sur les parcelles expérimentales d'ARBRATATOUILLE pour la période d'avril à septembre 2015 (Stage Baptiste Delor, CIRAD AMAP, 2016).

De même, la mesure de la vitesse du vent et de la couverture nuageuse permettrait d'affiner l'impact du couvert arboré avec plus de précision, car un vent fort ou un temps nuageux impactera nécessairement les différences entre modalités. Une approche plus fine de la mesure des température des cultures et bande enherbée semblerait également utile car certains effets microclimatiques additifs pourrait également modifier fortement les paramètres de température et d'hygrométrie à l'échelle de l'habitat (Suggitt et al., 2011).

La proximité des traitements a probablement influencé les températures nocturnes dans les modalités agroforestières qui sont situées dans la continuité directe d'une zone densément couverte par des noyers conduits classiquement (au sud). Ceci peut contribuer à expliquer pourquoi des différences fortes ont été observées la nuit entre AF- et le témoin en 2015, alors que la canopée était réduite à moins de 50 % de couverture. Ainsi, cette modalité en particulier présente une température plus élevée la nuit que si elle avait été isolée. Des mesures selon un gradient d'éloignement aux différents éléments paysagers pourraient permettre d'évaluer ces effets de lisières à l'échelle globale de l'exploitation. La suite du projet ARBRATATOUILLE prévoit notamment l'étude de la compétition hydrique sur les parcelles, il est également prévu d'y mesurer la teneur en eau du sol dans les différents traitements, l'hygrométrie de l'air ne reflétant pas nécessairement bien ce paramètre.

3 Influence de l'agroforesterie et sa canopée sur les communautés de Carabidae

3.1 Effet de l'agroforesterie et du traitement de la canopée sur la composition taxonomique des Carabidae

La première hypothèse de ce travail est la suivante :

(i) L'agroforesterie et la gestion de la canopée implique des changements de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de Carabidae.

Plus particulièrement, en changeant les paramètres de niches écologiques liés au microclimat, il était attendu que la diversité des espèces change entre les traitements, affectant possiblement la structure des communautés.

Les résultats obtenus montrent que la structure taxonomique est globalement peu affectée par les traitements, malgré des préférences marquées pour certaines espèces dominantes. La richesse spécifique des Carabidae est restée similaire entre les traitements agroforestiers et le témoin, à l'échelle saisonnière et sur les deux années de suivis. Un nombre similaire d'espèces spécifiques a été trouvé par modalité, ce qui se traduit notamment par une absence de différence pour l'indice de Shannon-Weaver, sensible aux espèces rares. En revanche, étant donné les variations importantes d'activité-densité d'espèces dominantes, il pouvait être attendu que l'indice d'équitabilité puisse être affecté par les traitements, ce qui n'est vrai qu'en 2015, où celui-ci est moins fort en AF+ qu'en AF++, avec les valeurs maximums trouvées dans le témoin. L'activité densité est à cette période également significativement inférieure en AF++ en comparaison du témoin (environ 1.7 individus en moins par piège) et semble progresser avec l'ouverture de la canopée. En 2016, aucune différence n'est détectée pour les indices testés. Le niveau d'ombrage et l'agroforesterie ne semble donc pas augmenter globalement la richesse en espèces de carabes.

La littérature concernant les plantations forestières monospécifiques, telles que les peupleraies, est intéressante au regard de la présente étude, notamment lorsque le labour y est utilisé pour réguler la végétation sous-jacente. Allegro and Sciaky (2003) ont ainsi montré l'absence de corrélation entre les indices de diversité de Shannon-Wiever et d'équitabilité avec l'âge des peupleraies étudiées. Ils montrent en revanche que la composition des espèces change en fonction de l'âge des peupleraies, et avancent notamment comme explication de ces changements le rôle microclimatique des arbres lors du développement de la couronne de ceux-ci. Ils soulignent également l'effet de boisements naturels voisins pour la colonisation d'espèces forestières ou de ripisylves sans lesquelles la composition reste inchangée. Ces mécanismes semblent proches de ce qui s'observe dans les traitements expérimentaux de cette étude, par exemple pour l'espèce *Chlaenius tibialis*, trouvée spécifiquement dans la modalité AF++ en 2016 (plus de 100 individus) et qui est typique des bords de rivière (Jeannel, 1942).

Ce sont globalement les carabes de milieux agricoles qui dominent la communauté : *Pseudoophonus rufipes*, *Pterostichus madidus*, *Poecilus cupreus*, *Calathus fuscipes*. Ils représentent plus de 70% des effectifs totaux capturés, et sont des espèces fréquemment rencontrées en contexte agricole, notamment en grandes cultures (J.M. Holland and Luff, 2000; Thiele, 1977a).

3.2 Effet de l'agroforesterie et du traitement de la canopée sur l'activité-densité spécifique des Carabidae

Les indices de diversité ne montrent pas de différences majeures entre les différents traitements et le témoin. Mais l'analyse de l'activité-densité des espèces dominantes (représentant 85 % des individus capturés) montre que le traitement agroforestier peut influencer leur activité-densité. L'affinité pour des conditions de canopée plus ou moins ouverte a été peu étudiée en milieu agricole, et ce travail constitue donc une première avancée concernant les préférences d'espèces de Carabidae dans ce contexte. Huit espèces (représentant 60 % des effectifs totaux capturés) ont été trouvées en proportions significativement différentes entre au moins deux modalités. Une forte proportion d'espèces (40 sur 93 au total) s'est trouvée uniquement dans un seul traitement : mais il est statistiquement plus compliqué d'établir l'affinité de ces espèces rares pour des conditions spécifiques.

Une approche multi-sites permettrait de généraliser ce type d'observation. Malgré la proximité des traitements, certaines espèces abondantes comme *Poecilus cupreus* n'ont été que très peu capturées dans les modalités agroforestières, et pas du tout en 2016 dans les modalités AF- et AF+. Ainsi en 2015, dix fois plus d'individus de cette espèce se retrouvent dans le témoin en comparaison avec les traitements agroforestiers. Le constat inverse peut être fait pour l'espèce *Chlaenius tibialis*. Ces deux espèces ont une taille d'environ 8 mm, et peuvent se déplacer de quelques mètres par jour. Les carabes en présence d'un milieu peu favorable cherchent activement à s'en extraire, en choisissant une direction qu'ils parcourent sur une certaine distance (Thiele, 1977). Ces résultats viennent renforcer l'hypothèse d'un effet fort des conditions agroforestières sur la préférence de ces espèces. Par exemple, une étude de Holland et al. (2004) montre des déplacements possibles sur une distance maximale de 43 mètres en un jour pour *Pterostichus madidus*, avec une moyenne de 12 mètres. *Poecilus cupreus* peut également parcourir des distances similaires comme cela a été démontré par les expérimentations de (Thomas et al., 2001, 1998) en milieux cultivés. Il faut rappeler que les modalités agroforestières étaient éloignées d'une trentaine de mètres du témoin.

Une limite qui pourrait être avancée pour discuter des préférences de traitements observés, et plus globalement du dispositif, est le fait que les Carabidae peuvent avoir une distribution spatiale agrégée au sein d'une parcelle de monoculture, ce qui peut introduire de la variabilité lors de l'échantillonnage. Ces agrégations ont été étudiées principalement en contexte de grandes cultures et sur des surfaces de plusieurs hectares, notamment afin de déterminer l'échelle la plus adéquate pour limiter cette variabilité (Ashcroft and Gollan, 2011; Gongalsky et al., 2008). Les auteurs ont mesuré la couverture végétale et l'humidité du sol pour expliquer les corrélations spatiales observées chez les Carabidae, sans nécessairement pouvoir déterminer le ou les facteurs principaux. Les facteurs avancés sont principalement la disponibilité en ressource trophique et les paramètres environnementaux, ce qui reste très large. Certains auteurs ont étudié ces agrégations dans le cadre de relations proies-prédateurs impliquant des pucerons (Winder, 2004) ou des limaces (Symondson et al., 2002), et ont effectivement montré la corrélation spatiale entre les populations. Les présents résultats ont également pu être affectés par ce type d'effet. Un des facteurs qui peut être discuté dans ce cadre est l'influence potentielle du paysage environnant.

En particulier, les modalités agroforestières étant incluses dans un système agroforestier, la colonisation par des espèces de ce système a pu être plus forte que dans la parcelle témoin. A l'inverse, le témoin entouré de parcelles ouvertes a pu être colonisé plus fortement par des espèces favorisées par l'absence d'arbres. Une étude de l'émergence des Carabidae permettrait de déterminer avec plus de précision l'affinité des espèces pour les milieux agroforestiers, notamment pour les espèces dont les différences d'activité-densité sont faibles ou nulles entre traitements. Une étude par capture-marquage-recapture des Carabidae permettrait également d'appréhender l'influence des mouvements au sein des traitements et avec le paysage environnant. Là encore, une approche sur un réseau de parcelles pourrait permettre d'identifier avec plus de précision l'impact du couvert arboré sur l'activité-densité et les préférences des Carabidae en système agroforestier. La forte limite actuelle à ce type d'étude est l'absence généralisée de parcelles agroforestières matures et de surcroît conduites en maraîchage biologique. Un échantillonnage avant la mise en place du dispositif aurait également pu permettre d'identifier des différences de faunes initiales entre les traitements.

Une hypothèse forte en agro-écologie est que l'augmentation de la diversité végétale peut induire une augmentation de la diversité en ennemis naturels. Dans cette étude, la diversité végétale cultivée était identique entre les traitements (hors arbres) mais la diversité végétale des bandes enherbées n'a pas été contrôlée. C'est une piste de recherche à développer. La diversité végétale des bandes enherbées sous les arbres est-elle modifiée par l'ouverture de la canopée ? Quelles en sont les effets sur leur

fonctionnalité ? Et en quelle mesure cela peut-il influencer les communautés de prédateurs généralistes ?

Conclusions

Les effets sur la structure taxonomique semblent limités à la première année de suivis, indiquant une influence potentielle des perturbations liées à la mise en place du dispositif.

Le gradient d'ouverture de la canopée mis en place a un effet qui est principalement visible à l'échelle spécifique, chaque espèce pouvant présenter différents niveaux de préférences aux conditions agroforestières.

L'effet de ce gradient pourrait être testé en récupérant les valeurs d'ouverture de canopée et de température individuellement pour chaque pot-piège, afin d'étudier l'effet de l'hétérogénéité de l'ensoleillement sur l'activité-densité spécifique. Le développement des cartes de lumière transmise au sol pourrait permettre d'acquérir ces données à une échelle fine.

4 Impacts du couvert arboré sur la biodiversité fonctionnelle des Carabidae

La structure taxonomique est peu affectée par les traitements agroforestiers, notamment en 2016, à l'échelle saisonnière. Les traits fonctionnels des communautés sont en revanche différents d'une modalité à l'autre. Les communautés fonctionnelles de Carabidae sont d'abord principalement influencées par les aspects temporels, et notamment par les saisons. En particulier, les espèces de milieux ouverts dominent largement dans tous les traitements en été : c'est à cette période que les communautés sont les plus proches d'un point de vue fonctionnel, tandis qu'une forte variabilité apparaît au printemps et à l'automne. L'année d'échantillonnage joue également un rôle fort, ce qui serait lié à une diminution des espèces de milieux ouverts de 2015 à 2016. Les perturbations engendrées par la mise en place du site ont probablement favorisé la colonisation d'espèces pionnières de milieux ouverts, telles que *Pseudoophonus rufipes* ou *Poecilus cupreus*, qui ont légèrement régressé en 2016 avec l'apparition d'espèces eurytopiques (présentant une grande plasticité dans leur préférence d'ouverture de milieu), et de milieux fermés. Certaines espèces qui sont également caractéristiques d'un faible travail du sol, telles que *Carabus violaceus*, *Calathus fuscipes* ou *Pterostichus madidus*, sont effectivement plus abondantes en 2016.

L'ouverture de la canopée a cependant affecté les communautés de Carabidae : plus le milieu est fermé, plus il favorise les espèces hygrophiles, celles à affinité marquée pour des milieux ombragés, et celles de petite taille (<5mm) et ayant une affinité pour des proies « molles » telles que des collemboles ou des pucerons. Plus le milieu est ouvert, plus les communautés sont composées d'espèces de milieux ouverts et sans affinité marquée pour des conditions humides (hétérophiles). Les préférences alimentaires pour des ressources végétales (notamment en graines) et la morphologie des ailes ne semblent en revanche ne pas évoluer de manière linéaire avec le gradient d'ouverture de la canopée et sont très probablement affectées par d'autres facteurs.

Les analyses fonctionnelles, et notamment l'étude de l'affinité à l'ouverture de canopée, permettent d'appuyer l'importance du microclimat liée à l'agroforesterie pour expliquer les différences d'activité-densité spécifiques des carabes entre les traitements.

Les modalités agroforestières, et en particulier la modalité la plus fermée (AF++), ont hébergé davantage d'individus à affinité forestière et d'espèces ubiquistes tolérant une canopée relativement fermée, tel que *Calathus fuscipes*. Cette affinité varie selon les saisons et les traitements, avec un pic observé au printemps 2016, où cette proportion atteint plus de 55 % dans les modalités agroforestières, et 43% dans le témoin. Cette valeur peut paraître élevée pour une zone ouverte, ce qui peut provenir d'un biais lié à la littérature utilisée (codage d'une espèce ubiquiste comme forestière à cause d'une source unique par exemple), ou d'un comportement opportuniste d'une espèce à affinité forestière qui aurait colonisé le témoin.

Concernant le trait « affinité à l'humidité de l'habitat », les résultats étaient cohérents avec les observations microclimatiques et renforcent l'hypothèse d'influence microclimatique exercée sur les communautés par la présence des arbres. Les communautés semblent ainsi être en proportion davantage hygrophiles lorsque la canopée se referme. De nombreuses espèces ayant une affinité pour les milieux fermés sont aussi considérées comme hygrophiles, mais certaines espèces de bords de rivières telles que les *Chlaenius* ne semblent pas particulièrement dépendantes de la présence d'arbres. L'humidité du sol est un facteur important notamment pour le développement larvaire des Carabidae, et les adultes possèdent - au moins chez certaines espèces - des capteurs spécifiques qui leurs permettent de détecter l'humidité dans l'environnement (Thiele 1977). L'affinité à l'humidité peut également être corrélée à la morphologie des ailes et aux capacités de dispersion.

Brandmayr (1991) a fait l'hypothèse que la stabilité de l'humidité du sol lors du développement larvaire est en effet un facteur prédominant permettant d'expliquer la morphologie des ailes des populations de Carabidae. Ainsi, les espèces de plaine sont soumises à de forte variation du niveau d'humidité, connaissant notamment des sécheresses estivales, tandis que les forêts de montagnes permettent une stabilité de l'hygrométrie. L'instabilité du milieu et les perturbations en général semblent ainsi favoriser les espèces macroptères à forte capacité de déplacement (Ribera et al., 2001). La zone d'étude de ce travail de thèse est située dans une plaine inondable du Gardon d'Alès, ce qui explique en partie la très faible proportion d'espèces xérophiliques retrouvées, et la domination des assemblages par des espèces hétérophiles et hygrophiles, qui sont favorisées par les inondations (Lambeets et al., 2008). Les perturbations liées aux travaux du sol sont aussi connues pour favoriser les espèces à forte capacité de déplacement. Durant l'été 2016, il y a également davantage d'individus macroptères dans le témoin de que dans les traitements agroforestiers. Cependant, en automne la valeur moyenne dans le témoin est aussi forte qu'en AF+, à 40 % de la communauté brachyptère contre un maximum de 53% en AF++ ce qui ne permet pas de lier simplement la fermeture du milieu avec la tendance à la morphologie d'aile brachyptère.

L'analyse du régime trophique montre que le régime alimentaire moyen des communautés est également affecté par le traitement de la canopée. Les préférences alimentaires ont été subdivisées pour les analyses en trois grands types : proies molles, proies dures et végétaux. La séparation matériels végétales et proies animales a paru la plus importante car certaines espèces, bien que polyphages, ont une affinité alimentaire très marquée, par exemple pour les graines (Lövei and Sunderland, 1996) (genre *Ophonus*, *Harpalus*) ou pour les collemboles (genre *Asaphidon*). Cette spécialisation implique des stratégies différentes, et donc potentiellement des réactions différentes face aux changements du milieu, par exemple si un type de ressource se raréfie. Les différences les plus marquées l'étaient au printemps, où se retrouve dans les modalités agroforestières, une affinité plus importante pour les proies « molles » (Collemboles, limaces, pucerons, vers de terre, larves d'insectes) - et ce durant les deux années de suivis-, contrebalancée par une affinité plus importante pour les proies qualifiées de « dures » (Diplopodes, insectes, myriapodes) dans le témoin. La présence d'arbres, outre le microclimat, implique de nombreuses interactions biologiques indirectes qui n'ont

pas spécifiquement été prises en compte. C'est le cas du dépôt de feuilles en hiver, qui a pu favoriser l'activité de détritivores tels que les collemboles, qui rentrent dans l'alimentation de nombreux carabes tels que les *Asaphidions* (Bauer, 1985), dont l'espèce *A. curtum* a été trouvée abondamment dans les modalités AF++ et AF+.

La production de graines a également pu être affectée par le microclimat, car l'ombre est susceptible de modifier à la fois la composition des espèces végétales, mais également de diminuer le nombre de graines produites par plante, comme cela a été démontré expérimentalement notamment sur une malvacée (Bello et al., 1995). Les résultats montrent cependant que l'affinité pour du matériel végétal (et donc des graines) n'évolue pas de manière linéaire avec l'ouverture de la canopée, ce qui plaide également pour une future caractérisation fonctionnelle des communautés végétales d'adventices et des bandes enherbées afin de mieux étudier ce lien potentiel.

Aucun effet significatif des traitements n'a été observé sur la taille moyenne des communautés de carabes. (Rouabah et al., 2014) ont montré le rôle important des Carabidae de grandes tailles dans le contrôle de ravageurs (pucerons, œufs d'escargot et limaces, larves de ténébrion) en mésosomes, mais aucun effet de la diversité de tailles des prédateurs sur la suppression des proies. (Finch, 1996) montre cependant en conditions contrôlées que la prédation de la mouche du chou (*Delia radicum*) augmente linéairement avec la taille moyenne des espèces de prédateurs, mais qu'au-delà de 10 mm, les proies sont trop petites pour être prédatées.

Dans cette étude, la saison semble être le premier facteur affectant la taille des Carabidae, la moyenne de la communauté s'accroissant du printemps à l'automne. En comparant la diversité fonctionnelle de vergers de pommiers menés en Agriculture Biologique et agriculture conventionnelle, (Hedde et al., 2015) ont également trouvé des divergences très fortes selon les saisons, notamment dans les systèmes en Agriculture Biologique. (Blake et al., 1994) avaient précédemment montré que la taille moyenne des communautés de Carabidae diminue avec l'augmentation des perturbations dans les prairies, et est globalement plus importante dans les forêts et les landes. Les grandes espèces de carabes présentes sur le site (néanmoins en abondance relative faible) ne semblent pas avoir d'affinité spécifique avec les modalités agroforestières et ne composent qu'une faible part des individus échantillonnés.

L'une des limites de l'approche fonctionnelle est le nombre restreint de sources bibliographiques disponibles pour chaque trait, et en particulier concernant les traits considérés dans cette étude (26 concernant l'ouverture de la canopée, et 14 pour l'hygrométrie). Ainsi, peu d'études présentent des résultats comparant la préférence d'espèces en fonction de différentes ouvertures de canopée qui permettent de classer avec certitude leur affinité. Également, l'affinité des espèces pour différentes conditions d'humidité n'a que rarement été testée directement, et les informations utilisées seraient donc aussi susceptibles d'être améliorées. La zone pédoclimatique ou le contexte d'étude peuvent également influencer les résultats d'études. Par exemple, Turin et al. (2003) considère *Carabus violaceus* comme espèce eurytopique à l'échelle de l'Europe, tandis qu'il est identifié comme indicateur de milieu fermé par Magura et al. (2003), qui ont réalisé une étude sur l'abondance de Carabidae en fonction de différents degrés de fermeture du milieu. Certaines espèces telles que *Poecilus kugelanni* semblent affectionner les zones arborées présentant des ouvertures marquées (Taboada et al., 2011), ce qui contribuerait à expliquer cette forte valeur d'affinité aux conditions de canopée fermée retrouvée dans le témoin au printemps 2016.

Dans cette étude, les *Carabus coriaceus* de grandes tailles identifiés lors du suivi sont des espèces qui semblent affectionner les lisières comme le montre une étude de suivis télémétriques (Riecken and Raths, 1996), montrant que les individus suivis ont eu une préférence nette pour les écotones. Dans la

présente étude, de nombreuses larves de *Carabus violaceus* ont été retrouvées dans les modalités agroforestières la première année de suivi, alors qu'en 2016 cette espèce au stade larvaire a été observée de manière homogène entre les traitements. Il est possible que certaines espèces exploitent différemment ces habitats (ouverts et fermés) en fonction des conditions climatiques annuelles, ce qui pourrait être une future piste de recherche. L'étude d'autres groupes taxonomiques de la faune du sol permettraient d'appuyer ou relativiser ces observations (autres prédateurs, détritivores, phytophages).

Conclusions

Les communautés fonctionnelles de Carabidae ont été affectées par le gradient de fermeture de la canopée, qui a profité à certaines espèces préférant les milieux humides et fermés aux milieux ouverts. Ces préférences pourraient être liées, notamment, aux phases de développement larvaire, la stabilité de l'humidité du sol étant favorable aux espèces brachyptères.

Les préférences alimentaires ont également été modifiées par les traitements, mais pas la taille moyenne des communautés. Outre le microclimat, les arbres pourraient agir sur la faune du sol en changeant les ressources trophiques du milieu, par la modification des communautés végétales et en intervenant dans la production de litière en hiver.

La proportion d'espèces de milieux ouverts a diminué globalement en 2016 dans tous les traitements, ce qui pourrait impliquer que certaines perturbations liées aux travaux du sol pourraient favoriser les espèces pionnières de milieux ouverts dans les systèmes agroforestiers. L'analyse d'autres groupes taxonomiques du sol, tels que les Arachnidae, pourra permettre de renforcer ces premiers résultats ou de les discuter.

La structuration taxonomique et fonctionnelle des Carabidae dans les traitements semble dépendante de l'existence d'un microclimat, ou du moins d'un couvert arboré important. En l'absence d'effet microclimatique marqué, l'effet de l'agroforesterie pourrait être limité. D'autres voies non explorées pourraient cependant également modifier les communautés de la faune du sol, comme la présence d'une faune liée aux arbres, réalisant une partie de son cycle au sol (tel que le carpocapse de la noix, *Rhagoletis completa*, espèce invasive en France (Aluja et al. 2011)).

5 Prédation et interaction proies-prédateurs

5.1 Activité-journalière

L'un des objectifs de cette thèse est de tester l'effet du couvert arboré sur le rythme d'activité journalière des Carabidae et Arachnidae des différents traitements. L'hypothèse était que des différences de couvert arboré pourraient influencer le rythme circadien des prédateurs du sol.

Les analyses statistiques nécessitaient un grand nombre d'individus, aussi les résultats se sont focalisés sur les deux espèces majoritaires, *Pardosa hortensis* et *Pseudoophonus rufipes*, qui ont toutes les deux présenté des différences significatives d'activité à une période de la journée au moins, notamment au mois de juillet qui était la période la plus chaude de l'année. Les rythmes d'activité chez les arthropodes sont déterminés par de nombreux facteurs, notamment les changements de températures, de

luminosité et d'humidité (Thiele 1977). Ils fluctuent également en fonction de la saison (Krumpalova and Ivan, 2013; Luff, 1978).

Les différences d'activité de l'Arachnidae diurne (*Pardosa hortensis*) observées dans cette étude sont cohérents avec ceux d'Atienza et al. (1996) qui montrent une réduction de l'activité journalière d'*Angoleum nitidus* (Carabidae diurne) au centre de l'Espagne, en conditions estivale et ensoleillée, ou avec les observations de Edgar (1969) pour un Arachnidae du genre *Pardosa* en conditions de fort ensoleillement estival.

Le Carabidae *Pseudophonus rufipes* était principalement nocturne en juillet, mais son activité était plus précoce (19h-22h) en agroforesterie que dans le témoin. Le vent n'a cependant pas été mesuré lors des relevés, ce qui a pu amener de la variabilité dans les résultats. Au vu de ces résultats, il n'est par exemple pas possible d'affirmer que ces différences existent au printemps, et ce jusqu'à la mise en place des feuilles, ou si ces différences ne sont marquées que durant l'été. La mise en place d'un rythme journalier chez les Arachnidae peut être structuré par plusieurs facteurs, et possiblement la compétition ou le sexe des individus comme le montre l'étude de Krumpalova et Tuf (2013).

Le rythme d'activité détermine également les périodes de synchronicité avec les proies : des différences de rythme d'activité chez plusieurs prédateurs peuvent donc impliquer des potentialités différentes en termes de prédation (Weber et al. 2008).

5.2 Potentiel de prédation

Un autre objectif de cette thèse était d'étudier les interactions proies-prédateurs en contexte agroforestier, et notamment les relations carabes-limaces. Les compléments du chapitre 3 détaillent les difficultés rencontrées pour estimer la prédation sur limaces par la faune du sol. Un des attendus était de pouvoir estimer d'une part, le potentiel de prédation des communautés sur les limaces, et d'autre part, de mesurer à la fois l'activité des limaces et les dégâts associés sur une culture.

Pour tester la troisième hypothèse (l'ouverture de la canopée influence le potentiel de prédation), un autre modèle biologique a donc été utilisé. Les larves de carpocapse du pommier utilisées dans les expérimentations du chapitre 3 ont été choisies pour leur disponibilité, et comme substitut à des ravageurs potentiels de la famille des lépidoptères. De nombreux lépidoptères d'une taille similaire au stade larvaire peuvent s'attaquer aux cultures maraîchères, notamment les piérides (*Pieris rapae*) et noctuelles dans les premiers stades (*Autographa gamma*, *Agrotis segetum*, *Agrotis epsilon*, *Helicoverpa armigera*). Les Carabidae et Arachnidae contribuent à leur régulation (Ashby, 1974; Frank and Shrewsbury, 2004; Schmaedick and Shelton, 2000). Il s'agit d'un moyen détourné d'estimer une fonction de contrôle biologique, car cela évite de travailler directement sur un ravageur donné. En revanche, cette méthode à l'avantage de pouvoir mettre en avant des potentiels différents entre traitements.

Le chapitre 3 a mis en évidence que la prédation est moins forte dans le témoin au mois de juin en comparaison des autres modalités. Les suivis des arthropodes réalisés à cette période montrent également que le principal prédateur *Pterostichus madidus* de cette période est deux fois plus abondant dans la modalité AF++ où la mortalité est plus importante que dans le témoin, mais d'une abondance égale en AF+ qui présente néanmoins une mortalité également plus importante que dans le témoin. Ce traitement présente en revanche une activité-densité plus forte en Opilions, qui a pu contribuer à compenser cette différence. L'effet du microclimat n'a pas pu être pris en compte de manière statistique dans le traitement des données, le plan d'expérience ne le permettant pas. Il aurait pour cela fallu contrôler l'abondance spécifique des prédateurs, en conditions semi-contrôlées, ou à l'inverse contrôler la température ambiante des différents traitements. La différence moyenne

maximale était d'environ 1°C entre le témoin et la modalité la plus fermée au mois de juin. Une étude de Saska et al. (2013) démontre que l'activité-densité des carabidae pourrait être augmentée en moyenne de 5 à 9 % par degré Celsius. Les auteurs montrent un effet estimé supérieur pour *Pterostichus madidus* et *Pseudoophonus rufipes* pour certains jeux de données analysés, avec une augmentation jusqu'à près de 40 % d'individus supplémentaires pour des températures moyennes augmentées de 1°C. Ces résultats ne sont pas directement généralisables, mais indiquent que l'activité peut être augmentée de façon non négligeable même avec de relativement faibles différences de températures. Ainsi, l'efficacité d'un prédateur ou d'un assemblage de prédateurs serait augmentée avec l'augmentation de la température nocturne en comparaison d'un milieu ouvert. Certaines études ont démontré l'effet positif de l'augmentation de la température sur la consommation de graines par les Carabidae (Saska et al., 2010) ou de mouches par des arachnides du genre *Pardosa* (Kruse et al., 2008). Cette relation n'est cependant pas toujours aussi linéaire, car il a été montré, dans cette dernière étude, que la prédation des diptères par le Carabidae *Calathus fuscipes* diminue elle au-delà de 10 °C, ce qui serait lié à une plus grande difficulté pour capturer les proies plus actives. Pourtant l'activité locomotrice du prédateur était maximale aux alentours de 20°C. Des effets de seuils apparaissent également dans l'étude de la consommation de graines en laboratoire, où Saska et al. (2010) montrent qu'au-delà de 20 °C, la vitesse de consommation de graines par *Pseudoophonus rufipes* n'augmente plus.

L'activité-journalière des prédateurs étudiée dans le chapitre 1 a également pu influencer ces résultats de prédation observés. Le rythme d'activité journalier est un facteur important dans les processus de régulation des bioagresseurs, car il détermine les possibilités de rencontre entre les protagonistes. Les espèces décrites comme diurnes dans la littérature, tels que les *Poecilus* (*P. kugelanni* et *P. cupreus* dans notre étude), n'ont effectivement pas été observées sur les proies sentinelles lors des expérimentations, alors qu'ils sont connus comme espèces polyphages. Lors des suivis de rythme circadien réalisés en 2015, il a été constaté que les individus de *Pseudoophonus rufipes* sont plus actifs au crépuscule dans la modalité la plus fermée (AF++) que dans le témoin, où l'activité est plus forte en période post-crépusculaire (après 22h au mois de juillet). En somme, plusieurs effets pourraient se cumuler pour renforcer la prédation sur une période donnée (Figure 54). Ces résultats ne présument pas d'un contrôle plus important en agroforesterie, car comme cela s'observe en août 2016, les différences entre les traitements s'estompent. Toutefois, ils permettent d'illustrer les différents processus à prendre en compte dans les relations proies-prédateurs en présence d'un couvert arboré important.

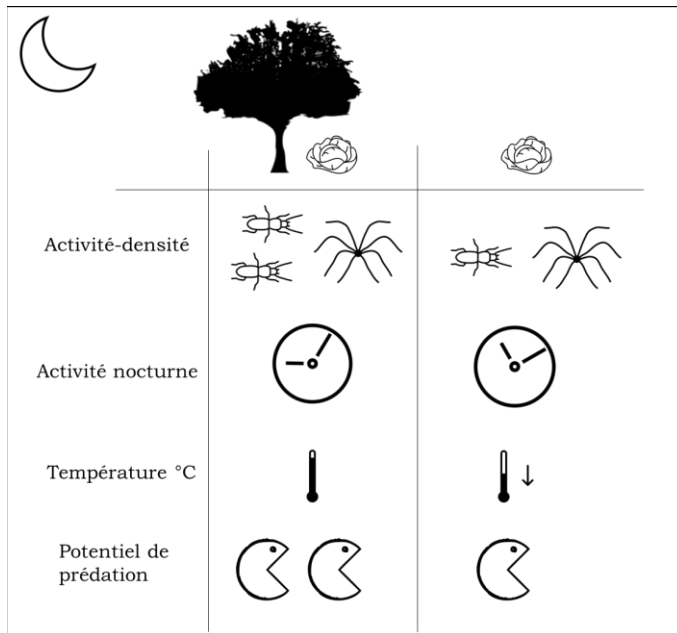


Figure 54. Facteurs pouvant expliquer une différence de potentiel de prédation entre des parcelles avec et sans arbre durant les expérimentations de juin 2016.

Le dispositif (nombre de proies utilisées) ne semblait pas calibré pour mesurer des différences potentielles de pression des prédateurs au mois d'août. L'activité-densité était globalement supérieure dans toutes les modalités, ce qui a pu avoir comme effet de lisser d'éventuelles différences (Lövei and Ferrante 2017), la moitié des proies étant mortes en 20 minutes. Une part importante des prédateurs responsables de la prédation n'a pas été identifiée (non vue), surtout lors de la seconde période d'exposition (en août). Il est probable que cette prédation soit réalisée principalement par les espèces majoritaires identifiées, mais l'utilisation de dispositif vidéo permettrait de confirmer cette hypothèse (Frank et al., 2007). Le temps de préhension des proies pourrait également être mesuré à l'aide de ce dispositif vidéo, couplé à des mesures de températures individualisées par carte de prédation.

Conclusions

L'estimation du potentiel de prédation sur *Cydia pomonella* montre que plusieurs prédateurs concourent à sa prédation sur les cartes sentinelles. L'occurrence des prédateurs observés semble partiellement corrélée à leur activité-densité mesurée aux moyens des pots-pièges, mais l'intensité de la prédation a été augmentée par l'augmentation de l'activité-densité de juin à août. En juin, les différences d'activité-densité, et possiblement les différences de microclimat, entre les traitements ont causées une prédation plus intense dans les modalités agroforestières.

6 Limaces et dégâts sur laitue en fonction de l'ouverture de la canopée

Les suivis de dégâts sur salades par les limaces couplés aux suivis de populations de limaces avaient notamment pour but de confirmer les observations des paysans Denis et Virginie Florès, qui constataient des dégâts importants dans leurs cultures agroforestières (mais également dans des zones sans arbres).

Le suivi des populations au moyen de plusieurs méthodes d'échantillonnages a donné des résultats parfois contradictoires. Le suivi au moyen de planches est particulièrement sensible à la présence d'arbres, car les planches ombragées se réchauffent et se dessèchent moins en journée, deux facteurs qui peuvent conduire les limaces à y rester davantage (Hommay et al., 2003, 1998). Ce phénomène n'avait pas spécialement été anticipé mais apparaît intéressant dans la mesure où c'est une technique de suivi peu coûteuse qui est préconisée à des agriculteurs : par exemple dans le cadre de l'Observatoire Agricole de la Biodiversité (OAB), qui propose aux agriculteurs des suivis participatifs de biodiversité. Le principal biais apparu dans l'étude est la sélection de gros individus, biais qui a également été démontré par Cordoba et al. (2011). Aussi, il n'a pas été possible de mettre les planches dans les cultures pour ne pas créer de possibilités de refuges à proximité de celles-ci, pouvant accentuer les dégâts sur les placettes suivies.

Les pots-pièges remplis de bière se sont révélés très attractifs, en particulier pour *Arion lusitanicus*, tandis que ceux remplis d'eau salée ont permis de capturer les *Deroceras reticulatum* en quantité plus importante. Ces différences d'efficacité rendent d'autant plus complexe l'évaluation des dynamiques d'activité-densité sur le terrain. La méthode des planches aurait pu être écartée au profit des deux autres, car elle ne semble pas donner d'information fiable sur l'activité-densité des limaces.

L'un des résultats forts est cependant l'absence de différence significative entre témoin et modalités agroforestières en termes d'activité-densité d'*Arion lusitanicus*, suspecté d'être l'un des principaux ravageurs des salades suivies. Les limaces *Deroceras reticulatum* ont en effet été moins capturées lorsque les dégâts ont été les plus forts, à la fin du mois de juin.

Les dégâts supplémentaires observés sur salades en agroforesterie peuvent être expliqués par plusieurs hypothèses liées à l'activité des limaces : une moindre exposition au soleil peut diminuer les défenses des plantes, en composés de défenses ou par une moindre résistance physique des feuilles (Louda and Rodman, 1996; Roberts and Paul, 2006). Une exposition en conditions contrôlées de feuilles de laitues issues des différents traitements à des limaces de différentes espèces pourrait permettre d'explorer cette possibilité. La disponibilité en ressources alternatives, notamment plantes adventices et bandes enherbées a également pu influencer la consommation de salades au sein des traitements. Les limaces et en particulier *Deroceras reticulatum* et *Arion lusitanicus* sont très polyphages et peuvent consommer de nombreuses plantes sauvages, notamment dans les bandes enherbées (Briner and Frank, 1998; Islam, 2007). La disponibilité en ressources a pu varier entre les traitements, et donc indirectement reporter la consommation des limaces sur les laitues.

L'analyse des corrélations entre limaces, carabes et dégâts observés n'a pas permis de mettre en évidence de lien positif entre carabes et diminution de dégâts sur salade. Il est probable que les Carabidae aient contribué à la régulation des populations de limaces, mais lorsque les dégâts sont maximums, les limaces ont pour la grande majorité une taille adulte qui les protège de ces prédateurs. Il paraît donc logique de ne pas trouver de relation forte entre les deux protagonistes, les

carabes utilisant probablement d'autres ressources alimentaires à cette période. Il est possible que quelques jeunes stades de limaces soient consommés à cette période, mais ce sont les plus gros individus qui causent le plus de dégâts aux cultures, ce qui réduit l'efficacité immédiate des Carabidae dans une perspective de protection des cultures.

Malgré des préférences spécifiques de certaines espèces de Carabidae pour les bandes enherbées, le(s) rôle(s), de ces habitats au sein des systèmes agroforestiers reste(nt) à définir (Figure 55). Une littérature abondante illustre les effets positifs des bandes enherbées pour la diversité de prédateurs arthropodes, et parfois leurs effets positifs et négatifs sur l'abondance de limaces (Frank, 1998; Hof and Bright, 2010). La gestion des bandes enherbées dans l'expérimentation a été réalisée de façon homogène entre les traitements, en laissant une végétation spontanée s'installer, et en fauchant manuellement une à deux fois au printemps pour éviter les disséminations de graines adventices. Des différences de compositions végétales ont été observées : par exemple, des couverts denses composés en grande proportion de vesce (*Viscia sp.*) se retrouvent dans les bandes du témoin, tandis que de l'armoise, des ronces ou du houblon sauvage ont pu être observés dans les bandes enherbées agroforestières. L'un des principaux intérêts des bandes enherbées pour les ennemis naturels est de présenter une plus forte stabilité en comparaison des cultures maraichères. Cependant, la richesse spécifique végétale est à même d'influencer ces communautés, notamment par leurs aspects fonctionnels (taux de couverture, production de ressources alternatives en graines, pucerons, etc). Une approche plus complète des relations tri-trophiques en milieux agroforestiers devraient donc également s'appuyer sur la mesure de variables biotiques et abiotiques liées aux bandes enherbées et notamment leurs propres microclimats dont les effets pourraient être cumulée à ceux du couvert arboré. La comparaison de systèmes avec et sans bande enherbée pourrait également être effectuée afin de mieux comprendre leurs rôles au sein des système agroforestiers.

Conclusions

L'agroforesterie peut également accentuer les dégâts dues aux limaces sur les cultures, mais cet effet n'est pas directement lié à l'activité-densité mesurée des limaces. Des échantillonnages par unité de surface permettraient d'estimer les stocks des différentes espèces.

D'autres perspectives de lutttes biologiques doivent être étudiées afin de limiter les dégâts de limaces. Par exemple, Denis et Virginie Florès expérimentent depuis 2016 l'utilisation de canards pour limiter les populations de mollusques. L'effet de cette pratique sur les limaces et les dégâts sur salades pourrait être étudié afin d'en évaluer le potentiel, les aspects positifs et négatifs.

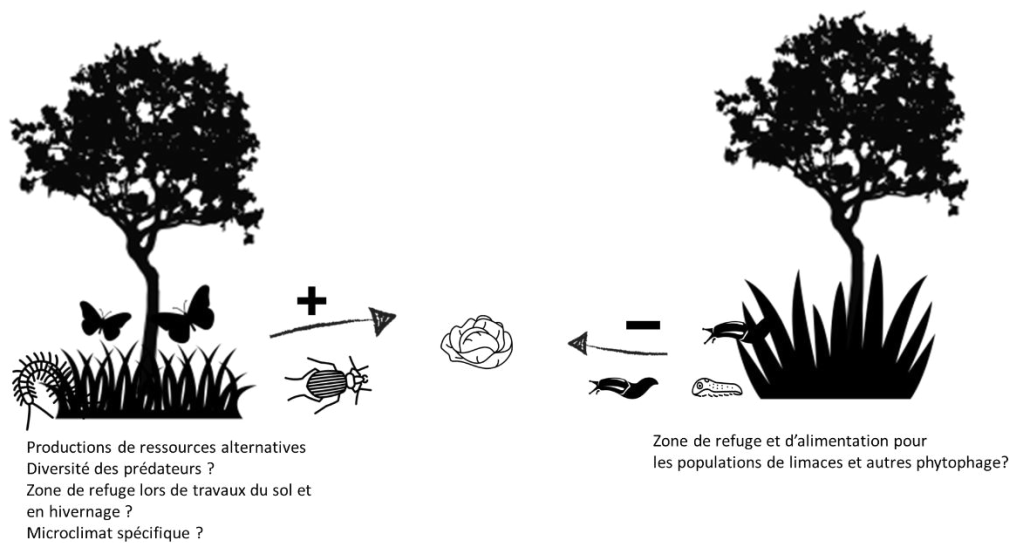


Figure 55. Aspects positifs et négatifs potentiels de la bande enherbée en agroforesterie.

7 Conclusion générale

Cette thèse a mis en évidence que des arbres matures dans un système agroforestier maraîcher biologique peuvent interagir à plusieurs niveaux sur les communautés de prédateurs généralistes et sur leurs interactions avec les ravageurs.

L'activité-densité globale et l'entropie des communautés ne sont pas impactées, mais l'activité-densité spécifique des espèces dominantes peut être fortement modifiée en présence d'arbres et selon l'ouverture de la canopée. Certaines espèces sont globalement in affectées (*Poecilus kugelanni*) tandis que d'autres sont très affectées (*Asaphidion curtum*, *Poecilus cupreus*).

L'analyse des traits fonctionnels liés à l'affinité à l'ouverture de la canopée et à l'humidité du milieu montre que le gradient d'ouverture de la canopée a contribué à structurer les communautés de Carabidae, de façon linéaire. Leurs préférences alimentaires moyennes, ainsi que la morphologie de leurs ailes ont également varié d'un traitement à l'autre mais de façon non linéaire, indiquant que d'autres paramètres biotiques et abiotiques ont pu influencer les communautés au sein des traitements.

Ces changements au sein des communautés peuvent entraîner des différences de potentiel de prédation. Le taux de prédation de larves de lépidoptères par les prédateurs du sol a été différent en juin 2016 entre les différents traitements, qui présentaient également différentes activité-densité de prédateurs. Le couvert arboré en tamponnant le microclimat agroforestier et notamment les températures a pu faire varier ce taux de prédation.

L'étude des dégâts de salades sur limaces montre que les laitues sont plus attaquées sous les arbres, mais que l'activité-densité des limaces n'est pas supérieure sous les arbres par rapport à la parcelle témoin, et ce pour les trois espèces échantillonnées. Plusieurs pistes restent donc à explorer pour expliquer ce résultat inattendu.

Les futures recherches sur cette thématique pourraient plus spécifiquement s'intéresser aux flux biologiques entre bandes enherbées et rangs cultivés.

REFERENCES

- AGRESTE, 2013. Statistique Agricole - Décembre 2013.
- AgriMer, 2016. Les filières des fruits et légumes - données 2016. France AgriMer.
- Allard, C.M., Yeargan, K.V., 2005. Effect of Diet on Development and Reproduction of the Harvestman *Phalangium opilio* (Opiliones: Phalangiidae). *Environ. Entomol.* 34, 6–13.
<https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.1.6>
- Allegro, G., Sciaky, R., 2003. Assessing the potential role of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators in poplar stands, with a newly proposed ecological index (FAI). *For. Ecol. Manag.* 175, 275–284.
- Allen, S.C., Jose, S., Nair, P.K.R., Brecke, B.J., Ramsey, C.L., 2004. Competition for 15N-labeled fertilizer in a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)-cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Plant Soil* 263, 151–164.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 19–31.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., United Nations Environmental Programme, Environmental Training Network for Latin America and the Caribbean, 2005. Agroecology and the search for a truly sustainable agriculture. United Nations Environmental Programme, Environmental Training Network for Latin America and the Caribbean, Mexico, D.F.
- Andow, D.A., 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annu. Rev. Entomol.* 36, 561–586.
- Appiah, M., 2012. Changes in plant species composition within a planted forest in a deciduous agroecosystem in Ghana. *Agrofor. Syst.* 85, 57–74. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9459-3>
- Armsworth, C., Bohan, D., Powers, S., Glen, D., Symondson, W., 2005. Behavioural responses by slugs to chemicals from a generalist predator. *Anim. Behav.* 69, 805–811.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.07.009>
- Ashby, J.W., 1974. A Study of Arthropod Predation of *Pieris rapae* L. Using Serological and Exclusion Techniques. *J. Appl. Ecol.* 11, 419. <https://doi.org/10.2307/2402195>
- Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., 2011. Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/joc.2428>
- Asteraki, E.J., 1993. The potential of carabid beetles to control slugs in grass/clover swards. *Entomophaga* 38, 193–198.
- Atienza, J.C., Farinos, G.P., Zaballos, J.P., 1996. Role of temperature in habitat selection and activity patterns in the ground beetle *Angoleus nitidus*. *Pedobiologia* 40, 240–250.
- Ayre, K., 2001. Effect of predator size and temperature on the predation of *Deroceras reticulatum* (Muller) (Mollusca) by carabid beetles. *J. Appl. Entomol.* 125, 389–395.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2001.00568.x>
- Ayre, K., 1995. Evaluation of carabids as predators of slugs in arable land. Babin, R., ten Hoopen, G.M., Cilas, C., Enjalric, F., Yede, Gendre, P., Lumaret, J.-P., 2010. Impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* in traditional cocoa agroforests. *Agric. For. Entomol.* 12, 69–79. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00453.x>
- Bardhan, S., Jose, S., Biswas, S., Kabir, K., Rogers, W., 2012. Homegarden agroforestry systems: an intermediary for biodiversity conservation in Bangladesh. *Agrofor. Syst.* 85, 29–34.
<https://doi.org/10.1007/s10457-012-9515-7>
- Barker, G.M. (Ed.), 2001. The biology of terrestrial molluscs. CABI Pub, Wallingford, Oxon, UK ; New York, NY, USA.
- Batish, D. (Ed.), 2008. Ecological basis of agroforestry. CRC Press, Boca Raton, FL.

- Bauer, T., 1985. Different adaptation to visual hunting in three ground beetle species of the same genus. *J. Insect Physiol.* 31, 593–601. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(85\)90057-5](https://doi.org/10.1016/0022-1910(85)90057-5)
- Bello, I.A., Owen, M.D.K., Hatterman-Valentp, H.M., 1995. Effect of Shade on Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) Growth, Seed Production, and Dormancy. *Weed Technol.* 9, 452–455. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00023678>
- Berthe, S.C.F., Derocles, S.A.P., Lunt, D.H., Kimball, B.A., Evans, D.M., 2015. Simulated climate-warming increases Coleoptera activity-densities and reduces community diversity in a cereal crop. *Agric. Ecosyst. Environ.* 210, 11–14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.001>
- Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Whittaker, R.J., 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol. Evol.* 23, 261–267. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.005>
- Bianchi, F.J.J., Booij, C.J., Tschirntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Bilde, T., Axelsen, J.A., Toft, S., 2000. The value of Collembola from agricultural soils as food for a generalist predator. *J. Appl. Ecol.* 37, 672–683. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00527.x>
- Blaauw, B.R., Isaacs, R., 2012. Larger wildflower plantings increase natural enemy density, diversity, and biological control of sentinel prey, without increasing herbivore density. *Ecol. Entomol.* 37, 386–394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01376.x>
- Blake, S., Gn, F., Md, E., Ml, L., 1994. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles.
- Blandenier, G., Fürst, P.A., 1998. Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland, in: *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh. pp. 178–186.
- Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, C.W., Hughes, L., 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *J. Anim. Ecol.* 69, 367–379. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00399.x>
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.* 28, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>
- Borin, M., Passoni, M., Thiene, M., Tempesta, T., 2010. Multiple functions of buffer strips in farming areas. *Eur. J. Agron.* 32, 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.05.003>
- Brandmayr, P., 1991. The reduction of metathoracic alae and dispersal power of carabid beetles along the evolutionary pathway into the mountains.
- Breshears, D.D., Ludwig, J.A., 2010. Near-ground solar radiation along the grassland-forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. *Austral Ecol.* 35, 31–40. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02009.x>
- Briner, T., Frank, T., 1998. The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Ann. Appl. Biol.* 133, 123–133. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1998.tb05808.x>
- Brooks, A.S., Crook, M.J., Wilcox, A., Cook, R.T., 2003. A laboratory evaluation of the palatability of legumes to the field slug, *Deroceras reticulatum* Müller. *Pest Manag. Sci.* 59, 245–251. <https://doi.org/10.1002/ps.658>
- Buchholz, S., Hannig, K., others, 2009. Do covers influence the capture efficiency of pitfall traps. *Eur J Entomol* 106, 667–671.
- Buchholz, S., Rolfsmeier, D., Schirmel, J., 2013. Simulating small-scale climate change effects-lessons from a short-term field manipulation experiment on grassland arthropods: Simulating small-scale climate change effects. *Insect Sci.* 20, 662–670. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2012.01556.x>
- Buckle, P., 1923. On the Ecology of Soil Insects on Agricultural Land. *J. Ecol.* 11, 93. <https://doi.org/10.2307/2255605>
- Burgess, P.J., 1999. Effects of agroforestry on farm biodiversity in the UK.
- Burgio, G., Campanelli, G., Leteo, F., Ramilli, F., Depalo, L., Fabbri, R., Sgolastra, F., 2015. Ecological Sustainability of an Organic Four-Year Vegetable Rotation System: Carabids and Other Soil

- Arthropods as Bioindicators. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 39, 295–316.
<https://doi.org/10.1080/21683565.2014.981910>
- Burgio, G., Campanelli, G., Leteo, F., Ramilli, F., Depalo, L., Fabbri, R., Sgolastra, F., 2015. Ecological Sustainability of an Organic Four-Year Vegetable Rotation System: Carabids and Other Soil Arthropods as Bioindicators. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 39, 295–316.
<https://doi.org/10.1080/21683565.2014.981910>
- Bursztyka, P., Saffray, D., Lafont-Lecuelle, C., Brin, A., Pageat, P., 2013. Chemical Compounds Related to the Predation Risk Posed by Malacophagous Ground Beetles Alter Self-Maintenance Behavior of Naive Slugs (*Deroceras reticulatum*). *PLOS ONE* 8, e79361.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079361>
- Buschmann, H., Keller, M., Porret, N., Dietz, H., Edwards, P.J., 2005. The effect of slug grazing on vegetation development and plant species diversity in an experimental grassland. *Funct. Ecol.* 19, 291–298. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00960.x>
- Butler, S.J., Vickery, J.A., Norris, K., 2007. Farmland Biodiversity and the Footprint of Agriculture. *Science* 315, 381–384. <https://doi.org/10.1126/science.1136607>
- Cameron, K.H., Leather, S.R., 2012. How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness? *Biodivers. Conserv.* 21, 763–779.
<https://doi.org/10.1007/s10531-011-0215-9>
- Cannell, M.G.R., Van Noordwijk, M., Ong, C.K., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agrofor. Syst.* 34, 27–31.
- Cárdenas, M., Ruano, F., García, P., Pascual, F., Campos, M., 2006. Impact of agricultural management on spider populations in the canopy of olive trees. *Biol. Control* 38, 188–195.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.02.004>
- Cardinael, R., 2015. Stockage de carbone et dynamique des matières organiques des sols en agroforesterie sous climat méditerranéen et tempéré. Paris Saclay.
- Carmona, D., Landis, D., 1999. Influence of Refuge Habitats and Cover Crops on Seasonal Activity-Density of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Field Crops.
<https://doi.org/10.1093/ee/28.6.1145>
- Chang, G.C., Snyder, W.E., 2004. The relationship between predator density, community composition, and field predation of Colorado potato beetle eggs. *Biol. Control* 31, 453–461.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.07.009>
- Chapman, P.A., Armstrong, G., McKinlay, R.G., 1999. Daily movements of *Pterostichus melanarius* between areas of contrasting vegetation density within crops. *Entomol. Exp. Appl.* 91, 479–482.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosofske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F., 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49, 288–297.
- Chevenet, Fran., Dolédec, S., Chessel, D., 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshw. Biol.* 31, 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Clark, M.S., 1999. Ground beetle abundance and community composition in conventional and organic tomato systems of California's Central Valley. *Appl. Soil Ecol.* 11, 199–206.
- Classen, A.T., Hart, S.C., Whitman, T.G., Cobb, N.S., Koch, G.W., 2005. Insect Infestations Linked to Shifts in Microclimate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69, 2049. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0396>
- Clements, R.O., Murray, P.J., 1991. Comparison between defined-area slug traps and other methods of trapping slugs in cereal fields. *Crop Prot.* 10, 152–154.
- Cole, L.J., Brocklehurst, S., Elston, D.A., McCracken, D.I., 2012. Riparian field margins: can they enhance the functional structure of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in intensively managed grassland landscapes? *J. Appl. Ecol.* 49, 1384–1395.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02200.x>

- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 337–350.
- Cook, R.T., Bailey, S.E.R., McCrohan, C.R., 1996. Slug Preferences for Winter Wheat Cultivars and Common Agricultural Weeds. *J. Appl. Ecol.* 33, 866. <https://doi.org/10.2307/2404957>
- Cordoba, M., Iglesias, J., Ribadulla, P., Castillejo, J., 2011. Performance of permanent refuge traps for the assessment of slug populations in pastureland. *Ann. Appl. Biol.* 159, 130–140. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00481.x>
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., 2006. Predators exert top-down control of soybean aphid across a gradient of agricultural management systems. *Ecol. Appl.* 16, 1619–1628.
- Coulon, J., Pupier, R., Quénnec, E., Ollivier, E., Richoux, P., 2011. Coléoptères carabiques : complément et mise à jour, Faune de France.
- Coulon, J., Pupier, R., Quénnec, E., Ollivier, E., Richoux, P., 2012. Coléoptères carabiques : complément et mise à jour, Faune de France.
- Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R., Snyder, W.E., 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature* 466, 109–112. <https://doi.org/10.1038/nature09183>
- Dankowska, E., 2011. Effectiveness of beer traps and molluscicides as means of gastropod control. *Folia Malacol.* 19, 273–275. <https://doi.org/10.2478/v10125-011-0012-9>
- Davey, J.S., Vaughan, I.P., Andrew King, R., Bell, J.R., Bohan, D.A., Bruford, M.W., Holland, J.M., Symondson, W.O.C., 2013. Intraguild predation in winter wheat: prey choice by a common epigeal carabid consuming spiders. *J. Appl. Ecol.* 50, 271–279. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12008>
- De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petrik, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, K., 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 18561–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- DeLong, D.C., 1996. Defining Biodiversity. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 24, 738–749.
- Diffenbaugh, N.S., Pal, J.S., Giorgi, F., Gao, X., 2007. Heat stress intensification in the Mediterranean climate change hotspot. *Geophys. Res. Lett.* 34. <https://doi.org/10.1029/2007GL030000>
- Digweed, S.C., 1994. Detection of mucus-producing prey by *Carabus nemoralis* Mueller and *Scaphinotus marginatus* Fischer (Coleoptera: Carabidae). *Coleopt. Bull.* 361–369.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646–655.
- Douglas, M.R., Tooker, J.F., 2012. Slug (Mollusca: Agriolimacidae, Arionidae) Ecology and Management in no-till field crops, with an emphasis on the mid-Atlantic region. *J. Integr. Pest Manag.* 3, C1–C9. <https://doi.org/10.1603/IPM11023>
- Drummond, F., Suhaya, Y., Groden, E., 1990. Predation on the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) by *Phalangium opilio* (Opiliones: Phalangidae). *J. Econ. Entomol.* 83, 772–778. <https://doi.org/10.1093/jee/83.3.772>
- du Bus de Warnaffe, G., Lebrun, P., 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 118, 219–234. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.015>
- Dufour, L., Metay, A., Talbot, G., Dupraz, C., 2013. Assessing light competition for cereal production in temperate agroforestry systems using experimentation and crop modelling. *J. Agron. Crop Sci.* 199, 217–227. <https://doi.org/10.1111/jac.12008>
- Dunn, R.R., 2005. Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conserv. Biol.* 19, 1030–1036. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00078.x>
- Dupraz, C., Liagre, F., 2008. *Agroforesterie: des arbres et des cultures*. France Agricole Editions.

- Eaton, R.J., Barbercheck, M., Buford, M., Smith, W., 2004. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on Collembolan populations. *Pedobiologia* 48, 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2003.10.001>
- Edgar, W.D., 1969. Prey and feeding behaviour of adult females of the wolf spider *Pardosa amentata* (Clerck). *Neth. J. Zool.* 20, 487–491.
- Eggenschwiler, L., Speiser, B., Bosshard, A., Jacot, K., 2013. Improved field margins highly increase slug activity in Switzerland. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 349–354.
- Eichhorn, M.P., Paris, P., Herzog, F., Incoll, L.D., Liagre, F., Mantzanas, K., Mayus, M., Moreno, G., Papanastasis, V.P., Pilbeam, D.J., Pisanelli, A., Dupraz, C., 2006. Silvoarable systems in Europe – past, present and future prospects. *Agrofor. Syst.* 67, 29–50. <https://doi.org/10.1007/s10457-005-1111-7>
- Eigenbrode, S.D., Trumble, J.T., 1994. Host plant resistance to insects in integrated pest management in vegetable crops. *J. Agric. Entomol.* 11.
- Everwand, G., Scherber, C., Tschardt, T., 2013. Slug responses to grassland cutting and fertilizer application under plant functional group removal. *Acta Oecologica* 48, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.01.015>
- Fahy, O., Gormally, M., 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *For. Ecol. Manag.* 110, 263–273.
- Fawki, S., Smerup, S., Toft, S., 2005. Food preferences and food value for the carabid beetles *Pterostichus melanarius*, *P. versicolor* and *Carabus nemoralis*, in: Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting. pp. 99–109.
- Ferracini, C., Bertolino, S., Bernardo, U., Bonsignore, C.P., Faccoli, M., Ferrari, E., Lupi, D., Maini, S., Mazzon, L., Nugnes, F., Rocco, A., Santi, F., Tavella, L., 2018. Do *Torymus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae) and agroforestry system affect native parasitoids associated with the Asian chestnut gall wasp? *Biol. Control* 121, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.01.009>
- Fiedler, A.K., Landis, D.A., Wratten, S.D., 2008. Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biol. Control* 45, 254–271. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.12.009>
- Finch, S., 1996. Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles. *Entomol. Exp. Appl.* 81, 199–206.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Foltan, P., 2004. Influence of slug defence mechanisms on the prey preferences of the carabid predator *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). *Eur. J. Entomol.* 101, 359–364.
- Forman, R.T.T., Baudry, J., 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environ. Manage.* 8, 495–510. <https://doi.org/10.1007/BF01871575>
- Fournier, E., Loreau, M., 1999. Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography* 22, 87–97. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00457.x>
- Frampton, G.K., Çilgi, T., Fry, G.L.A., Wratten, S.D., 1995. Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on farmland. *Biol. Conserv.* 71, 347–355. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00072-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00072-X)
- Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., 2004. Effect of conservation strips on the abundance and distribution of natural enemies and predation of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) on golf course fairways. *Environ. Entomol.* 33, 1662–1672.
- Frank, S.D., Wratten, S.D., Sandhu, H.S., Shrewsbury, P.M., 2007. Video analysis to determine how habitat strata affects predator diversity and predation of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in a vineyard. *Biol. Control* 41, 230–236. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.01.012>

- Frank, S.D., Wratten, S.D., Sandhu, H.S., Shrewsbury, P.M., 2007. Video analysis to determine how habitat strata affects predator diversity and predation of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in a vineyard. *Biol. Control* 41, 230–236. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.01.012>
- Frank, T., 1998. Slug damage and numbers of the slug pests, *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum*, in oilseed rape grown beside sown wildflower strips. *Agric. Ecosyst. Environ.* 67, 67–78. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00108-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00108-4)
- Fravel, D.R., 2005. Commercialization and implementation of biocontrol. *Annu. Rev. Phytopathol.* 43, 337–359. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.032904.092924>
- Fuhrer, J., Gregory, P.J., C.A.B. International (Eds.), 2014. Climate change impact and adaptation in agricultural systems, CABI climate change series. CABI, Boston, MA.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T., Westphal, C., 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6, 8568. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>
- Gea-Izquierdo, G., Montero, G., Cañellas, I., 2009. Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree–grass interactions. *Agrofor. Syst.* 76, 375–387. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9211-4>
- Ghahari, H., Avgin, S.S., Ostovan, H., 2010. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) collected from different ecosystems in Iran with new records. *Turk. J. Entomol.* 34.
- Giannakopoulos, C., Le Sager, P., Bindi, M., Moriando, M., Kostopoulou, E., Goodess, C.M., 2009. Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 °C global warming. *Glob. Planet. Change* 68, 209–224. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2009.06.001>
- Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change* 63, 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.005>
- Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change* 63, 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.005>
- Gliessman, S.R., 1990. Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture, in: *Agroecology, Ecological Studies*. Springer, New York, NY, pp. 3–10. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3252-0_1
- Gobbi, M., Fontaneto, D., 2008. Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 273–276. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.04.011>
- Gobbi, M., Rossaro, B., Vater, A., De Bernardi, F., Pelfini, M., Brandmayr, P., 2007. Environmental features influencing Carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the Alpine region. *Ecol. Entomol.* 32, 682–689. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00912.x>
- Gongalsky, K.B., Cividanes, F.J., others, 2008. Distribution of carabid beetles in agroecosystems across spatial scales-A review. *Balt. J. Coleopterol.* 8, 15–30.
- Gontijo, L.M., Beers, E.H., Snyder, W.E., 2015. Complementary suppression of aphids by predators and parasitoids. *Biol. Control* 90, 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.002>
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Gradish, A.E., Scott-Dupree, C.D., Shipp, L., Harris, C.R., Ferguson, G., 2011. Effect of reduced risk pesticides on greenhouse vegetable arthropod biological control agents. *Pest Manag. Sci.* 67, 82–86. <https://doi.org/10.1002/ps.2036>
- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., Clough, Y., 2016. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J. Appl. Ecol.* 53, 953–963. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12625>

- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsah, A., Clough, Y., 2016. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J. Appl. Ecol.* 53, 953–963. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12625>
- Greenberg, S.M., Sappington, T.W., Legaspi, B.C., Liu, T.X., Setamou, M., 2001. Feeding and life history of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) on different host plants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94, 566–575.
- Greenwood, O., Mossman, H.L., Suggitt, A.J., Curtis, R.J., Maclean, I.M.D., 2016. Using *in situ* management to conserve biodiversity under climate change. *J. Appl. Ecol.* 53, 885–894. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12602>
- Griffiths, G.J.K., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biol. Control* 45, 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.002>
- Griffiths, J., Phillips, D. s., Compton, S. g., Wright, C., Incoll, L. d., 1998. Responses of slug numbers and slug damage to crops in a silvoarable agroforestry landscape. *J. Appl. Ecol.* 35, 252–260. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00291.x>
- Gruenewald, H., Brandt, B.K.V., Schneider, B.U., Bens, O., Kendzia, G., Hüttl, R.F., 2007. Agroforestry systems for the production of woody biomass for energy transformation purposes. *Ecol. Eng.* 29, 319–328. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2006.09.012>
- Guenat, S., 2014. Assessing the effects of agroforestry practices on biological control potential in kale (*Brassica oleracea acephala*) plantations in Western Kenya.
- Guo, K., Hao, S.-G., Sun, O.J., Kang, L., 2009. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species. *Glob. Change Biol.* 15, 2539–2548. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01861.x>
- 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. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00122>
- Hagnell, J., Schander, C., Nilsson, M., Ragnarsson, J., Valstar, H., Marie Wollkopf, A., von Proschwitz, T., 2006. How to trap a slug: Commercial versus homemade slug traps. *Crop Prot.* 25, 212–215. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2005.04.008>
- Halaj, J., Cady, A.B., 2000. Diet composition and significance of earthworms as food of harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Am. Midl. Nat.* 143, 487–491. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2000\)143\[0487:DCASOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2000)143[0487:DCASOE]2.0.CO;2)
- Halaj, J., Wise, D.H., 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *Am. Nat.* 157, 262–281. <https://doi.org/10.1086/319190>
- Hardwick, S.R., Toumi, R., Pfeifer, M., Turner, E.C., Nilus, R., Ewers, R.M., 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agric. For. Meteorol.* 201, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.010>
- Harterreiten-Souza, É.S., Togni, P.H.B., Pires, C.S.S., Sujii, E.R., 2014. The role of integrating agroforestry and vegetable planting in structuring communities of herbivorous insects and their natural enemies in the Neotropical region. *Agrofor. Syst.* 88, 205–219. <https://doi.org/10.1007/s10457-013-9666-1>
- Hatteland, B.A., Grutle, K., Mong, C.E., Skartveit, J., Symondson, W.O.C., Solhøy, T., 2010. Predation by beetles (Carabidae, Staphylinidae) on eggs and juveniles of the Iberian slug *Arion lusitanicus* in the laboratory. *Bull. Entomol. Res.* 100, 559–567. <https://doi.org/10.1017/S0007485309990629>
- Hedde, M., Christophe, M., Thibaud, D., Johanne, N., Benjamin, P., Jodie, T., Yvan, C., 2015. Orchard management influences both functional and taxonomic ground beetle (Coleoptera, Carabidae) diversity in South-East France. *Appl. Soil Ecol.* 88, 26–31. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.11.014>

- Hedde, M., Pey, B., Auclerc, A., Capowiez, Y., Decaëns, T., Nahmani, J., 2012. BETSI, a complete framework for studying soil invertebrate functional traits, in: ResearchGate. Presented at the Conference: 16th International Colloquium on Soil Zoology, Portugal.
- Hedde, M., van Oort, F., Boudon, E., Abonnel, F., Lamy, I., 2013. Responses of soil macroinvertebrate communities to *Miscanthus* cropping in different trace metal contaminated soils. *Biomass Bioenergy* 55, 122–129. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.01.016>
- Hertig, E., Jacobeit, J., 2008. Downscaling future climate change: Temperature scenarios for the Mediterranean area. *Glob. Planet. Change* 63, 127–131. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.003>
- Hof, A.R., Bright, P.W., 2010. The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 280–283. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.08.014>
- Holland, J.M., Begbie, M., Birkett, T., Southway, S., Thomas, S.R., Alexander, C.J., Thomas, C.F.G., 2004. The spatial dynamics and movement of *Pterostichus melanarius* and *P. madidus* (Carabidae) between and within arable fields in the UK. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 30, 35–50.
- Holland, J. M., Luff, M.L., 2000. The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.* 5, 109–129. <https://doi.org/10.1023/A:1009619309424>
- Holland, J.M., Oaten, H., Southway, S., Moreby, S., 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control* 47, 71–76. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.06.010>
- Holopainen, J., 1992. Catch and sex ratio of Carabidae (Coleoptera) in pitfall traps filled with ethylene glycol or water.
- Hommay, G., Kienlen, J.C., Jacky, F., Gertz, C., 2003. Daily variation in the number of slugs under refuge traps. *Ann. Appl. Biol.* 142, 333–339.
- Hommay, G., Lorvelec, O., Jacky, F., 1998. Daily activity rhythm and use of shelter in the slugs *Deroceras reticulatum* and *Arion distinctus* under laboratory conditions. *Ann. Appl. Biol.* 132, 167–185.
- Honek, A., 2013. The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *EJE* 94, 97–104.
- Honek, A., Martinkova, Z., 2011. Body size and the colonisation of cereal crops by the invasive slug *Arion lusitanicus*. *Ann. Appl. Biol.* 158, 79–86. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00442.x>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- HORELLOU, A., n.d. Genre AMARA BONELLI 1810.
- Horrigan, L., Lawrence, R.S., Walker, P., 2002. How sustainable agriculture can address the environmental and human health harms of industrial agriculture. *Environ. Health Perspect.* 110, 445.
- Howlett, S.A., 2005. The biology, behaviour and control of the field slug, *Deroceras reticulatum* (Müller).
- Huffaker, C.B., 2012. *Theory and Practice of Biological Control*. Elsevier.
- Huhta, V., 1971. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning, in: *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp. 483–542.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 723–732.
- Iglesias, A., Garrote, L., 2015. Adaptation strategies for agricultural water management under climate change in Europe. *Agric. Water Manag.* 155, 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.03.014>

- Islam, M.S., 2007. Impacts of food diversity on some reproductive attributes in the gray field slug *Deroceras reticulatum* (Müller). *J. Bio-Sci.* 15, 15–21.
- Jalali, M.A., Tirry, L., De Clercq, P., 2010. Effect of temperature on the functional response of *Adalia bipunctata* to *Myzus persicae*. *BioControl* 55, 261–269. <https://doi.org/10.1007/s10526-009-9237-6>
- Jarčuška, B., Kucbel, S., Jaloviari, P., 2010. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy. *J Sci* 56, 147–153.
- Jeannel, R., 1942. Coléoptères Carabiques, Faune de France.
- Jeannel, R., 1941. Coléoptères Carabiques, Faune de France.
- Jeannequin, B., Dosba, F., Amiot-Carlin, M.J., 2005. Fruits et légumes: caractéristiques et principaux enjeux. Editions Quae.
- Jewett, T., Jarvis, W., 2001. Management of the greenhouse microclimate in relation to disease control: a review. *Agronomie* 21, 351–366.
- Jones, M., Sinclair, F.L., Grime, V.L., 1998. Effect of tree species and crown pruning on root length and soil water content in semi-arid agroforestry. *Plant Soil* 201, 197–207.
- Jonsson, M., Wratten, S.D., Landis, D.A., Gurr, G.M., 2008. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biol. Control* 45, 172–175. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.006>
- Jonsson, M., Wratten, S.D., Landis, D.A., Tompkins, J.-M.L., Cullen, R., 2010. Habitat manipulation to mitigate the impacts of invasive arthropod pests. *Biol. Invasions* 12, 2933–2945. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9737-4>
- Jose, S., 2012. Agroforestry for conserving and enhancing biodiversity. *Agrofor. Syst.* 85, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9517-5>
- Jose, S., Gillespie, A.R., Pallardy, S.G., 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agrofor. Syst.* 61–62, 237–255. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000029002.85273.9>
- Joyce, K.A., Holland, J., Doncaster, C., 1999. Influences of hedgerow intersections and gaps on the movement of carabid beetles. <https://doi.org/10.1017/S000748539900067X>
- Jukes, M.R., Peace, A.J., Ferris, R., 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *For. Ecol. Manag.* 148, 271–286.
- Kappes, H., 2006. Relations between forest management and slug assemblages (Gastropoda) of deciduous regrowth forests. *For. Ecol. Manag.* 237, 450–457. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.067>
- Kappes, H., Stoll, S., Haase, P., 2012. Differences in field behavior between native gastropods and the fast-spreading invader *Arion lusitanicus* auct. non Mabille. *Belg. J. Zool.* 142.
- Karungi, J., Nambi, N., Ijala, A.R., Jonsson, M., Kyamanywa, S., Ekbom, B., 2015. Relating shading levels and distance from natural vegetation with hemipteran pests and predators occurrence on coffee. *J. Appl. Entomol.* 139, 669–678. <https://doi.org/10.1111/jen.12203>
- Koivula, M., Kotze, D.J., Hiisivuori, L., Rita, H., 2003. Pitfall trap efficiency: do trap size, collecting fluid and vegetation structure matter? *Entomol. Fenn.* 14, 1–14.
- Koivula, M., Niemelä, J., 2003. Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography* 26, 179–187.
- Kozłowski, J., 2007. The distribution, biology, population dynamics and harmfulness of *Arion lusitanicus* Mabille, 1868 (Gastropoda: Pulmonata: Arionidae) in Poland. *J. Plant Prot. Res.* 47.
- Kozłowski, J., 2005. Host plants and harmfulness of the *Arion lusitanicus* Mabille, 1868 slug. *J Plant Prot Res* 45, 221–233.
- Kozłowski, J., Kozłowska, M., 2008. Differences in acceptability of herb plants and oilseed rape for slugs (*A. Lusitanicus*, *A. Rufus* and *D. Reticulatum*) in Food Choice Tests. *J. Plant Prot. Res.* 48. <https://doi.org/10.2478/v10045-008-0055-0>
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F., Sanjayan, M.A., 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conserv. Biol.* 7, 796–808.

- Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecol. Soc.* 17. <https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440>
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228.
- Kromp, B., Steinberger, K.-H., 1992. Grassy field margins and arthropod diversity: a case study on ground beetles and spiders in eastern Austria (Coleoptera: Carabidae; Arachnida: Aranei, Opiliones), in: Paoletti, M.G., Pimentel, D. (Eds.), *Biotic Diversity in Agroecosystems*. Elsevier, Amsterdam, pp. 71–93. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89390-1.50009-3>
- Krumpalova, Z., Ivan, H., 2013. Circadian rhythms of ground living spiders: mechanisms of coexistence strategy based on the body size. *Pol J Ecol* 61, 575–586.
- Kruse, P.D., Toft, S., Sunderland, K.D., 2008. Temperature and prey capture: opposite relationships in two predator taxa. *Ecol. Entomol.* 33, 305–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00978.x>
- Kumar, S., 2009. Agroforestry and grass buffers for improving soil hydraulic properties and reducing runoff and sediment losses from grazed pastures. University of Missouri-Columbia.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Lambeets, K., Vandegehuchte, M.L., Maelfait, J.-P., Bonte, D., 2008. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *J. Anim. Ecol.* 77, 1162–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01443.x>
- 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.
- Lang, B., Rall, B.C., Brose, U., 2012. Warming effects on consumption and intraspecific interference competition depend on predator metabolism. *J. Anim. Ecol.* 81, 516–523. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01931.x>
- Langan, A.M., Pilkington, G., Wheeler, C.P., 2001. Feeding preferences of a predatory beetle (*Pterostichus madidus*) for slugs exposed to lethal and sub-lethal dosages of metaldehyde. *Entomol. Exp. Appl.* 98, 245–248.
- Langellotto, G.A., Denno, R.F., 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Langellotto, G.A., Denno, R.F., 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Lasco, R.D., Delfino, R.J.P., Espaldon, M.L.O., 2014. Agroforestry systems: helping smallholders adapt to climate risks while mitigating climate change: Agroforestry systems. *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Change* 5, 825–833. <https://doi.org/10.1002/wcc.301>
- Leather, S.R. (Ed.), 2005. *Insect sampling in forest ecosystems, Methods in ecology*. Blackwell Pub, Malden, MA.
- Lecq, S., 2013. Importance de la structure des haies, des lisieres, et de la disponibilité en abris sur la biodiversité, implications en termes de gestion. Université de Poitiers.
- Leroy, C., Sabatier, S., Wahyuni, N.S., Barczi, J.-F., Dauzat, J., Laurans, M., Auclair, D., 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agrofor. Syst.* 77, 37–47. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9232-z>
- Lin, B.B., 2010. The role of agroforestry in reducing water loss through soil evaporation and crop transpiration in coffee agroecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 150, 510–518. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.11.010>
- Lin, B.B., 2007. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agric. For. Meteorol.* 144, 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.009>

- Lindberg, N., Engtsson, J.B., Persson, T., 2002. Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *J. Appl. Ecol.* 39, 924–936.
- Logan, J.D., Wolessensky, W., Joern, A., 2006. Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecol. Model.* 196, 471–482.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.034>
- Louda, S.M., Rodman, J.E., 1996. Insect Herbivory as a Major Factor in the Shade Distribution of a Native Crucifer (*Cardamine Cordifolia* A. Gray, Bittercress). *J. Ecol.* 84, 229.
<https://doi.org/10.2307/2261358>
- Lövei, G.L., Ferrante, M., 2017. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions: Measuring predation pressure by sentinel prey. *Insect Sci.* 24, 528–542. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12405>
- Lövei, G.L., Magura, T., 2017. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity is higher in narrow hedges composed of a native compared to non-native trees in a Danish agricultural landscape. *Insect Conserv. Divers.* 10, 141–150. <https://doi.org/10.1111/icad.12210>
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41, 231–256.
- Luff, M.L., 1978. Diel activity patterns of some field Carabidae. *Ecol. Entomol.* 3, 53–62.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1978.tb00902.x>
- Luff, M.L., 1974. Adult and larval feeding habits of *Pterostichus madidus* (F.) (Coleoptera: Carabidae). *J. Nat. Hist.* 8, 403–409. <https://doi.org/10.1080/00222937400770331>
- Maas, B., Clough, Y., Tschardtke, T., 2013. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecol. Lett.* 16, 1480–1487. <https://doi.org/10.1111/ele.12194>
- MacDonald, N., ADAS, U., 2009. Slug control in field vegetables. *Hortic. Dev. Co. Factsheet* 2.
- Macfadyen, S., Davies, A.P., Zalucki, M.P., 2015. Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale: Impact of arthropod natural enemies. *Insect Sci.* 22, 20–34.
<https://doi.org/10.1111/1744-7917.12174>
- Madeira, F., Tschardtke, T., Elek, Z., Kormann, U.G., Pons, X., Rösch, V., Samu, F., Scherber, C., Batáry, P., 2016. Spillover of arthropods from cropland to protected calcareous grassland – the neighbouring habitat matters. *Agric. Ecosyst. Environ.* 235, 127–133.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.012>
- Magura, T., Bogyó, D., Mizser, S., Nagy, D.D., Tóthmérész, B., 2015. Recovery of ground-dwelling assemblages during reforestation with native oak depends on the mobility and feeding habits of the species. *For. Ecol. Manag.* 339, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.015>
- Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodivers. Conserv.* 12, 73–85.
- Mair, J., Port, G.R., 2001. Predation by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* is affected by size and condition of the prey slug *Deroceras reticulatum*. *Agric. For. Entomol.* 3, 99–106.
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tournonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 43–62.
<https://doi.org/10.1051/agro:2007057>
- Maloney, D., Drummond, F.A., Alford, R., 2003. TB190: Spider predation in agroecosystems: can spiders effectively control pest populations.
- Marcon, E., Hérault, B., 2015. entropart : An R package to measure and partition diversity. *J. Stat. Softw.* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>
- Mariño, Y.A., Pérez, M.-E., Gallardo, F., Trifilio, M., Cruz, M., Bayman, P., 2016. Sun vs. shade affects infestation, total population and sex ratio of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in Puerto Rico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 222, 258–266.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.031>
- Marliac, G., n.d. Intensification de l'agriculture biologique : conséquences sur la régulation des phytophages en vergers de pommiers 184.

- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21.
- Martel, J., Mauffette, Y., Tousignant, S., 1991. Secondary effects of canopy dieback: the epigeal carabid fauna in québec appalachian maple forests. *Can. Entomol.* 123, 851–859. <https://doi.org/10.4039/Ent123851-4>
- Martius, C., Höfer, H., Garcia, M.V., Römbke, J., Förster, B., Hanagarth, W., 2004. Microclimate in agroforestry systems in central Amazonia: does canopy closure matter to soil organisms? *Agrofor. Syst.* 60, 291–304.
- Mathews, C.R., Bottrell, D.G., Brown, M.W., 2004. Habitat manipulation of the apple orchard floor to increase ground-dwelling predators and predation of *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Biol. Control* 30, 265–273. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.11.006>
<https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Mazzia, C., Pasquet, A., Caro, G., Thénard, J., Cornic, J.-F., Hedde, M., Capowiez, Y., 2015. The impact of management strategies in apple orchards on the structural and functional diversity of epigeal spiders. *Ecotoxicology* 24, 616–625. <https://doi.org/10.1007/s10646-014-1409-1>
- McKemey, A.R., Symondson, W.O.C., Glen, D.M., 2003. Predation and prey size choice by the carabid beetle *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae): the dangers of extrapolating from laboratory to field. *Bull. Entomol. Res.* 93. <https://doi.org/10.1079/BER2003240>
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Conserv.* 106, 259–271.
- Michel, N., Burel, F., Butet, A., 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? *Acta Oecologica* 30, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.12.006>
- Miñarro, M., Dapena, E., 2003. Effects of groundcover management on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in an apple orchard. *Appl. Soil Ecol.* 23, 111–117. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00025-8](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00025-8)
- Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R., 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agric. For. Meteorol.* 90, 141–156.
- Morrison, W.R., Mathews, C.R., Leskey, T.C., 2016. Frequency, efficiency, and physical characteristics of predation by generalist predators of brown marmorated stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) eggs. *Biol. Control* 97, 120–130. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.03.008>
- Mosquera-Losada, M.R., Moreno, G., Pardini, A., McAdam, J.H., Papanastasis, V., Burgess, P.J., Lamersdorf, N., Castro, M., Liagre, F., Rigueiro-Rodríguez, A., 2012. Past, Present and Future of Agroforestry Systems in Europe, in: Nair, P.K.R., Garrity, D. (Eds.), *Agroforestry - The Future of Global Land Use*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 285–312. https://doi.org/10.1007/978-94-007-4676-3_16
- Musolin, D.L., 2007. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Glob. Change Biol.* 13, 1565–1585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01395.x>
- Negro, M., Vacchiano, G., Berretti, R., Chamberlain, D.E., Palestrini, C., Motta, R., Rolando, A., 2014. Effects of forest management on ground beetle diversity in alpine beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *For. Ecol. Manag.* 328, 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.049>
- Nittérus, K., Åström, M., Gunnarsson, B., 2007. Commercial harvest of logging residue in clear-cuts affects the diversity and community composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Scand. J. For. Res.* 22, 231–240. <https://doi.org/10.1080/02827580701352955>
- Nyffeler, M., Sunderland, K.D., 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 95, 579–612. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(02\)00181-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(02)00181-0)
- Oberholzer, F., Frank, T., 2003. Predation by the Carabid Beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on Slugs and Slug Eggs. *Biocontrol Sci. Technol.* 13, 99–110. <https://doi.org/10.1080/0958315021000054421>

- O'Neal, M.E., Landis, D.A., Rothwell, E., Kempel, L., Reinhard, D., 2004. Tracking insects with harmonic radar: a case study. *Am. Entomol.* 50, 212–218. <https://doi.org/10.1093/ae/50.4.212>
- Ong, C.K., Black, C.R., Wallace, J.S., Khan, A.A.H., Lott, J.E., Jackson, N.A., Howard, S.B., Smith, D.M., 2000. Productivity, microclimate and water use in *Grevillea robusta*-based agroforestry systems on hillslopes in semi-arid Kenya. *Agric. Ecosyst. Environ.* 80, 121–141.
- Paredes, D., Cayuela, L., Campos, M., 2013. Synergistic effects of ground cover and adjacent vegetation on natural enemies of olive insect pests. *Agric. Ecosyst. Environ.* 173, 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.04.016>
- Pastur, G.M., Andrieu, E., Iverson, L.R., Peri, P.L., 2012. Agroforestry landscapes and global change: landscape ecology tools for management and conservation. *Agrofor. Syst.* 85, 315–318. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9496-6>
- Pearce, J.L., Venier, L.A., 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecol. Indic.* 6, 780–793. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.03.005>
- Petit, S., Boursault, A., Bohan, D.A., 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 615.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowicz, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M., 2014. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic Appl. Ecol.* 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Pezzopane, J.R.M., Souza, P.S. de, Rolim, G.D.S., Gallo, P.B., 2011. Microclimate in coffee plantation grown under grevillea trees shading. *Acta Sci. Agron.* 33. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v33i2.7065>
- Pfiffner, L., Luka, H., 2003. Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders—a paired farm approach. *Basic Appl. Ecol.* 4, 117–127.
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Pfiffner, L., Luka, H., Schlatter, C., Juen, A., Traugott, M., 2009. Impact of wildflower strips on biological control of cabbage lepidopterans. *Agric. Ecosyst. Environ.* 129, 310–314. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.10.003>
- Piechowicz, B., Grodzicki, P., Piechowicz, I., Stawarczyk, K., 2014. Beer as olfactory attractant in the fight against harmful slugs *Arion Lusitanicus* Mabilie 1868 / Piwo Jako Atraktant W Zwalczeniu Szkodliwego Ślimaka Z Gatunku *Arion Lusitanicus* Mabilie 1868. *Chem.-Didact.-Ecol.-Metrol.* 19. <https://doi.org/10.1515/cdem-2014-0011>
- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2959–2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Power, M.E., 1992. Top-Down and Bottom-Up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology* 73, 733–746. <https://doi.org/10.2307/1940153>
- Prasifka, J.R., Schmidt, N.P., Kohler, K.A., O'neal, M.E., Hellmich, R.L., Singer, J.W., 2006. Effects of living mulches on predator abundance and sentinel prey in a corn–soybean–forage rotation. *Environ. Entomol.* 35, 1423–1431. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2006\)35\[1423:EOLMOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2006)35[1423:EOLMOP]2.0.CO;2)
- Pretty, J.N., Brett, C., Gee, D., Hine, R.E., Mason, C.F., Morison, J.I.L., Raven, H., Rayment, M.D., Van der Bijl, G., 2000. An assessment of the total external costs of UK agriculture. *Agric. Syst.* 65, 113–136.
- Quinkenstein, A., Wöllecke, J., Böhm, C., Grünwald, H., Freese, D., Schneider, B.U., Hüttl, R.F., 2009. Ecological benefits of the alley cropping agroforestry system in sensitive regions of Europe. *Environ. Sci. Policy* 12, 1112–1121. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2009.08.008>

- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12, 487–506.
- Ranjha, M., Irmiler, U., 2013. Age of grassy strips influences biodiversity of ground beetles in organic agro-ecosystems 2013. <https://doi.org/10.4236/as.2013.45030>
- Ranjha, M.H., Irmiler, U., 2014. Movement of carabids from grassy strips to crop land in organic agriculture. *J. Insect Conserv.* 18, 457–467. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9657-1>
- Renkema, J.M., Cutler, G.C., Blanchard, D., Hammermeister, A., 2014. Using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to control slugs (Gastropoda: Pulmonata) in salad greens in the laboratory and greenhouse. *Can. Entomol.* 146, 567–578. <https://doi.org/10.4039/tce.2014.8>
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., Foster, G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112–1129.
- Riecken, U., Raths, U., 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. 33, 8.
- Roberts, M.R., Paul, N.D., 2006. Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytol.* 170, 677–699. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01707.x>
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176.
- Rollo, C.D., 1982. The regulation of activity in populations of the terrestrial slug *Limax maximus* (Gastropoda; Limacidae). *Res. Popul. Ecol.* 24, 1–32.
- 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. <https://doi.org/10.2307/1942161>
- Rosenheim, J.A., 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 421–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.421>
- Rouabah, A., Lasserre-Joulin, F., Amiaud, B., Plantureux, S., 2014. Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression: Ground beetle size diversity and pest control. *Ecol. Entomol.* 39, 47–57. <https://doi.org/10.1111/een.12064>
- Roy, M., Brodeur, J., Cloutier, C., 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environ. Entomol.* 31, 177–187.
- Samu, F., 1993. Wolf spider feeding strategies: optimality of prey consumption in *Pardosa hortensis*. *Oecologia* 94, 139–145.
- Saska, P., Martinkova, Z., Honek, A., 2010. Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biol. Control* 52, 91–95. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.07.016>
- Saska, P., van der Werf, W., Hemerik, L., Luff, M.L., Hatten, T.D., Honek, A., 2013. Temperature effects on pitfall catches of epigeal arthropods: a model and method for bias correction. *J. Appl. Ecol.* 50, 181–189. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12023>
- Saska, P., Vodde, M., Heijerman, T., Westerman, P., van der Werf, W., 2007. The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122, 427–434. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.02.013>
- Schmaedick, M.A., Shelton, A.M., 2000. Arthropod predators in cabbage (Cruciferae) and their potential as naturally occurring biological control agents for *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). *Can. Entomol.* 132, 655–675. <https://doi.org/10.4039/Ent132655-5>
- Schroth, G., Balle, P., Peltier, R., 1995. Alley cropping groundnut with *Gliricidia sepium* in Côte d'Ivoire: effects on yields, microclimate and crop diseases. *Agrofor. Syst.* 29, 147–163.
- Schuldt, A., Baruffol, M., Böhnke, M., Bruelheide, H., Härdtle, W., Lang, A.C., Nadrowski, K., Von Oheimb, G., Voigt, W., Zhou, H., Assmann, T., 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *J. Ecol.* 98, 917–926. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01659.x>

- Sentis, A., Hemptinne, J.-L., Brodeur, J., 2013. Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient. *Ecology* 94, 1675–1680. <https://doi.org/10.1890/12-2107.1>
- Sienkiewicz, P., Zmihorski, M., 2012. The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Eur. J. Entomol.* 109, 535.
- 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., Rusch, A., Wyss, E., Sarthou, J.-P., 2014. Conservation biocontrol: principles and implementation in organic farming, in: organic farming, prototype for sustainable agricultures. Springer, Dordrecht, pp. 83–105. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7927-3_5
- Skalski, T., Kędzior, R., Radecki-Pawlik, A., 2012. Riverine ground beetles as indicators of inundation frequency of mountain stream: a case study of the Ochotnica Stream, Southern Poland. *Balt. J. Coleopterol.* 12, 117–126.
- Skłodowski, J., 2008. Carabid beetle movements in a clear-cut area with retention groups of trees. *Penev Erwin T Assmann Teds Back Roots Back Future* 20–24.
- Smith, J., Pearce, B.D., Wolfe, M.S., 2013. Reconciling productivity with protection of the environment: Is temperate agroforestry the answer? *Renew. Agric. Food Syst.* 28, 80–92. <https://doi.org/10.1017/S1742170511000585>
- Smits, N., Dupraz, C., Dufour, L., 2012. Unexpected lack of influence of tree rows on the dynamics of wheat aphids and their natural enemies in a temperate agroforestry system. *Agrofor. Syst.* 85, 153–164. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9473-5>
- Snyder, G.B., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single- and multiple-species prey communities. *Biol. Control* 44, 52–60. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705–716.
- Snyder, W.E., Wise, D.H., 1999. Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. *Biol. Control* 15, 283–292.
- Sotherton, N.W., 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife: An appraisal of the set-aside approach. *Biol. Conserv., Conservation Biology and Biodiversity Strategies* 83, 259–268. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00082-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00082-7)
- Speight, M.R., Hunter, M.D., Watt, A.D., 1999. *Ecology of insects: concepts and applications.* Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Speiser, B., Kistler, C., 2002. Field tests with a molluscicide containing iron phosphate. *Crop Prot.* 21, 389–394.
- Stamps, W.T., Linit, M.J., 1997. Plant diversity and arthropod communities: implications for temperate agroforestry. *Agrofor. Syst.* 39, 73–89.
- Straub, C.S., 2006. Exploring the relationship between natural enemy biodiversity and herbivore suppression. Washington State University Washington, DC.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* 45, 225–237. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.05.013>
- Suggitt, A.J., Gillingham, P.K., Hill, J.K., Huntley, B., Kunin, W.E., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>
- Sunderland, K., Samu, F., 2000. Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomol. Exp. Appl.* 95, 1–13.
- Suominen, O., Edenius, L., Ericsson, G., Resco de Dios, V., 2003. Gastropod diversity in aspen stands in coastal northern Sweden. *For. Ecol. Manag.* 175, 403–412. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00142-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00142-1)

- Sustek, Z., 1987. Changes in body size structure of carabid communities (Coleoptera, Carabidae) along an urbanisation gradient [WWW Document]. Biol. Bratisl. URL <https://eurekamag.com/research/020/703/020703739.php> (accessed 2.13.18).
- Sutton, M.A. (Ed.), 2011. The European nitrogen assessment: sources, effects, and policy perspectives. Cambridge University Press, Cambridge, UK ; New York.
- Swingland, I.R., 2001. Biodiversity, definition of. *Encycl. Biodivers.* 1, 377–391.
- Symondson, W.O., Glen, D.M., Ives, A.R., Langdon, C.J., Wiltshire, C.W., 2002. Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years. *Ecology* 83, 137–147.
- Symondson, W.O.C., 1993. The effects of crop development upon slug distribution and control by *Abax parallelepipedus* (Coleoptera: Carabidae). *Ann. Appl. Biol.* 123, 449–457. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1993.tb04107.x>
- Symondson, W. O. C., Cesarini, S., Dodd, P.W., Harper, G.L., Bruford, M.W., Glen, D.M., Wiltshire, C.W., Harwood, J.D., 2006. Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bull. Entomol. Res.* 96, 637–645.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* 47, 561–594.
- Taboada, A., Kotze, D.J., Salgado, J.M., Tárrega, R., 2011. The value of semi-natural grasslands for the conservation of carabid beetles in long-term managed forested landscapes. *J. Insect Conserv.* 15, 573–590. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9359-2>
- Thiele, H.-U., 1977. Carabid Beetles in Their Environments. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81154-8>
- Thomas, C., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Garcia, A.F., Marshall, E.J.P., 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *J. Appl. Ecol.* 38, 100–116.
- Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131–144.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Marshall, E.J.P., 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116, 103–112.
- Thomas, R.S., Harwood, J.D., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., 2009. Tracking predator density dependence and subterranean predation by carabid larvae on slugs using monoclonal antibodies. *Ecol. Entomol.* 34, 569–579. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01104.x>
- Thorbek, P., Sunderland, K.D., Topping, C.J., 2003. Eggsac development rates and phenology of agrobiont linyphiid spiders in relation to temperature. *Entomol. Exp. Appl.* 109, 89–100. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00092.x>
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshw. Biol.* 31, 265–275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>
- Traugott, M., 1998. Larval and adult species composition, phenology and life cycles of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in an organic potato field. *Eur. J. Soil Biol.* 34, 189–197.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43, 294–309. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.006>
- Tscharntke, T., Clough, Y., Bhagwat, S.A., Buchori, D., Faust, H., Hertel, D., Hölscher, D., Juhrbandt, J., Kessler, M., Perfecto, I., Scherber, C., Schroth, G., Veldkamp, E., Wanger, T.C., 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes - a review. *J. Appl. Ecol.* 48, 619–629. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01939.x>
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A., 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biol. Conserv., Advancing environmental conservation: essays in honor of Navjot Sodhi* 151, 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068>

- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., de Ruiter, P.C., van der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob. Change Biol.* 21, 973–985. <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- Tuf, I.H., Dedek, P., Veselý, M., 2012. Does the diurnal activity pattern of carabid beetles depend on season, ground temperature and habitat? *Arch. Biol. Sci.* 64, 721–732. <https://doi.org/10.2298/ABS1202721T>
- Turin, H., Penev, L., Casale, A. (Eds.), 2003. The Genus *Carabus* in Europe: a synthesis, Fauna Europaea evertebrata. Pensoft Publishers ; European Invertebrate Survey, Sofia ; Moscow : Leiden.
- Uetz, G.W., Unzicker, J.D., 1975. Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *J. Arachnol.* 3, 101–111.
- van Lenteren, J.C., 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.-C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., Watt, A.D., 2010. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecol. Entomol.* 35, 226–235. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01175.x>
- Varah, A., Jones, H., Smith, J., Potts, S.G., 2013. Enhanced biodiversity and pollination in UK agroforestry systems: UK agroforestry systems. *J. Sci. Food Agric.* 93, 2073–2075. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6148>
- Vigiak, O., Sterk, G., Warren, A., Hagen, L.J., 2003. Spatial modeling of wind speed around windbreaks. *CATENA* 52, 273–288. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(03\)00018-3](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(03)00018-3)
- Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- Vucic-Pestic, O., Ehnes, R.B., Rall, B.C., Brose, U., 2011. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Glob. Change Biol.* 17, 1301–1310. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02329.x>
- Wake, D.B., Vredenburg, V.T., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11466–11473. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801921105>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Weber, D.C., Pfannenstiel, R.S., Lundgren, J.G., 2008. Diel predation pattern assessment and exploitation of sentinel prey: new interpretations of community & individual behaviors, in: Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods, Christchurch, New Zealand. pp. 485–494.
- Westerman, P.R., Wes, J.S., Kropff, M.J., Van Der Werf, W., 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 40, 824–836. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00850.x>
- Whalon, M.E., Mota-Sanchez, D., Hollingworth, R.M., 2008. Global pesticide resistance in arthropods. CABI.
- Willand, J.E., McCravy, K.W., 2006. Variation in diel activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidea) associated with a soybean field and coal mine remnant. *Gt. Lakes Entomol.* 39, 141.

- Winder, L., 2004. Marking by abrasion or branding and recapturing carabid beetles in studies of their movement. *Int. J. Pest Manag.* 50, 161–164.
<https://doi.org/10.1080/09670870410001731871>
- Younes, M., 1989. Ground beetles and upland plantations (PhD Thesis). Durham University.
- Zamora, D.S., Jose, S., Napolitano, K., 2009. Competition for ¹⁵N labeled nitrogen in a loblolly pine–cotton alley cropping system in the southeastern United States. *Agric. Ecosyst. Environ.* 131, 40–50. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.08.012>
- Zehnder, G., Gurr, G.M., Kühne, S., Wade, M.R., Wratten, S.D., Wyss, E., 2007. Arthropod pest management in organic crops. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 57–80.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091337>
- Zuur, A.F. (Ed.), 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for biology and health.* Springer, New York, NY.