



Contribution des insectes aquatiques émergeant des rivières à la fourniture de services écosystémiques pour l'agriculture

Julien Raitif

► To cite this version:

Julien Raitif. Contribution des insectes aquatiques émergeant des rivières à la fourniture de services écosystémiques pour l'agriculture. Sciences agricoles. Université de Rennes, 2018. Français. NNT : 2018REN1B060 . tel-02115925

HAL Id: tel-02115925

<https://theses.hal.science/tel-02115925>

Submitted on 30 Apr 2019

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.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 600
Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation
Spécialité : Écologie et évolution

Par

Julien RAITIF

Contribution des insectes aquatiques émergeant des rivières à la fourniture de services écosystémiques pour l'agriculture

Thèse présentée et soutenue à Agrocampus, Rennes, le 18 décembre 2018
Unité de recherche : UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes, INRA, Rennes
Thèse N° :

Rapporteurs avant soutenance :

Jean-Nicolas BEISEL Enseignant-Chercheur, CNRS, Université de Strasbourg
Pierre MARMONIER Professeur, CNRS, Université Lyon 1

Composition du Jury :

Présidente :	Françoise BUREL	Professeur, Université de Rennes 1, CNRS
Rapporteurs :	Jean-Nicolas BEISEL	Enseignant-Chercheur, CNRS, Université de Strasbourg
	Pierre MARMONIER	Professeur, CNRS, Université Lyon 1
Examineurs :	Julien CUCHEROUSSET	Chercheur, CNRS, Toulouse
	Simon HARRISON	Enseignant-Chercheur, University College Cork
	Aude VIALATTE	Enseignant-Chercheur, ENSA Toulouse, Dynafor
Dir. de thèse :	Jean-Marc ROUSSEL	Directeur de recherche, INRA
Co-dir. de thèse :	Manuel PLANTEGENEST	Professeur, Agrocampus OUEST, INRA

La Nature ne gaspille rien

Dans nos ateliers nous nous vantons de découvrir un usage à ce qu'on avait jusque-là considéré comme un déchet ; mais que notre économie est partielle et accidentelle en comparaison de celle de la Nature ! Dans la Nature rien n'est gâché. La moindre feuille, brindille ou fibre en décomposition est tout bonnement la mieux adaptée pour servir dans un autre département, et toutes sont enfin réunies dans son tas de compost.

Henry David Thoreau

in Pensées Sauvages, Henry David Thoreau, sélection de Michel Granger, 2017, ©Editions Le mot et le reste

Table des matières

Remerciements	1
Liste des articles	4
1 Introduction	5
1.1	Prise de conscience environnementale et naissance du mouvement agroécologique
	5
1.2	De l'agroécologie au concept de services écosystémiques
	7
1.3	Ecosystèmes connectés
	9
1.3.1	Connexion aquatique-terrestre
	9
1.3.2	Connectivité au sein des agroécosystèmes
	11
1.4	Objectifs de la thèse
	13
1.4.1	Un contexte scientifique novateur
	13
1.4.2	Démarche et hypothèses de travail
	13
1.4.3	Organisation du manuscrit
	16
2 Matériels et Méthodes	18
2.1	Sites
	18
2.1.1	Zone d'étude
	18
2.1.2	Critères de sélection
	19
2.1.3	Mesures écologiques
	23
2.2	Communautés d'invertébrés aquatiques étudiées
	25
2.2.1	Pièges à émergence
	27

2.2.2	Présentation des pièges à interception d'insectes volants	28
2.3	Communautés d'invertébrés terrestres étudiées	29
2.4	Etape I : synthèse des connaissances bibliographiques	31
2.5	Etape II : étude des insectes aquatiques émergeant des cours d'eau	32
2.6	Etape III : estimation de la dispersion des insectes aquatiques	34
2.7	Etape IV : estimation des dépôts d'insectes aquatiques	37
2.8	Méthodes statistiques utilisées	38

3 Apports d'insectes aquatiques en milieu agricole intensif 40

3.1	Pression agricole sur les communautés d'insectes aquatiques	40
3.2	Quantification du signal émergent en rivière de zone agricole intensive	44
3.3	Largeur fonctionnelle d'une rivière agricole	48
3.4	Gradient d'apports aquatiques en terres agricoles	54
3.5	Des recherches complémentaires à mener	59
3.5.1	Autres taxons d'insectes aquatiques à considérer	59
3.5.2	Biais potentiels de relevés entomologiques	62
3.5.3	Variabilité spatiale sur l'ensemble du réseau hydrographique	67
3.5.4	Variabilité interannuelle	69

4 Contribution des écosystèmes aquatiques aux services écosystémiques dans les agroécosystèmes 72

4.1	Synthèse des connaissances actuelles	72
4.2	Les apports aquatiques liés aux insectes émergents en territoire agricole	75
4.2.1	Soutien aux communautés d'ennemis naturels des ravageurs de culture	75
4.2.2	Fertilisation des cultures	80
4.2.3	Maintien de la qualité de l'eau des rivières	81
4.3	Perspectives de recherche : compromis entre services	83

5 Conclusion 87

Références bibliographiques	88
-----------------------------	----

Annexes	103
---------	-----

Remerciements

C'est par un matin froid et nuageux d'une journée typique hivernale rennaise que j'écris ces remerciements. J'ai soutenue ma thèse avec succès (merci à tous les membres du Jury ! J'en garde un très bon souvenir !) il y a maintenant un peu plus d'un mois. C'est donc avec un esprit relativement serein et détendu que je me délecte d'écrire ces remerciements.

Un peu d'histoire... Ce projet remonte à 2013 quand j'ai décidé de quitter le siège confortable, mais un brin ennuyeux, de mon précédent employeur du secteur tertiaire, pour retrouver les strapontins parfois grinçants des amphithéâtres de l'école d'Agronomie de Rennes. Mon objectif initial était de suivre deux années de Master pour pouvoir ensuite travailler dans le secteur de l'environnement au sein de cabinet d'études ou d'associations de protection de la nature. Au cours de ces 2 années à Agrocampus, j'ai beaucoup apprécié notamment les cours dispensés par l'équipe de la spécialité PAM (Protection et Aménagement des milieux) - Didier Le Cœur, Jacques Haury, Ivan Bernez, épaulés par Laëtitia Cour – ainsi que par l'ensemble des professeurs de l'Agro que j'ai pu côtoyer (Yannick Outreman, Anne Le Ralec, Manuel Plantegenest, Etienne Rivot et j'en oublie sûrement...). C'est grâce à cette expérience riche et très formatrice que j'ai eu l'envie de poursuivre ma formation universitaire et de viser le grade de Docteur en Ecologie. Je tenais donc à remercier très chaleureusement l'ensemble des enseignant(e)s et assistant(e)s de l'Agro qui m'ont accompagné durant ces 2 années.

C'est durant l'été 2014 que Manuel P., avec qui j'avais évoqué mon projet de recherche, m'a présenté l'idée qu'il avait développée avec Jean-Marc Roussel, d'étudier la connexion qui pourrait exister entre les milieux aquatiques et terrestres dans les paysages agricoles. Je n'y connaissais strictement rien en écologie aquatique mais j'étais forcément emballé ! Et c'est après quelques formalités et périodes de stress pré et post-concours de bourse ministérielle que j'ai pu démarrer cette thèse !

Voilà j'en ai fini pour l'histoire ultra-synthétique du pourquoi/comment j'en suis arrivé là à 40 ans ! Et forcément mes prochains remerciements vont à Jean Marc et Manu pour m'avoir fait confiance dans ce projet qu'ils ont initialement construit tous les deux. Ces 3 années de projet scientifique ont été très riches pour moi, tant intellectuellement qu'humainement. Nos relations sont allées à mon sens au-delà d'une relation classique doctorant/encadrant, et le projet mené ensemble n'en a été que plus réussi je crois. Merci pour votre disponibilité, votre

soutien sur le terrain, pendant la rédaction (fastidieuse de la review par exemple) et pendant toutes les phases de ce projet. Merci aussi pour les moments partagés plus informels. Merci à Christophe Piscart également pour son aide à des moments clés de cette thèse, pour le partage de tes connaissances et pour ta disponibilité !

Pour réaliser une thèse, il faut beaucoup d'aide forcément ! Une aide de ses directeurs de thèse et encadrants, mais aussi une aide des techniciens, d'ingénieurs, de stagiaires sans qui on prendrait des mois de retard. La réussite de ma thèse repose ainsi grandement sur le travail énorme réalisé par Océane Agator avec qui j'ai eu le plaisir de travailler pendant 9 mois. Merci Océane pour la qualité de ton travail, ton implication, ta concentration sans faille face aux sticky remplis de « moustiques » et ta bonne humeur ! C'était un réel plaisir de travailler à tes côtés. Merci également aux stagiaires qui m'ont beaucoup aidé pendant les 2 premières années : Tom Le Goff (bon courage dans le sud !), Maïwenn Le Floch et Bastien Blanc (chasseur de tigre). Merci également à tous les salariés de l'INRA qui sont venus me donner des coups de mains très réguliers ou épisodiques sur le terrain : Maxime Poupelin et Dominique Huteau pour votre énergie, disponibilité, conseils sur le terrain ; Yann Laurent pour cette même disponibilité et collaboration sympathique et pour le partage de tes connaissances naturalistes ! ; et Elsa Canard pour ton aide précieuse, tes conseils, ta sympathie et tes découvertes musicales !

Cette thèse est également le fruit d'une intégration au sein de 2 équipes : ESP (IGEPP) et ESE. Je ne vais pas me risquer à nommer chaque personne que j'ai croisé et avec qui j'ai grandement apprécié travailler mais je tiens à remercier chaque personne qui travaille au sein de ces unités, ainsi qu'à l'équipe U3E, avec qui j'ai pu travailler ou tout simplement discuter de manière informelle au cours de ces 3 années ! Merci à vous tous pour votre aide sur le terrain, au labo, au bureau. Et un merci tout particulier à l'équipe de gestionnaires d'unité d'ESE que j'ai souvent embêtées avec mes commandes, mes budgets bizarres... bref mes tracasseries administratives. Merci Gervaise, Jessica et Marie-Thérèse !

Forcément une thèse, c'est aussi un bureau avec du bordel dessus, ce même bureau intégré dans une petite salle où trônent d'autres bureaux plus ou moins bordéliques, derrière lesquels transpirent, cogitent et s'énervent d'autres doctorants avec qui l'on partage la même épopée ! Merci Chrystelle, Lucie, Pierre-Loup et plus récemment Amhed, post-doctorant. Au commencement de ma thèse je n'ai pas pu bcp profiter de notre collocation « doctorale » mais une fois mes premiers mois de terrain bouclés j'ai pu grandement apprécié nos discussions, rigolades et autres réjouissances ! Merci encore et bon courage pour la suite !

Une thèse c'est aussi des moments (nombreux heureusement) de décompression ! ET là c'est à chacun de faire ce qu'il souhaite. Pour certains c'est l'alcool et la drogue, pour d'autres c'est Pizza/Bière/Foot.... C'est j'en suis certains très salvateur ! Pour ma part, cette délivrance nécessite une concentration en iode plus élevée qu'en centre-ville (mais peut également être remplacé par des roches en tout genre) ainsi que la concordance de l'arrivée d'une onde aquatique lointaine et longue accompagnée d'une force de friction aérienne contraire (mais légère), le tout sur fond sableux ou rocheux (l'ensemble pouvant être remplacé par une paroi verticale de ces fameuses roches). Merci à tous ceux avec qui j'ai partagé ces plaisirs libérateurs et bien d'autres et qui se reconnaîtront (si par magie, ou par la torture, ils lisent cette thèse !) : Erwan, Christophe, Jean, Stéphane, Maxime, Antoine, Antoine, Jeanne, Stéphane, Guillaume, Fred, Alex , Guillaume !

Et enfin, merci forcément à ma famille, celle qui m'a créé, accueilli, aimé et supporté depuis maintenant 40 ans : papa, maman, Tatiana. Je vous aime. Et aussi tous les autres membres de ma famille que je ne citerai pas ici, faute de place, et qui m'ont soutenu ! Et une pensée forcément particulière à cette petite famille que j'ai contribué à créer et que je continue de porter aujourd'hui avec grand bonheur (et un peu de dépense d'énergie aussi) : Pierre et Maixent, qui donnent du sens à tout ça... Longue vie à vous mes chéris, soyez fiers de ce que vous êtes, ce que vous faites, soyez curieux de ce qui vous entoure (le monde, la nature, les humains et toute autre forme de vie, l'univers pourquoi pas...), voyagez, expérimentez, courez, sautez, plongez, reculez pour sauter plus loin, écoutez, criez, riez, chantez, dansez (mieux que moi), lisez... bref vous m'aurez compris ☺ Je vous aime.

Merci à tous encore et merci à ceux que j'ai oublié (et je m'en excuse).

Liste des articles

Cette thèse repose sur 3 articles listés ci-dessous :

Article 1

Raitif J, Plantegenest M, Roussel J-M (2019) From stream to land: Ecosystem services provided by stream insects to agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270-271:32–40. doi: 10.1016/j.agee.2018.10.013

Article 2

Raitif J, Plantegenest M, Agator O, et al (2018) Seasonal and spatial variations of stream insect emergence in an intensive agricultural landscape. *Science of The Total Environment* 644:594–601. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.07.021

Article 3 (en preparation)

Raitif J, Roussel J-M, Plantegenest M (*in prep*) Evidence of spatial deposit of aquatic subsidies through dispersal of adult aquatic insects emerging from agricultural streams

Les articles sont présentés en intégralité en Annexes.

1 Introduction

1.1 *Prise de conscience environnementale et naissance du mouvement agroécologique*

« Biodiversité en déclin, écosystèmes dégradés, sols et ressources naturelles sous pression, milieux aquatiques souillés, pollution atmosphérique alarmante, déchets mal recyclés... C'est un tableau plus noir que vert que dresse le rapport 2015 de l'Agence européenne pour l'environnement (AEE), rendu public mardi 3 mars » (Hir 2015). Les médias grand public se font les porte-paroles de la crise écologique moderne depuis quelques années. Newbold *et al.* (2016) ont estimé que la perte de biodiversité globale observée sur 58% de la surface terrestre, hébergeant 71% de la population humaine mondiale, met en danger le fonctionnement de notre société. En première ligne sont pointées comme responsables : la déforestation, l'industrialisation, la surexploitation des ressources naturelles et l'agriculture intensive. En Europe, un rapport dressé par l'agence européenne pour l'environnement (European Environment Agency 2015) révèle ainsi que malgré une amélioration de la situation depuis les 25 dernières années, les rivières et lacs sont particulièrement affectés par l'activité agricole, par l'apport notamment de nutriments en quantité excessive (Figure 1). L'usage massif des pesticides représente aussi une menace pour l'ensemble des écosystèmes aquatiques (Stehle and Schulz 2015) et terrestres (Geiger *et al.* 2010). Les effets néfastes de cette crise sont également humanitaires. Ainsi, alors que le nombre d'humains souffrant de malnutrition augmente (Food and Agriculture Organization 2018), l'érosion accélérée des sols engendrée en grande partie par l'agriculture fait peser une menace supplémentaire sur la production agricole mondiale (Pimentel *et al.* 2013).

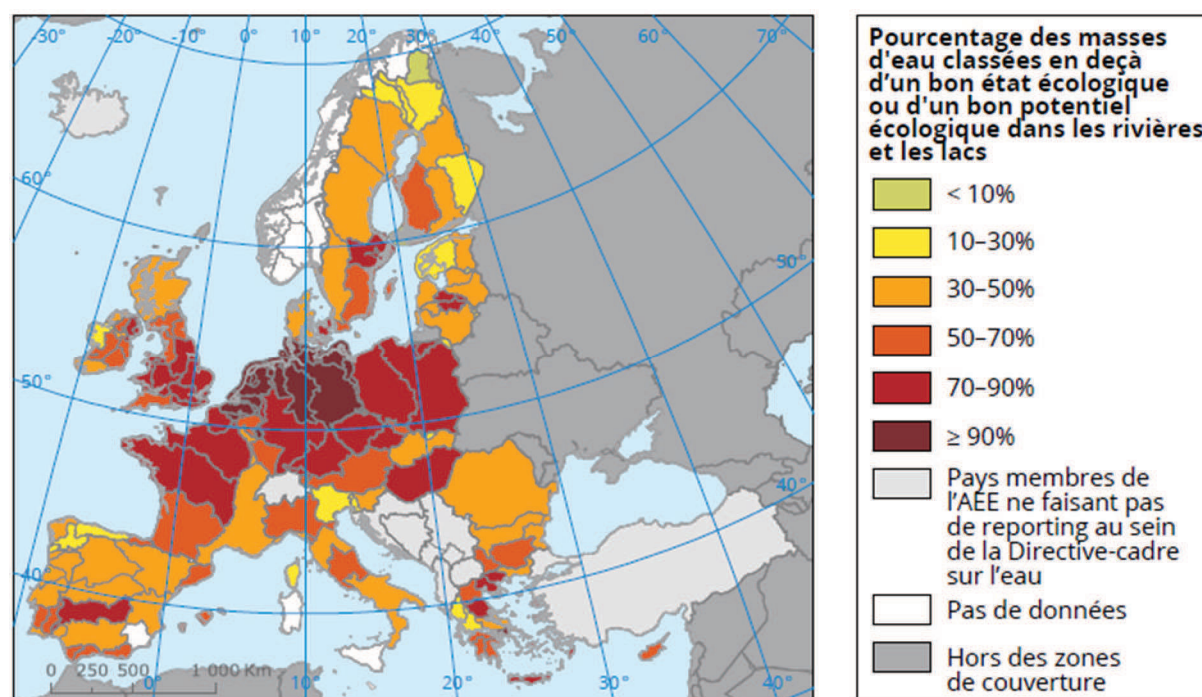


Figure 1 : Pourcentage des masses d'eau en Europe (rivières et lacs) classées en deçà d'un bon état écologique tel que défini par la directive cadre sur l'eau (DCE) de 2000 (European Environment Agency 2015).

Pourtant certains scientifiques avaient tiré la sonnette d'alarme dès le milieu du 20^{ème} siècle.

Rachel Carson (1907-1964), écologue américaine, publie dès 1962 un manifeste intitulé « Silent Spring » dans lequel elle alerte le grand public et les autorités sur le danger de l'utilisation des pesticides pour l'environnement et la santé humaine. Ce livre pionnier sur le sujet déclencha une prise de conscience environnementale dans la communauté scientifique américaine puis internationale. Ainsi, dans la revue *American Scientist* en 1964 pouvait-on lire: « The years 1962 and 1963 were so completely dominated by one person and one book that historians of the future may well refer to this period as the Carsonian Era of "Silent Spring." » (Egler 1964). Néanmoins, l'utilisation des pesticides à travers le monde continue sa progression d'un facteur 15 à 20 entre 1960 et 2004 (Oerke 2006). L'agriculture s'intensifie également par le recours toujours plus important aux fertilisants chimiques impliquant une dépendance grandissante à l'industrie agrochimique (Food and Agriculture Organization 2017). Cette intensification se traduit par une diversité de cultures très faible conduisant à une augmentation de l'impact des ravageurs (Matson *et al.* 1997) et une simplification du paysage

responsable de la perte et la fragmentation d'habitat pour de nombreuses espèces animales (Benton *et al.* 2003).

Dans les années 1970 et 1980, en réponse au modèle agricole intensif, se développe un mouvement social et un ensemble de pratiques agricoles, adossés par la suite à une science : l'agroécologie. Sous l'impulsion de chercheurs comme Miguel A. Altieri (Wezel and Soldat 2009), une nouvelle communauté de scientifiques, agriculteurs et citoyens va naître. Elle s'efforce notamment de réunir la connaissance scientifique nécessaire au développement d'un nouveau modèle agricole durable en premier lieu dans les pays en voie de développement (*e.g.* culture du maïs en agroforesterie au Mexique, Altieri and Trujillo 1987). Elle souhaite s'appuyer sur les processus écologiques naturels pour la production de denrées alimentaires (Altieri 1999, Gliessman 2015), redonner l'autonomie alimentaire aux peuples de ces pays et enfin protéger les ressources naturelles menacées par l'intensification agricole (Gliessman 2015).

1.2 De l'agroécologie au concept de services écosystémiques

En 2005, lors du Millennium Ecosystem Assessment (2005), le concept de « services écosystémiques » est formalisé et vient appuyer l'importance pour le bien-être humain de concilier, notamment, production agricole et protection de la biodiversité. Le concept d'agroécologie s'étend désormais à l'ensemble du système de production agricole. Une littérature toujours plus abondante met en avant l'importance d'une biodiversité riche pour le maintien des processus écologiques naturels nécessaires à l'agriculture. La société fait désormais face à un défi majeur : transformer son modèle agricole (Bommarco *et al.* 2013). Les agroécosystèmes bénéficient d'un ensemble de services écosystémiques fournis par des processus écologiques naturels qui s'expriment à différentes échelles spatiales et temporelles : maintien de la fertilité des sols, cycle de l'eau, régulation des ravageurs, pollinisation, etc. En

retour, l'agriculture est responsable de nombreux disservices néfastes à son propre fonctionnement et à la biodiversité (Figure 2). L'agriculture écologiquement intensive doit maximiser le recours à ces services tout en gardant comme objectif de nourrir l'humanité et diminuer son impact sur l'environnement (Bommarco *et al.* 2013).

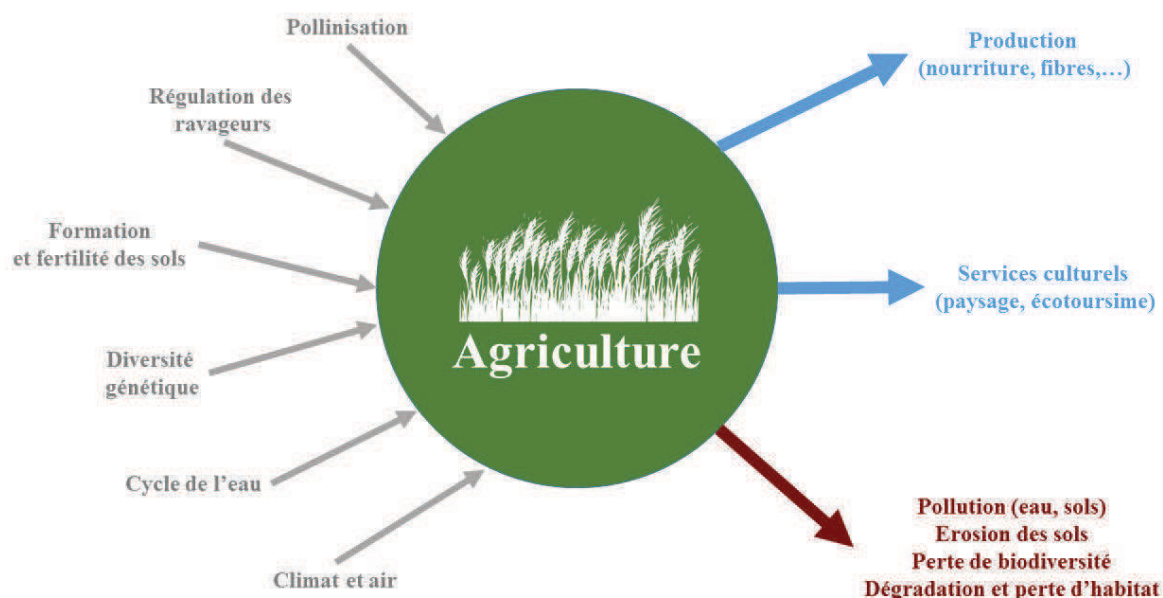


Figure 2 : Schématisation des services écosystémiques contribuant à l'agriculture (en gris), produits par l'agriculture et utiles pour la société (en bleu), et des disservices et impacts négatifs sur l'environnement (en rouge)

La recherche de compromis entre services visant à optimiser la production agricole tout en minimisant ses impacts et disservices implique d'avoir une vision globale de l'agroécosystème. Les zones cultivées ne doivent plus être considérées comme des systèmes fermés et déconnectés des systèmes naturels ou semi-naturels à proximité, et uniquement alimenté par des intrants industriels ou agricoles. Au contraire, il faut concevoir l'agroécosystème comme une matrice paysagère fonctionnelle intégrant des écosystèmes cultivés ou non. Dans cet ensemble d'écosystèmes, des processus écologiques pourraient être utiles à l'agriculture, notamment par l'échange de matière et d'énergie entre eux (Power 2010).

1.3 Ecosystèmes connectés

Le fonctionnement d'un écosystème a longtemps été considéré comme étant principalement, voire uniquement, sous l'influence de processus écologiques internes. Grâce au travail de Polis *et al.* (1997) l'importance de l'échange de matière et d'énergie entre écosystèmes est mis en évidence. De nombreuses travaux ont depuis été menés afin de caractériser et chiffrer l'amplitude de ces échanges de matière, d'énergie et d'organismes entre écosystèmes. Dans leur synthèse, Goudie and Middleton (2001) mentionnent par exemple l'export de poussières riches en nutriments (azote N, phosphore P et potassium K) depuis le désert du Sahara vers une zone s'étendant de l'Europe du Nord à l'Amazonie. L'interface aquatique-terrestre a également beaucoup été étudiée dans le cadre de ces échanges (Larsen *et al.* 2016). En effet, ce type d'interconnexion est très fréquent dans une multitude de paysages (*e.g.* désert, Jackson and Fisher 1986 ; forêt, Nakano and Murakami 2001 ; écosystème côtier, Havik *et al.* 2014 ; zones humides arctique, Dreyer *et al.* 2015). Toutefois, il existe à ce jour peu de données sur ces échanges entre milieux aquatiques et terrestres au sein des agroécosystèmes.

1.3.1 Connexion aquatique-terrestre

Le milieu aquatique a longtemps été considéré comme principalement receveur d'apports de matière et d'énergie d'origine terrestre (Bartels *et al.* 2012). En effet, le ruissellement, l'érosion, l'apport éolien et la chute de matière organique d'origine terrestre vers les écosystèmes aquatiques sont très importants le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Richardson *et al.* 2010). A l'inverse, l'étude des apports aquatiques dans les milieux terrestres s'est longtemps limitée à celle des inondations ou des marées (Hyndes *et al.* 2014). Toutefois, certains travaux mettent en évidence que l'apport des milieux aquatiques au fonctionnement du milieu terrestre peut se faire également par le biais de vecteurs biologiques. Par exemple, Helfield et Naiman (2006) ont développé un modèle de flux d'azote

dans la zone riparienne d'une rivière du sud de l'Alaska. Ils ont déterminé que la prédation des saumons anadromes par les ours représentait la deuxième source d'apport d'azote annuelle (15% à 24%) par la dissémination de carcasses ou de déchets organiques riches en saumons dans cette zone, juste après les ruissellements d'origine terrestre (50% à 80%). L'apport d'azote d'origine aquatique à la ripisylve passe ainsi de 390 à 510 Kg N an⁻¹ en absence ou en présence de l'interaction ours-saumon. Sur le même registre, mais avec des modalités très différentes, Sanzone *et al.* (2003) ont estimé que la part d'insectes aquatiques dans le régime alimentaire de différentes familles d'araignées évoluant dans la ripisylve (*e.g.* Araneidae, Tetragnathidae, Lycosidae notamment) se situaient entre 68 et 100% (Illustration 1).



Illustration 1 : *Dolomodes sp.* (Araneae) capturant une *Calopteryx splendens* (Odonates) (J. Raitif)

Une expérience menée par Sabo and Power (2002) a permis d'établir qu'une réduction du flux d'insectes aquatiques supérieure à 50% entraînait une réduction, d'un facteur 2,6 à 7 selon la période de l'année, de la longueur des individus d'une espèce de lézard prédateurs. Plusieurs

travaux ont également montré que plus de 90% de la biomasse d'insectes aquatiques ailés adultes étaient exportés vers les écosystèmes terrestres (Jackson and Fisher 1986 ; Gray 1989). Enfin, une revue réalisée par Bartels *et al.* (2012) a confirmé l'importance des flux de subsidies aquatiques vers les milieux terrestres portés par les insectes adultes ailés. Ils ont en effet établi que malgré un volume de matière échangé 5 fois inférieur (en masse) que le flux réciproque, la contribution pour le régime alimentaire des communautés receveuses est équivalent (~35%). Les auteurs attribuent ce résultat à l'apport énergétique supérieur des insectes aquatiques, notamment par leur concentration en acides gras indispensables pour les organismes terrestres (Gladyshev *et al.* 2011, Borisova *et al.* 2016).

1.3.2 Connectivité au sein des agroécosystèmes

Les échanges entre milieux cultivés et naturels (ou semi-naturels) ont souvent été étudiés, et l'importance des zones non cultivées dans les agroécosystèmes est largement démontrée. C'est le cas notamment des prairies permanentes en bordure de culture qui hébergent des proies alternatives pour les ennemis naturels des ravageurs des cultures à certaines périodes de l'année (phénomène de « spill-over » décrit par Rand *et al.* 2006). Ces prédateurs changent d'habitats, du milieu cultivé vers le milieu naturel ou inversement, en fonction de la disponibilité en proies. Ce mouvement entre habitat a également été mis en évidence par Morandin *et al.* (2014) dans un agroécosystème intensif entre les haies aux abords des cultures et les zones cultivées. Grâce à des communautés d'insectes parasitoïdes et prédateurs significativement plus abondantes, l'abondance des ravageurs de cultures était réduite significativement et ce jusqu'à 200 m au sein des cultures entourées de haies.

Cependant, alors que l'interface aquatique-terrestre a souvent été étudiée au sein des milieux naturels ou semi-naturels (section 1.3.1), elle n'est que très peu considérée dans les agroécosystèmes. Dans une grande majorité des paysages agricoles, les milieux aquatiques

sont présents et abondants. L'homme a en effet toujours cultivé sur des sols fertiles à proximité de sources d'eau pour irriguer ses cultures (*e.g.* naissance de l'agriculture dans le Triangle Fertile, Mazoyer and Roudart 2006). Les milieux lotiques (rivières) et lenticques (mares, étangs) sont souvent les derniers éléments paysagers offrant une diversité d'habitats en zone agricole intensive quand forêts, landes et prairies naturelles ont disparu sous la pression agricole (Moore and Palmer 2005). Ils constituent de ce fait souvent des « hot-spots » de biodiversité au sein des agroécosystèmes (Williams *et al.* 2004, Davies *et al.* 2008). Des communautés abondantes d'insectes aquatiques s'y développent (Moore and Palmer 2005), dont certains ont un cycle larvaire aquatique suivi d'un stade adulte ailé terrestre. Parmi ceux-ci, les plus couramment rencontrés et étudiés sont : les éphéméroptères (Ephemeroptera), les plécoptères (Plecoptera) et les trichoptères (Trichoptera) (symbolisés par l'acronyme *EPT*) ainsi que les diptères aquatiques dont les chironomidés (Diptera : Chironomidae) (Lancaster 2013). La biodiversité aquatique dans un paysage agricole est ainsi hébergée par les rivières, les mares et les réseaux de fossés d'irrigation (Armitage *et al.* 2003 ; Biggs *et al.* 2007 ; Ruggiero *et al.* 2008). Cependant, la pression agricole est responsable de mutations profondes des conditions abiotiques des rivières. Par la simplification du paysage aux échelles locales (réduction ou suppression des ripisylves) et globales (bassin versant) (Allan 2004), la modification de la morphologie des cours d'eau (Laeser *et al.* 2005) ou encore le transfert de polluants et de nutriments dans les cours d'eau (Piscart *et al.* 2009 ; Beketov *et al.* 2013), l'écologie des rivières est grandement impactée. En conséquence, ces éléments de connaissance suggèrent que la pression agricole pourrait, en modifiant les caractéristiques des communautés aquatiques émergentes, impacter en retour le flux d'apports de matière et d'énergie d'origine aquatique vers les agroécosystèmes terrestres. Mais il n'existe à ce jour que très peu de travaux scientifiques traitant de ce sujet.

1.4 Objectifs de la thèse

1.4.1 Un contexte scientifique novateur

Alors qu'il existe une littérature conséquente sur l'impact des transferts d'origine agricole sur la faune d'invertébrés benthiques, l'influence réciproque des apports aquatiques sur les cultures n'a jamais été étudiée. De nombreuses études scientifiques ont montré que les exports d'insectes aquatiques ailés vers les milieux terrestres peuvent être importants mais la grande majorité de ces études ont été menées en milieu non-cultivés (synthétisées par Schulz *et al.* 2015 ; Larsen *et al.* 2016). Pourtant, dans une démarche de transformation d'un modèle agricole intensif actuel vers un modèle plus durable, *i.e.* « écologiquement intensif », il est important de connaître toutes les potentialités qu'offrent les échanges entre écosystèmes, lesquels pouvant participer au fonctionnement des agroécosystèmes. A ce titre, les exports de matière issue des écosystèmes aquatiques par l'émergence d'insectes adultes, et alimentant les abords des cultures, sont un objet d'étude restant à explorer. Muehlbauer *et al.* (2014) ont par exemple défini que la largeur fonctionnelle d'une rivière, *i.e.* l'étendue de son influence sur les écosystèmes terrestres adjacents notamment par l'émergence et la dispersion d'insectes aquatiques adultes ailés, pouvait s'étendre à plusieurs dizaines voire centaines de mètre de la berge. De par leur capacité de dispersion et leur intégration dans les réseaux écologiques terrestres (Bartels *et al.* 2012), ces apports sont donc susceptibles de participer significativement à la fourniture de services écosystémiques essentiels à l'agriculture tels que la pollinisation, la régulation des ravageurs ou encore la fertilisation des sols.

1.4.2 Démarche et hypothèses de travail

L'objectif de cette thèse est d'apporter des éléments scientifiques sur les apports de matière d'origine aquatique dans les agroécosystèmes intensifs par l'émergence et la dispersion

d'insectes aquatiques adultes. Elle vise par ailleurs à définir la contribution de ces apports dans la fourniture de services écosystémiques au sein des agroécosystèmes. Pour atteindre cet objectif, la démarche a été la suivante (schématisée en Figure 3) : (I) réaliser une revue bibliographique des connaissances actuelles sur l'importance et la spécificité des flux d'insectes aquatiques se dispersant dans les agroécosystèmes et leur implication potentielle dans la fourniture des trois services écosystémiques mentionnés précédemment ; (II) estimer la biomasse et définir la composition des communautés d'insectes aquatiques émergeant au sein d'un agroécosystème intensif, et mettre en évidence les paramètres abiotiques qui les influencent ; (III) définir la largeur fonctionnelle d'une rivière en milieu agricole, c'est-à-dire son étendue spatiale et la nature du signal aquatique émergent s'intégrant dans les écosystèmes terrestres des milieux cultivés ; (IV) déduire de ces éléments qualitatifs et quantitatifs quels services écosystémiques sont impactés et quelles études supplémentaires doivent être menées pour préciser ces impacts.

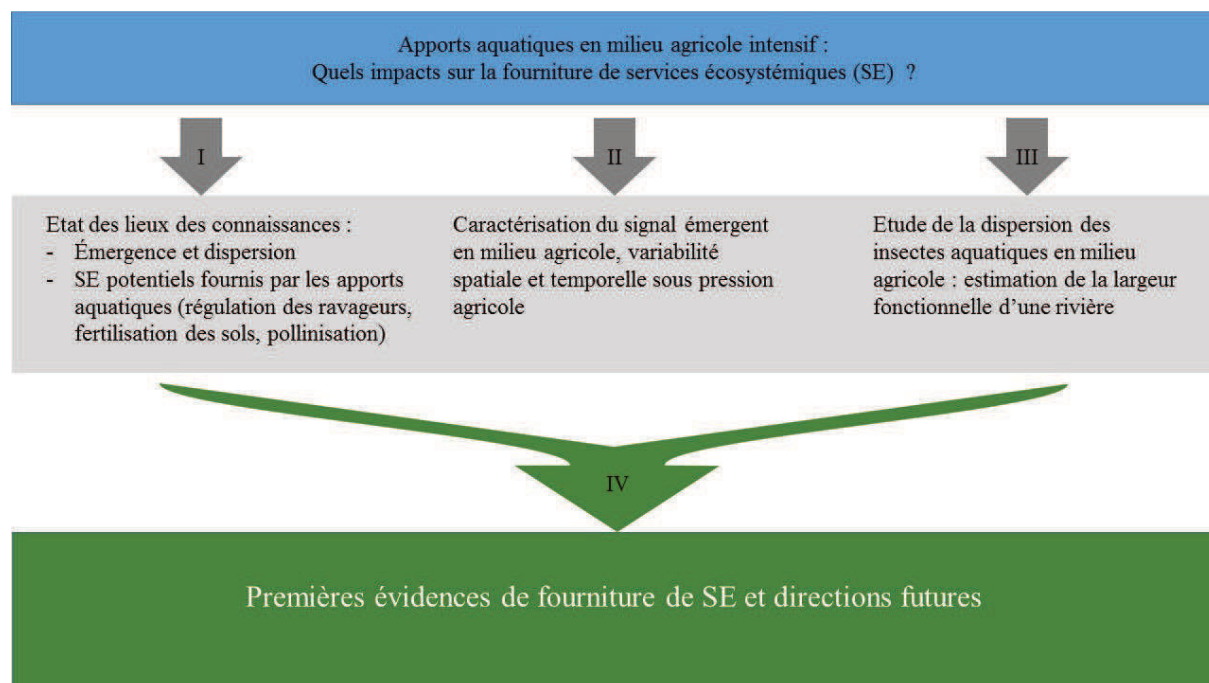


Figure 3 : Démarche scientifique de la thèse

Il existe au sein des agroécosystèmes deux catégories de milieux aquatiques : lotiques (*e.g.* rivières, ruisseaux) et lenticques (*e.g.* mares, étangs, lacs). Les milieux lenticques restent encore souvent peu étudiés dans le cadre des impacts de l'agriculture (voir toutefois Williams *et al.* 2004). A l'inverse, les milieux lotiques sont abondamment étudiés et offrent une littérature scientifique conséquente permettant la confrontation des résultats. En Bretagne, région où se déroule cette étude, le réseau hydrographique lotique est dense (1 km de linéaire pour 1km² de surface terrestre, Direction régionale de l'environnement et Conseil régional 2000) au sein des paysages agricoles et offre de ce fait une large gamme de sites d'études. Les recherches menées dans le cadre de cette thèse se concentrent sur ces milieux lotiques.

Dans le cadre de la revue bibliographique (étape I), nous faisons l'hypothèse que les connaissances actuelles établissent qu'un ensemble de facteurs abiotiques sous l'influence des pratiques agricoles intensives modifie la composition des communautés benthiques des écosystèmes lotiques. En conséquence, nous proposons de montrer que l'agriculture altère les caractéristiques du signal aquatique émergent, *i.e.* la biomasse et la composition des communautés d'insectes aquatiques émergents, et son potentiel de dispersion terrestre. Nous suggérons par ailleurs que cette influence peut conduire à des impacts sur la fourniture de services écosystémiques en milieu agricole. Pour cela, nous nous sommes concentrés sur 3 services écosystémiques de régulation critiques pour l'agriculture (Bommarco *et al.* 2013) et potentiellement impactés par ces interactions : fertilisation des sols, pollinisation et régulation des ravageurs.

Suite à cette revue, nous souhaitons apporter des données qualitatives et quantitatives sur le flux de déposition d'insectes adultes aquatiques dans les agroécosystèmes. Afin de réaliser ce travail, il est nécessaire de mesurer l'amplitude et la variabilité du flux de biomasse d'insectes aquatiques émergents des écosystèmes lotiques agricoles (étape II) et d'y associer l'analyse des distances de dispersion de ces insectes (étape III). L'hypothèse que nous faisons

est qu'au sein d'un paysage agricole, le flux de biomasse aquatique se déposant dans les cultures est significatif et présente une variabilité spatiale et temporelle. La temporalité de l'émergence des principaux taxa aquatiques (pour les zones tempérées, Corbet 1964) suggère en effet que ce flux de déposition est très variable au cours des saisons. Par ailleurs, les pressions agricoles s'exerçant à l'échelle de la parcelle (*e.g.* suppression des ripisylves, reconfiguration des berges) et à celle du bassin versant (*e.g.* ruissellement et transfert de nutriments, homogénéisation du paysage) suggèrent que les communautés d'insectes émergents des rivières et se dispersant vers les terres sont sous l'influence de ces altérations spatiales locales et globales. La combinaison des résultats obtenus aux étapes II (émergence) et III (dispersion) doit nous permettre d'estimer des gradients de déposition de la biomasse des insectes aquatiques ailés dans les agroécosystèmes autour des rivières.

Enfin, nous confronterons nos résultats avec la littérature scientifique traitant des services écosystémiques en milieu agricole pour apporter des éléments chiffrés quant à l'influence de ces dépôts sur la fourniture de plusieurs services écosystémiques en milieu agricole intensif (étape IV).

1.4.3 Organisation du manuscrit

A la suite de la présente introduction (section 1), nous présentons les communautés auxquelles nous nous sommes intéressées, le protocole expérimental et les méthodes statistiques (section 2) ayant permis de récolter et traiter les données de terrain visant à apporter des réponses à chacune des étapes sus-citées (I, II, III, IV). Nous proposons ensuite une synthèse des principaux résultats obtenus et des éléments de discussions majeurs à chaque étape de la démarche (section 3). Les étapes I, II et III ont donné lieu à la rédaction de trois articles scientifiques, dont l'intégralité du texte est fournie en Annexes (respectivement Annexes 1, 2 et 3). La section 3 est également l'occasion de présenter des éléments critiques

sur le travail réalisé et des suggestions de recherches ou d'analyses complémentaires. Enfin, les implications de nos résultats sur la fourniture de services écosystémiques fournis par les apports aquatiques au sein des agroécosystèmes sont discutées dans la section 4. De nouvelles perspectives de recherche, orientées vers l'analyse des services écosystémiques, sont notamment proposées.

2 Matériels et Méthodes

2.1 Sites

2.1.1 Zone d'étude

Le travail de terrain a été réalisé dans le département d'Ille-et-Vilaine (Bretagne), dans le nord-ouest de la France. Ce département bénéficie d'un climat tempéré océanique. La température moyenne annuelle se situe entre 10.5 et 12.5 °C. Le cumul moyen de précipitations annuelles s'élève à 700 mm avec des pluies plus importantes à l'automne et en hiver (Météo France 2017a). L'Ille-et-Vilaine est un territoire agricole. La surface des terres agricoles (*i.e.* surface agricole utile, SAU) est très dense et estimée à environ 2/3 du territoire (~ 4500 km², d'après Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2016). Le paysage a été hautement modifié pour faciliter les travaux agricoles depuis la révolution verte du milieu du 20^e siècle : la surface des champs cultivés augmente, les haies sont supprimées. Même si elle progresse légèrement depuis quelques décennies (Cinotti 1996), la surface boisée en Ille-et-Vilaine reste faible et couvre moins de 10% du territoire (~ 614 Km², d'après Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2017). Le paysage agricole de ce département est en conséquence très ouvert. La majorité des surfaces agricoles est consacrée au pâturage ou à la production de fourrage pour le bétail (plus de 50%, dont 40% de prairies). Toutefois, une surface significative (~ 20%) est dédiée à la production céréalières (blé, orge, triticale). L'ensemble de la production agricole repose sur un apport massif de fertilisants (engrais azotés minéraux ou fumures organiques) qui s'élevait en moyenne en 2016 à 177 kg d'azote (N) par hectare de SAU sur l'ensemble de la région Bretagne (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2017). Le département d'Ille-et-Vilaine est également

drainé par un réseau hydrographique relativement dense : 6660 km de rivières pour une surface terrestre de 6775 km² (estimée par Pella *et al.* 2012). Ces rivières s'échelonnent selon la classification de Strahler (1952) sur une gamme allant des ordres 1 (source) à 5-6 (estuaire). Cette combinaison d'un territoire agricole avec un réseau hydrographique dense a pour conséquence une pollution très forte des cours d'eaux. Ainsi le dernier bilan d'N d'origine agricole réalisé en 2017 fait état d'un excédent d'environ 16 kg d'N par hectare de SAU en Ille-et-Vilaine (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2017). Il en résulte une concentration en nitrates très élevée dans beaucoup de rivières du département (entre 25 et 50 mg nitrates par litre d'eau) (Agence de l'eau Loire-Bretagne 2017). Les chenaux des rivières ont été de plus fréquemment creusés pour éviter les crues et simplifier les manœuvres agricoles. Quand les rivières traversent des zones cultivées, les ripisylves sont généralement très étroites (moins de 3 mètre de large) voire totalement absentes.

2.1.2 Critères de sélection

Dans ce contexte d'agriculture intensive, nous avons sélectionné 24 sites d'études pour les campagnes de captures entomologiques réalisées en 2016 et 2017 (Illustration 2). Dans un premier temps nous avons réalisé un travail de sélection des sites par analyse spatiale sous QGIS (QGIS Development Team, 2009) en s'appuyant sur les couches cartographiques Corine Land Cover (CLC 2012) pour l'analyse du paysage, Réseau Hydrographique Théorique (Pella *et al.* 2012) pour les rivières du bassin versant d'Ille-et-Vilaine ainsi que les couches IGN du registre parcellaire graphique (RPG) pour une préselection de parcelles cultivées en céréales. Cette première sélection a permis d'identifier environ 300 parcelles potentielles. Par la suite une prospection sur le terrain a permis d'estimer la faisabilité d'un travail d'échantillonnage entomologique aquatique et terrestre : identification et accord de

l'exploitant, accessibilité de la parcelle, cours d'eau praticable (profondeur, force du courant, largeur), parcelles en cultures céréalières, absence de pâturage dans la bande enherbée.

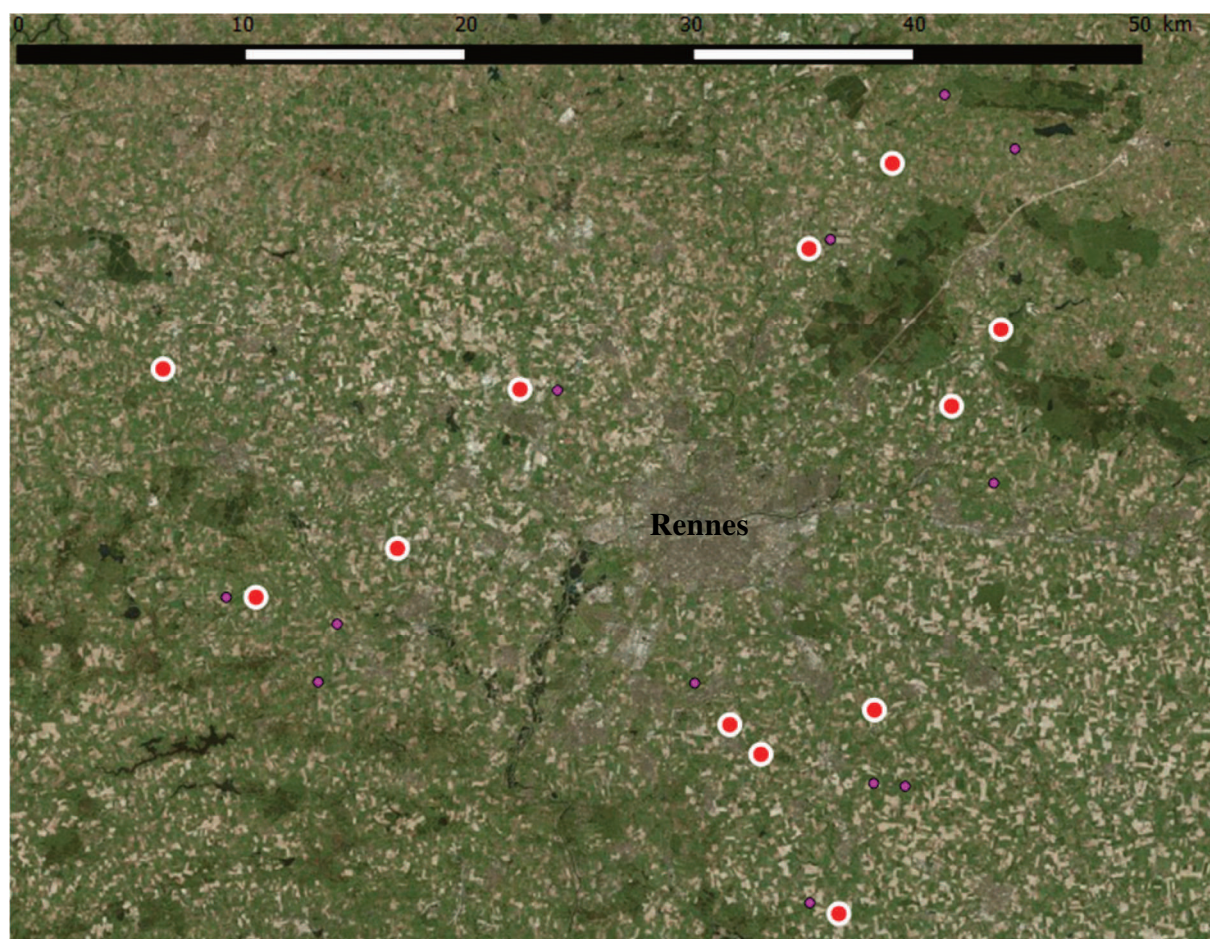


Illustration 2 : Carte des sites pour les campagnes de 2016/2017 (points rouge uniquement) et 2017 (points rouge et violet)

Au sein de chacun de ces sites, une culture de céréales à grains est ainsi bordée par une section de rivière d'ordres 1 à 3. Nous avons choisi des cultures de céréales du fait de leur présence fréquente dans le paysage agricole d'Ille-et-Vilaine et du risque important de détérioration du matériel de captures d'insectes par le bétail en zone de pâturage. Nous avons restreint notre étude aux ordres de drainage 1 à 3 de part leur importance relative (90 % en longueur de sections, d'après Pella *et al.* 2012) dans le réseau hydrographique d'Ille-et-Vilaine. Nous avons de plus exclu de notre étude les rivières d'ordre 4 (exemple : l'Ille) et 5 (exemple : la Vilaine) du fait d'une canalisation souvent extrême (*e.g.* berges surélevées et

artificialisées), d'une difficulté d'accès et d'un risque d'inondation très élevé dans les zones cultivées alentour.

Les insectes aquatiques sont susceptibles d'émerger d'un ensemble de milieux aquatiques permanents ou temporaires (rivières, étangs). Nous avons ainsi contrôlé, sur le terrain et par analyse cartographique, l'absence d'autres milieux aquatiques que la rivière étudiée pour éviter toute contamination de nos pièges à insectes par ces autres milieux aquatiques. Cette restriction n'a toutefois pas toujours été possible sur certaines parcelles de plus petites tailles avec quelques fossés à proximité en bordure (à moins de 100 mètres du piège le plus proche) (Illustration 3).

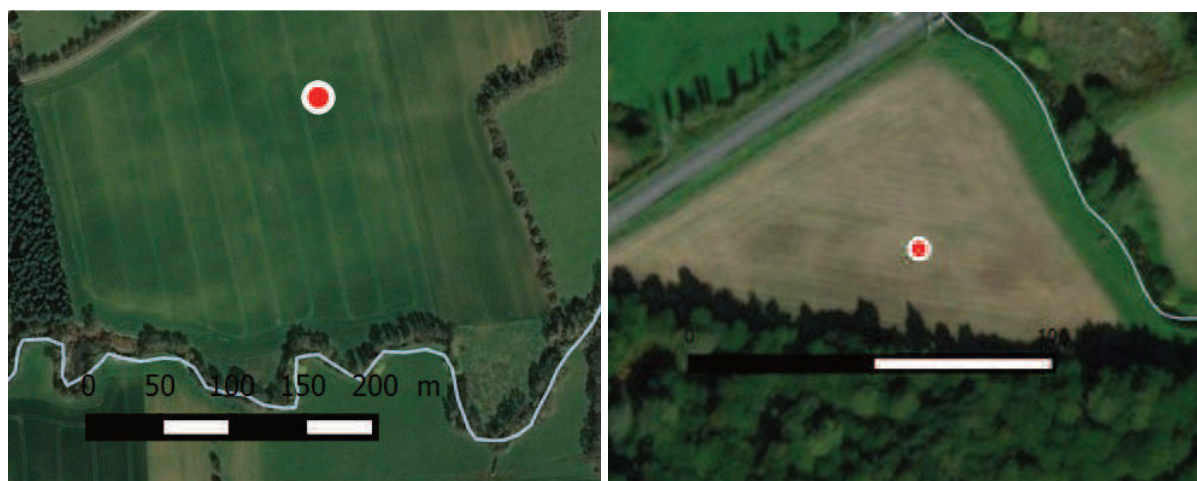


Illustration 3 : Photos aériennes d'un site avec parcelle de grande dimension (à gauche) ou de petite dimension (à droite)

Dans chaque site, la rivière et la culture sont séparées par une bande enherbée (avec ou sans ripisylve), de 5 à 12 mètres de large selon les sites. Cette zone tampon est enrichie en nutriments azotés et donc dominée par des plantes nitrophiles de diverses familles (Poaceae, Urticaceae, Apiaceae, *etc.*). La structure et la densité des ripisylves sont variables (Illustration 4) et composées essentiellement de ronces et broussailles associées à des strates arbustives (dominées par des saules, *Salix sp.*) et arborées (dominées par des chênes, *Quercus sp.*, et aulnes, *Alnus sp.*).



Illustration 4 : Site d'étude sans ripisylve (en haut) ou avec ripisylve dense (en bas)
(J. Raitif)

Dans cette sélection, 12 sites situés à proximité de rivières d'ordre 3 ont permis d'obtenir des résultats pour les estimations de l'émergence en rivière agricole (étape II) et dispersion et déposition (étape III). En 2017, 12 sites supplémentaires proches de rivières d'ordre 1 (4 sites) et 2 (8 sites) ont été ajoutés au dispositif pour compléter les résultats de dispersion et déposition (étape III).

2.1.3 Mesures écologiques

Pour caractériser l'influence de l'habitat, à l'échelle du site et du bassin versant, sur l'émergence des insectes aquatiques, nous avons réalisé des mesures environnementales. Des données physicochimiques pour chacune des rivières à l'échelle du bassin-versant ont été collectées grâce à la base de données de l'Agence de l'Eau Loire Bretagne (Agence de l'eau Loire-Bretagne 2017). Les données physicochimiques, présentées en Annexe 2, ont été obtenues par des mesures réalisées à moins de 5km de chacun des sites et ce sur une période 1 an (moyenne de 7 relevés). Nous avons par ailleurs complété ces données par des mesures paysagères obtenues sous QGIS (QGIS Development Team 2009) avec les couches de données vectorielles *Réseau Hydrographique Théorique* (Pella *et al.* 2012) et Corine Land Cover (CLC 2012). La liste des données récoltées est présentée dans le tableau 1.

Tableau 1 : Mesures de physicochimie et de composition du paysage collectées à l'échelle du bassin versant.

	Donnée	Unité
Relevés moyens de janvier 2016 à mars 2017	Température de l'eau	° Celsius
	Turbidité NFU (Formazine Nephelometric Unit)	NFU
	Conductivité	$\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$
	Saturation en O ₂	%
	Concentration en nitrates	$\text{mg NO}_3^-\text{.L}^{-1}$
	Concentration en ions ammonium	$\text{mg NO}_3^-\text{.L}^{-1}$
	Concentration en phosphores totaux	mg P.L^{-1}
	Quantité matière en suspension	mg.L^{-1}
Données Corinne Land Cover	Surface du Bassin versant	Km ²
	Surface et proportion de zones anthropisées (villes, routes, etc.)	Km ² et %
	Surface et proportion de zone cultivés	Km ² et %
	Surface et proportion de zone semi-naturelles (bois, forêts) + eau	Km ² et %

A l'échelle de la parcelle, nous avons réalisé un ensemble de mesures sur le terrain ou collecté ces valeurs pour caractériser la variabilité locale des habitats aquatiques et terrestres (Tableau 2). Le détail des valeurs obtenues est présenté en Annexe 2.

Tableau 2 : Mesures écologiques réalisées sur le terrain ou collectées à l'échelle du site. Les mesures suivies d'un "*" sont la moyenne de 5 mesures réalisées de part et d'autres des pièges à émergence

Mesure	Méthodologie	Unité
Débit naturel moyen annuel (hors crue et sécheresse)	Donnée collectée sur http://www.hydro.eaufrance.fr/	m ³ .s ⁻¹
Pente du lit	Donnée collectée sur <i>Réseau Hydrographique Théorique</i>	degré
Indice de taille substrat *	Estimation visuelle de la proportion de différentes tailles substrat selon la classification de Wentworth (Cummins 1962) Calcul de l'indice en multipliant la taille moyenne des particules dans la classe par leur proportion observée sur le site.	-
Hétérogénéité de substrat *	Calcul d'un indice de Shannon en se basant sur la proportion de particules dans chacune des classes de taille	-
Indice d'incision *	Calculé en divisant la largeur du canal par la hauteur des berges	-
Vitesse de courant en surface *	Mesurée par la distance parcourue par un flotteur pendant un laps de temps déterminé	m.s ⁻¹
Profondeur d'eau *	Estimée au milieu du canal	cm
Profondeur de sédiments fins *	Estimée aux mêmes points que la profondeur d'eau en enfonçant, sans poussée excessive, une tige métallique dans la couche sédimentaire jusqu'à atteindre une couche plus ferme	cm
Ouverture du canal *	Estimation visuelle de la proportion « hors-ripisylve » en se positionnant dans la rivière au milieu du canal	%

2.2 Communautés d'invertébrés aquatiques étudiées

Dans les écosystèmes lotiques, plusieurs groupes d'insectes ont un stade de vie larvaire aquatique suivi d'une émergence au stade adulte ailé. Parmi les groupes les plus fréquemment rencontrés en rivière de plaine des zones tempérées, on trouve notamment les éphéméroptères, plécoptères, trichoptères (EPT), les diptères, les odonates et dans une moindre mesure les coléoptères et les hémiptères (Lancaster 2013) (Illustration 5).

De par leur régime alimentaire à l'état larvaire, ils participent pour certains à la décomposition des débris organiques et à la mise à disposition d'éléments nutritifs pour le fonctionnement de ces écosystèmes aquatiques. En zone tempérée, la vie larvaire de ces groupes peut durer quelques semaines (*e.g.* chironomidés, Armitage *et al.* 1995) à plusieurs années (*e.g.* plécoptères, Peckarsky 1994). Après émergence, la durée de vie des insectes aquatiques adultes se limite souvent à quelques heures (*e.g.* éphéméroptères, Brittain 1982) ou peut s'étendre à plusieurs semaines (*e.g.* plécoptères, Fochetti and de Figueroa 2008). Leur fonction principale est à ce stade de se reproduire. Certains insectes sont connus pour former des nuages pouvant atteindre plusieurs milliers d'individus mâles et femelles pour assurer cette reproduction (*e.g.* chironomidés, Armitage *et al.* 1995). Ces regroupements peuvent avoir lieu dans la ripisylve ou à plus grande distance des rivières. Les femelles déposent ensuite leurs œufs directement à la surface de l'eau, sur un support émergé ou dans l'eau (revue par Baxter *et al.* 2017).



Illustration 5 : Insectes aquatiques évoluant en milieu agricole. De gauche à droite : *Ephemera Danica* (Ephemeroptera), Glossomatidae (Trichoptera), Chironomidae (Diptera) (J. Raitif)

L'étude et la quantification des invertébrés aquatiques ayant un stade adulte terrestre peut se faire par diverses approches. La première est l'utilisation de filet Surber pour capturer les insectes au stade larvaire et extrapoler ces résultats au stade adulte. Principale faiblesse, cette extrapolation nécessite l'utilisation d'un ratio *émergence:production* qui peut présenter des variations notables entre les groupes (Poepperl 2000a). La seconde approche repose sur l'utilisation de méthodes de captures des insectes adultes. Il existe pour cela au moins 4

dispositifs fréquemment documentés dans la littérature : tente Malaise, piège lumineux, tente à émergence et piège collant. Les deux premiers dispositifs ont l'avantage généralement de concentrer un grand nombre d'insectes sur une surface relativement restreinte. Ils sont fréquemment utilisés pour dresser des inventaires de biodiversité à proximité des rivières. L'utilisation de pièges collants est également fréquente car simple à mettre en œuvre. Toutefois elle présente l'inconvénient de détériorer les insectes et rend donc l'estimation de la biomasse plus complexe. Ces pièges à interception passifs présentent néanmoins un grand intérêt pour estimer la distance de dispersion des insectes aquatiques adultes dans les terres. L'utilisation des tentes à émergence est particulièrement adaptée à l'estimation des biomasses émergentes d'insectes aquatiques. En effet, leur mise en place est simple et la surface de capture est connue (*e.g.* égale à la surface de la base du piège recouvrant l'eau). De plus les insectes sont collectés directement dans un récipient sur le terrain assurant une bonne conservation sur plusieurs jours. Dans le cadre de cette étude, nous avons de ce fait choisi d'utiliser (i) les tentes à émergence pour calculer les biomasses d'insectes émergeant des rivières et (ii) les pièges à interception collants pour estimer leur patron de dispersion dans les terres.

2.2.1 Pièges à émergence

Nous avons estimé la quantité et la biomasse d'insectes émergents en installant sur chaque site 2 tentes à émergence. Ces tentes sont développées et commercialisées par la société Bugdorm. Elles consistent en une tente flottante pyramidale en nylon dont la base couvre une surface de 1m². La flottaison est assurée par la fixation de 4 bouteilles plastiques remplies d'eau au 2/3 à chaque coin de la base. Le piège à émergence est ainsi disposé sur l'eau et ancré sur les berges par l'utilisation de cordes pour prévenir de la dérive du piège provoquée

par le courant (Illustration 6). La présence de « jupes » en nylon à la base de la tente limite la pénétration d'insectes par l'extérieur de la toile.



Illustration 6 : Piège à émergence flottant (J. Raitif)

Des pots en plastique disposés au sommet de ces pièges permettent de collecter les insectes piégés dans la tente qui remontent vers le sommet de la pyramide. Un mélange d'eau, de détergent incolore et inodore (quelques gouttes) et de monopropylène glycol (~20%) assure la conservation des insectes capturés jusqu'à la récolte.

2.2.2 Présentation des pièges à interception d'insectes volants

Pour estimer la quantité d'insectes se dispersant dans les terres, nous avons fabriqué des pièges à interception collants. Chaque piège se compose d'une feuille plastifiée transparente au format A3 (297mm*420mm) sur laquelle est appliquée une couche de colle incolore, inodore et résistant aux intempéries (Tangle-trapTM, The Tanglefoot Company, Grand

Rapids, MI, U.S.A.). Cette feuille transparente est ensuite fixée à l'aide de pinces sur une plaque de plexiglass au même format. L'ensemble est fixé, par l'utilisation d'un ruban *velcro* résistant aux intempéries, à un poteau métallique à une hauteur de 1 mètre environ au-dessus du sol (Illustration 7).



Illustration 7 : Piège à interception collant en culture de céréales (J. Raitif)

2.3 Communautés d'invertébrés terrestres étudiées

Dans le cadre de cette thèse, nous avons souhaité apporter de nouvelles connaissances sur la connexion entre réseaux trophiques aquatiques et terrestres, notamment au travers de la prédation des insectes aquatiques par certains prédateurs terrestres. Les cultures de céréales à grains en France sont fréquemment colonisées par plusieurs ravageurs de culture dont le

principal est le puceron (Vickerman and Wratten 1979). Plusieurs études ont documenté la prédation de ces pucerons au sein des cultures ou à proximité par des coléoptères ou des araignées (Schmidt et al. 2003). Parmi ces prédateurs, on trouve de nombreuses études soulignant l'importance de l'abondance et de la diversité des communautés de carabes pour le service de régulation de ces ravageurs (Landis et al. 2000). Les communautés de carabes des paysages agricoles sont relativement bien connues, notamment en Bretagne. Il existe deux groupes de carabes selon leur période d'émergence au stade adulte : au printemps ou à l'automne (Thiele 1977). Ces périodes d'émergence vont conditionner l'existence d'une période éventuelle d'hibernation en hiver au stade adulte (pour ceux émergeant en automne) ou au stade larvaire (pour ceux émergeant au printemps).

Le régime alimentaire des carabes est très varié et souvent décrit comme opportuniste polyphage aux stades larvaires et adultes, avec certains genres toutefois essentiellement carnivores (*Bembidion sp.*) ou herbivores (*Amara sp.*). Les carabes sont de plus généralement très mobiles pour s'alimenter (Desender et al. 1994).

Une méthode très répandue pour étudier ces communautés est celle des pièges à fosse (Greenslade 1964). Elle présente l'avantage d'être non attractive et peu sélective. Pour conserver les individus avant détermination, une solution de propylène glycol enrichi en sel (30%) a été utilisée. Afin de protéger le contenu des pots de la pluie pendant la campagne de récolte, un toit constitué d'une soucoupe de plastique renversée a été disposé à quelques centimètres au-dessus de chaque piège. Par cette méthode, on estime la densité-activité des carabes à proximité du piège. L'estimation de la densité-activité des carabes est une métrique fréquemment utilisée pour évaluer l'efficacité du service de régulation des ravageurs de cultures par les communautés d'ennemis naturels. Dans le cadre de cette thèse, nous avons donc fait le choix d'utiliser cette méthode pour apporter des résultats complémentaires nécessaires à l'estimation de l'importance des apports aquatiques sur la fourniture du service

de régulation des ravageurs. Nous avons installé un piège à fosse à 1 mètre de distance de chaque piège à interception, soit 10 pièges à fosses par site à proximité d'une rivière d'ordre 3. Les relevés ont été effectués lors des mêmes campagnes de collecte que les mesures de dispersion. Par cette étude, nous avons cherché à démontrer s'il existe un contraste dans les communautés de carabes en fonction de la distance à la rivière. Dans l'affirmative, il serait intéressant d'interpréter ce contraste au regard de l'évolution spatiale des communautés d'insectes aquatiques ailés capturés sur les pièges collants.

2.4 Etape I : synthèse des connaissances bibliographiques

Le travail réalisé dans le cadre de cette première étape est une synthèse bibliographique visant à mettre en évidence l'impact de la pression agricole sur les communautés d'insectes aquatiques émergentes et les implications potentielles en terme de services écosystémiques utiles à l'agriculture. Nous avons notamment sélectionné un ensemble de travaux passés et actuels faisant état de ces impacts sur les communautés benthiques et émergentes. Nous avons souhaité par ailleurs apporter des données démontrant l'impact potentiel des apports d'insectes aquatiques sur la fourniture de 3 services écosystémiques : contrôle biologique, fertilisation des sols, pollinisation. Pour cela nous avons sélectionné des études mentionnant la part d'insectes aquatiques dans le régime alimentaire de prédateurs terrestres par ailleurs considérés comme ennemis naturels de ravageurs de culture. Nous avons répertorié des études ayant estimé à la fois la biomasse et la dispersion dans les terres d'insectes aquatiques adultes. Nous avons enfin considéré des articles mentionnant explicitement des insectes aquatiques adultes visitant des fleurs ou consommant du pollen ou du nectar. Le tableau 3 ci-dessous présente une synthèse des requêtes *Web of Science* utilisées pour réaliser ce travail relatif aux services écosystémiques entre 2016 et 2018.

Tableau 3 : définition des requêtes utilisées sous *Web of Science*

Service écosystémique	Requête
Pollinisation	<i>aqua* AND (arthropod* OR insect* OR Ephem* OR Trichop* OR dipt* OR Mayfl* OR Caddisfl* OR Odon* OR Simulii* OR Empid* OR Chirono* OR *fly*) AND (pollinat* OR nect* OR pollen*)</i>
Fertilisation	<i>(aquatic* OR stream*) AND (dispers* OR subsid* OR fertili*) AND (terrestr* OR ripar*) AND insect*</i>
Contrôle biologique	<i>(aquatic* OR stream* OR ripar*) AND (arach* OR spid* OR carab* OR beetl* OR coleo* OR arthro*) AND (food OR subsid* OR link* OR prey* OR interact* or biologi* or control*)</i>

2.5 Etape II : étude des insectes aquatiques émergeant des cours d'eau

Nous avons estimé la variabilité spatiale et temporelle de la biomasse d'insectes aquatiques émergeant des rivières en installant des tentes à émergence flottantes sur 12 sites en rivière d'ordre 3 (cf Illustration 8). Sur chaque site 2 pièges à émergence sont installés, l'un en zone d'écoulement lent avec un substrat meuble et l'autre en zone rapide avec substrat plus grossier, ceci afin de couvrir l'influence de la variabilité de l'habitat aquatique sur les communautés émergentes (Tachet *et al.* 2010). Entre mai 2016 et mars 2017, cinq campagnes de 7 jours de collecte ont été réalisées sur les 12 sites. Une campagne supplémentaire a été menée en Décembre 2016 sur 1 site uniquement pour confirmer qu'en période hivernale l'émergence d'insectes aquatiques en zone tempérée est inexistante (Corbet 1964). Nous

avons ainsi obtenu 111 échantillons d'insectes aquatiques totalisant 777 jours de collecte. Le comptage et l'identification des spécimens ont été réalisés sous loupe binoculaire en laboratoire. Nous avons identifié les insectes des principaux groupes à l'ordre pour les éphéméroptères, plécoptères, trichoptères et mégaloptères (Megaloptera) et à la famille pour les chironomidés. D'autres insectes (principalement des diptères) ont également été capturés mais ignorés étant donné leur faible contribution relative à l'abondance d'insectes émergeant et le temps nécessaire à leur identification. Après identification et comptage, chaque échantillon a été séché (à 60°C pendant au moins 24h) puis pesé pour obtenir la biomasse sèche relative à chaque groupe d'insectes. Grâce à ces données, nous avons pu calculer la biomasse de matière sèche émergeant par saison ($\text{mg MS m}^{-2} \text{ saison}^{-1}$) et par an ($\text{mg MS m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) pour chaque site et en moyenne sur l'ensemble des sites. Une description plus complète de cette étape est accessible dans l'article 2 (Annexe 2).

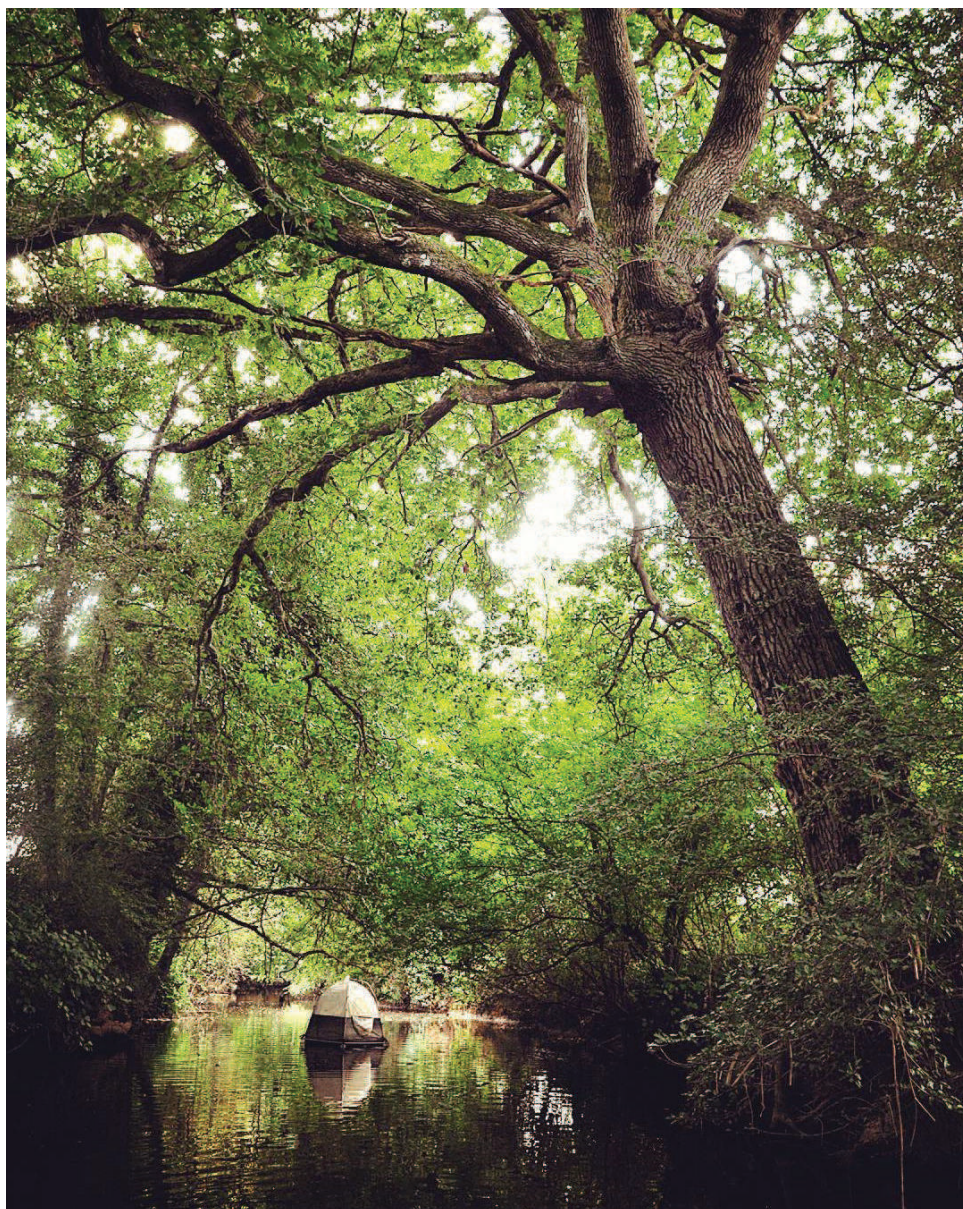


Illustration 8 : Piège à émergence flottant sur une rivière (J. Raitif)

2.6 Etape III : estimation de la dispersion des insectes aquatiques

Pour estimer la distance de dispersion des principaux groupes d'insectes aquatiques au sein des paysages agricoles nous avons installé des pièges à interception collants sur l'ensemble des sites. Sur les 12 sites où s'écoule une rivière d'ordre 3, nous avons installé 2 transects de 5 pièges à interception. Sur chaque transect, le premier piège est installé en haut de la berge à 1 mètre de la rivière. Les 4 pièges suivants sont installés à des distances aléatoires tirées parmi les 4 intervalles de distances suivants (en mètres) : [2-7], [8-15], [16-30], and [31-50]. Nous

avons réalisé ce piégeage à une distance maximale de 50 mètres pour réduire l'influence des milieux aquatiques temporaires en bordure de champs (*e.g.* fossés) qui peuvent être le lieu d'émergence de nombreux insectes aquatiques (Herzon and Helenius 2008). Sept campagnes de piégeage ont ainsi été réalisées entre avril 2016 et mars 2017, à raison de 7 jours de capture par site. A la suite de chaque campagne, les feuilles plastifiées sont entourées de film alimentaire puis stockées à -20°C avant identification et comptage. Un total de 590 pièges collants a été récolté. Une description plus complète de cette étape est accessible dans l'article 3 (Annexe 3).



Illustration 9 : Transect de pièges à interception en culture de céréales (J. Raitif)

En complément, afin d'étudier la variabilité de la composition des communautés d'insectes aquatiques se dispersant des rivières d'ordre 1 à 3, nous avons réalisé 4 campagnes de piégeages supplémentaires entre avril 2017 et juin 2017. Celles-ci ont été réalisées sur les 12 sites de l'étape précédente (ordre 3) et sur 12 sites supplémentaires (ordres 1 et 2) (Illustration

10). Lors de ces 4 campagnes, seuls 2 pièges à interception ont été installés en berge pour caractériser la densité et la composition des communautés aquatiques adultes se dispersant vers les milieux terrestres. Nous émettons l'hypothèse que le patron moyen de dispersion terrestre observé pour toutes les communautés d'insectes aquatiques sur les 12 sites d'ordre 3 (durant les campagnes de 2016) peut être assimilé à celui observé aux abords de l'ensemble des rivières (ordres 1,2,3) pendant les campagnes d'avril à juin de 2017. Sous cette considération, la différence au sein des sites réside sur l'amplitude et la composition du signal à proximité de la source, *i.e.* la quantité d'insectes capturés et leur proportion relative à 1 mètre de chacune des rivières.



Illustration 10 : rivières d'ordre (de haut en bas, de gauche à droite) 1, 2 et 3. (J. Raitif)

Pour l'ensemble des pièges collants, les insectes ont été identifiés et comptabilisés directement sur les feuilles transparentes : à l'ordre pour les éphéméroptères, plécoptères, trichoptères et mégaloptères et à la famille pour les chironomidés. De très nombreux Empididae (Diptera) ont également été capturés et comptabilisés. Toutefois, la très grande majorité a été identifiée comme appartenant au genre *Rhamphomyia* qui n'est pas assimilable à des Empididae aquatiques (Ivković *et al.* 2012). Ils n'ont pas été considérés dans la suite de l'étude. De nombreux insectes terrestres ont également été capturés, comptabilisés mais non inclus dans l'analyse.

A partir des données collectées sur les 12 sites d'ordre 3 nous avons estimé la fonction de dispersion en fonction de la distance à la rivière pour chacun des principaux groupes d'insectes présents sur les pièges à interception. Nous avons calculé la proportion d'insectes se dispersant entre la rivière et une distance de X mètre de celle-ci, pour un groupe donné, comme étant proportionnelle à l'aire sous la courbe de dispersion entre 0 mètre et X mètre(s). Une description plus complète de cette étape est accessible dans l'article 3 (Annexe 3).

2.7 Etape IV : estimation des dépôts d'insectes aquatiques

Pour estimer la biomasse d'insectes se déposant dans les terres agricoles, nous avons combiné les résultats d'émergence (étape II) et de dispersion (étape III) pour chacun des groupes d'insectes émergeant des rivières d'ordre 3. Pour un groupe donné, nous avons ainsi multiplié la biomasse émergente par la proportion d'insectes se dispersant jusqu'à une distance X de la rivière. Nous avons assimilé ce résultat à la biomasse d'insectes se déposant entre la rivière et cette distance X. Nous avons calculé cette biomasse pour chaque intervalle de distance 0-X présentant un dépôt significatif, *i.e.* supérieur à 1% de la biomasse initiale. Nous avons finalement calculé le dépôt total à chaque distance X comme étant la somme des dépôts des

différents groupes à cette même distance. Une description plus complète de cette étape est accessible dans l'article 3 (Annexe 3).

2.8 Méthodes statistiques utilisées

Lors des étapes II, III et IV nous avons utilisé un ensemble de méthodes statistiques. Une synthèse de ces méthodes est présentée dans le Tableau 4. Les méthodes statistiques sont présentées en détail au sein des articles 2 et 3 en Annexes.

Tableau 4 : Synthèse des méthodes statistiques utilisées à chaque étape de cette thèse. Les critères statistiques utilisés sont : sélection de modèle linéaire mixtes par Akaike Information Criterion corrigés pour des petits échantillons (AIC_c) (Grueber *et al.* 2011), variance par les paramètres fixes (marginal R²) ou l'ensemble des paramètres fixes et aléatoires (R² conditionnel) du modèle linéaire mixte (Nakagawa and Schielzeth 2013), intervalle de confiance (IC) d'un paramètre à 90% (un paramètre est considéré significativement différent de 0 dans un modèle moyen - *i.e.* model averaging - si cet intervalle exclut zéro (Arnold 2010)), sélection des modèles Bayésiens avec *Watanabe-Akaike information criterion* (WAIC) (Watanabe 2013), diagnostique de convergence des modèles Bayésiens par le critère de Gelman-Rubin (Brooks and Gelman 1998), diagnostique de qualité de prédiction des modèles bayésiens par analyse de Discrepancy (Pvalue) (Gelman et al. 1996).

Etapes	Objectifs	Démarche statistique	Descriptif synthétique	Critères de sélection	Package R
II	Estimer la variabilité spatiale et temporelle de l'émergence d'insectes aquatiques	Comparaison de modèles linéaires mixtes	Comparer des modèles expliquant la biomasse d'insectes émergents en fonction de variables temporelles (campagne d'études) ou spatiales (site ou bassin versant)	AIC _c R ² marginal et conditionnel	lme4 (Bates <i>et al.</i> 2015)
II	Identifier les principaux facteurs environnementaux impactant l'émergence d'insectes aquatiques	Sélection des principaux paramètres par identification du meilleur modèle moyen (<i>i.e.</i> <i>model averaging</i>)	Sélectionner les paramètres environnementaux (à l'échelle du site et du bassin versant) expliquant significativement la variabilité observée sur la biomasse émergente. Comparer l'intensité de l'effet de ces paramètres.	AIC _c IC 90% des paramètres Taille d'effet sur paramètres R ² marginal et conditionnel	lme4 (Bates <i>et al.</i> 2015) arm (Gelman A. and Hill J. 2007) MuMIn (Barton K. 2016)
III	Modéliser la dispersion d'insectes aquatiques en fonction de la distance à la rivière	Identification du meilleur modèle de dispersion en utilisant une approche hiérarchique bayésienne	Comparaison de différents modèles de dispersion des insectes en fonction de la distance à la rivière prenant en compte la variabilité spatiale (le site), temporelle (la campagne de relevé) ou les deux.	WAIC Critère de Gelman Rubin Discrepancy (Pvalue)	Rjags (Plummer 2016)
IV	Estimer la quantité d'insectes aquatiques se déposant dans les terres en fonction de la distance à la rivière	Calcul du produit de l'aire sous la courbe de dispersion jusqu'à une distance X par la quantité émergente	Simuler des courbes de dispersion grâce aux modèles obtenus à l'étape III Combiner résultat de dispersion et d'émergence	-	Pracma (Brochers 2018)

3 Apports d'insectes aquatiques en milieu agricole intensif

3.1 Pression agricole sur les communautés d'insectes aquatiques

En milieu naturel ou semi-naturel (*e.g.* forêt, landes), les communautés d'insectes aquatiques des milieux lotiques sont particulièrement diversifiées (Dudgeon *et al.* 2006). Leur composition et leur abondance varient en fonction de la voie énergétique principale caractérisant la rivière : autotrophe ou hétérotrophe, telle que définie par le *River Continuum Concept* (Vannote *et al.* 1980). En tête de bassin versant, le régime est principalement hétérotrophe. La lumière est réduite par la densité de ripisylve et la faible largeur du cours d'eau. La source principale de matière organique disponible est d'origine terrestre (exemple : chute des feuilles d'arbres). Les communautés aquatiques qui s'y développent seront, en conséquence, principalement des déchetiqueurs et des collecteurs (*e.g.* trichoptères déchetiqueurs, Leberfinger *et al.* 2011). En aval (ordres 3 à 5 selon la classification de Strahler 1952), la rivière s'élargit et le régime change en faveur de l'autotrophie. La production primaire aquatique (algues, macrophytes) est favorisée par une exposition plus forte à la lumière. Les taxons les plus fréquemment rencontrés sont alors des brouteurs de biofilms et des collecteurs (*e.g.* trichoptères brouteurs, Lamberti and Resh 1983 ; éphéméroptères brouteurs, Wallace and Gurtz 1986). En queue de bassin versant (ordres 5-6 et supérieurs), la présence de sédiments provoque une augmentation de la turbidité de l'eau ce qui réduit la pénétration de la lumière. Le régime énergétique bascule à nouveau vers l'hétérotrophie. Certains groupes taxonomiques tels que les filtreurs tirent profit de l'omniprésence de la matière organique fine (*e.g.* chironomidés, Armitage *et al.* 1995 ; trichoptères, Poepperl 2000a) et sont présents sur l'ensemble de ce continuum énergétique.

L'intensification des pratiques agricoles a des effets importants sur le régime énergétique des rivières par l'altération de nombreux facteurs environnementaux (Allan 2004). Par cascade trophique, ces perturbations des conditions abiotiques modifient profondément l'écologie des rivières, notamment les abondances relatives des espèces qui composent les communautés d'insectes aquatiques (synthétisé dans la Figure 4).

La nature et la quantité de la matière organique (MO) et des nutriments dans l'eau sont grandement dépendantes des caractéristiques du paysage dans lequel se situe le bassin versant et de ses usages. Par la suppression des ripisylves (Deegan and Ganf 2008) et l'augmentation des ruissellements (Bellamy *et al.* 2017), l'agriculture entraîne une modification des proportions relatives des différentes formes de MO (particules fines au détriment des particules grossières) circulant dans l'eau et de leur valeur nutritionnelle (Lu *et al.* 2014). Ces changements s'accompagnent d'effets importants sur les communautés d'insectes aquatiques déchetiqueurs et collecteurs, affectant par exemple grandement certaines familles d'éphéméroptères (Bellamy *et al.* 2017). On observe conjointement une sédimentation importante du substrat des rivières, réduisant grandement la diversité d'insectes aquatiques présents (Wagenhoff *et al.* 2012), défavorisant généralement les EPT au profit de groupes d'espèces tels que les chironomidés (Lemly 1982 ; Burdon *et al.* 2013). La suppression des ripisylves, fréquente en zone agricole, peut aussi entraîner une augmentation significative de la température des rivières (Nagasaka and Nakamura 1999), induisant une pression supplémentaire sur les groupes taxonomiques les plus exigeants, tels que beaucoup d'EPT, au profit des chironomidés (Sponseller *et al.* 2001). L'enrichissement en nutriments, notamment azotés, des rivières sous pression agricole (Galloway *et al.* 2008) produit des effets variables selon les régimes alimentaires des insectes, pouvant favoriser les brouteurs d'algues, notamment trichoptères (Davis *et al.* 2011). De plus, la présence de pesticides en zones agricoles est responsable d'une perte de diversité importante des insectes aquatiques des

rivières, estimée en Europe à près de 40% (Beketov *et al.* 2013), surtout parmi les éphéméroptères et les plécoptères (Wogram and Liess 2001). Enfin, la modification de la morphologie des cours d'eau, par l'incision et la canalisation des rivières, conduit à une homogénéisation des conditions hydrauliques favorisant l'envasement des cours d'eau (Negishi *et al.* 2002). Plusieurs études ont montré que ces changements d'habitat ont des effets néfastes sur les communautés d'EPT, alors que les chironomidés sont plutôt favorisés (Kennedy and Turner 2011 ; Burdon *et al.* 2013).

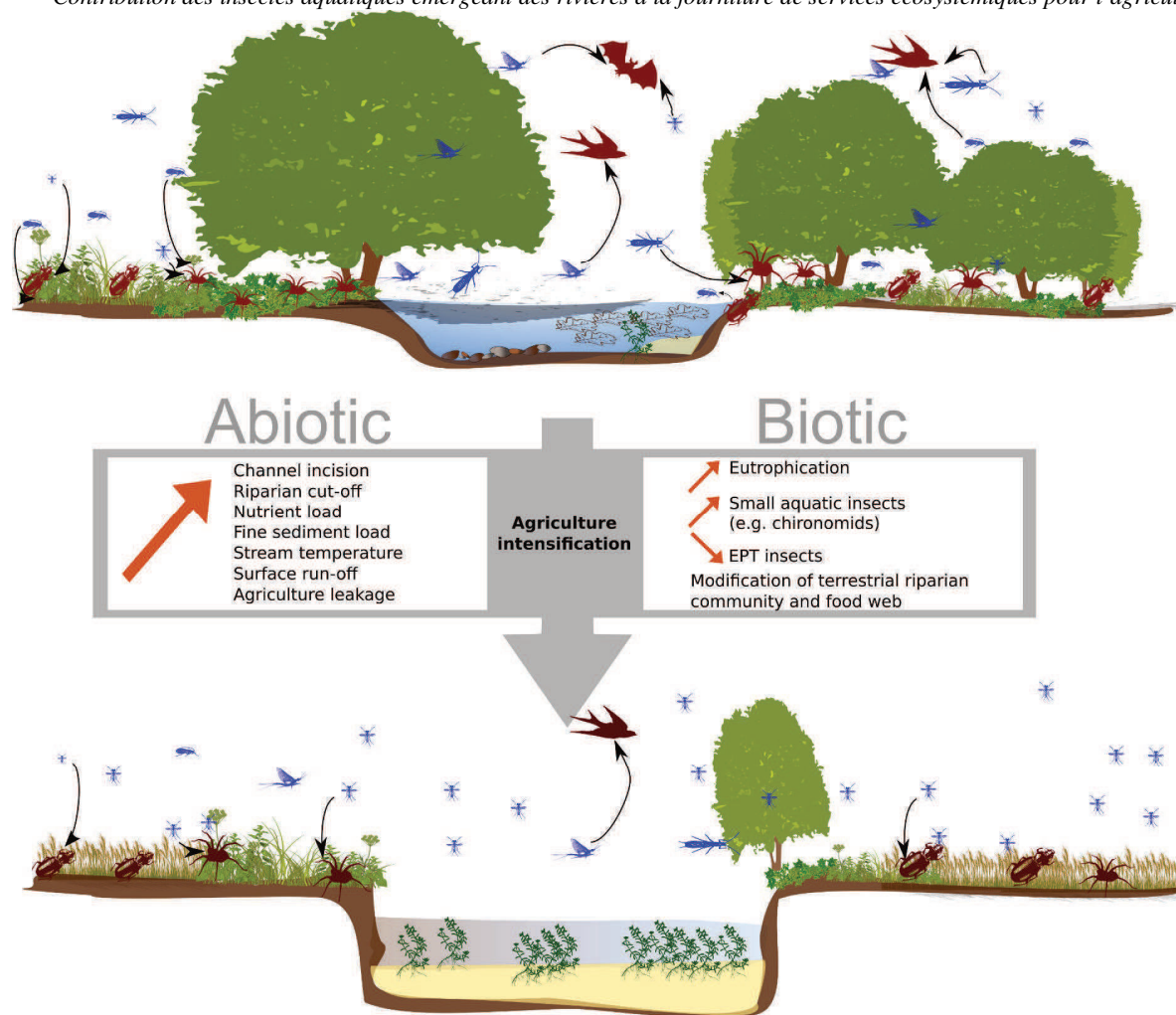


Figure 4 : Effet de l'intensification des pratiques agricoles sur les communautés d'insectes aquatiques. En bleu les insectes aquatiques émergents des rivières, en rouge leurs prédateurs terrestres. Haut : rivière et ripisylve pas ou peu anthropisées, habitats aquatiques et terrestres hétérogènes (substrat, lumière, température de l'eau, source de nourriture, conditions hydrauliques), communautés d'insectes aquatiques riches et abondantes participant significativement aux réseaux trophiques des zones ripariennes. Bas : changements importants des conditions abiotiques engendrés par l'agriculture impactant les communautés aquatiques émergentes. Réduction de l'abondance de taxons polluo-sensibles tels que plécoptères et éphéméroptères au profit de taxons résistants tels que les chironomidés. Par cascade trophique les communautés prédatrices terrestres sont également impactées.

3.2 Quantification du signal émergent en rivière de zone agricole intensive

L'agriculture, par ces impacts sur une multitude de facteurs abiotiques, agit comme un filtre de sélection significatif sur les communautés d'insectes aquatiques. Ainsi, elle peut engendrer des modifications sur la composition des communautés d'insectes des ordres EPT qui seraient défavorisés. A l'inverse, certains diptères polluo-résistants et supportant un large spectre de conditions abiotiques, comme les chironomidés, deviennent plus abondants. Ces derniers sont plus légers et présentent un comportement de dispersion différent (Smith *et al.* 2009).

L'agriculture pourrait être en conséquence susceptible de modifier la composition et la distribution temporelle et spatiale du flux de biomasse aquatique entrant dans les écosystèmes terrestres (Greenwood and Booker 2016). Pour estimer cet effet, il convient de disposer en premier lieu de mesures d'émergence de ces taxons dans des rivières en zone agricole intensive. Ce type de données est très rare aujourd'hui dans la bibliographie. Poepperl (2000b) a par exemple mesuré l'émergence d'insectes aquatiques en zone agricole mais sur une seule rivière en aval d'un lac en Allemagne. D'autres études ont estimé la productivité secondaire benthique en rivières agricoles ou urbaines mais sans mesurer l'émergence (Shieh *et al.* 2003 ; Gucker *et al.* 2011 ; Johnson *et al.* 2013).

La mesure d'émergence réalisée dans le cadre de cette thèse a permis de combler ce manque de connaissances. Sur l'ensemble de la période de collecte et sur nos 12 sites d'étude, 64027 insectes ont été capturés dans des pièges à émergence. Les trois principaux groupes d'insectes capturés et qui ont fait l'objet d'études plus approfondies par la suite se répartissaient en abondance suivant les proportions suivantes: 91% de chironomidés, 6% de trichoptères et 3% d'éphéméroptères. En biomasse, les proportions s'élevaient respectivement à 25%, 56% et

19%. Nous avons également capturé quelques rares plécoptères et mégaloptères (<0.01% en Biomasse) qui n'ont de ce fait pas été considérés pour la suite de l'étude.

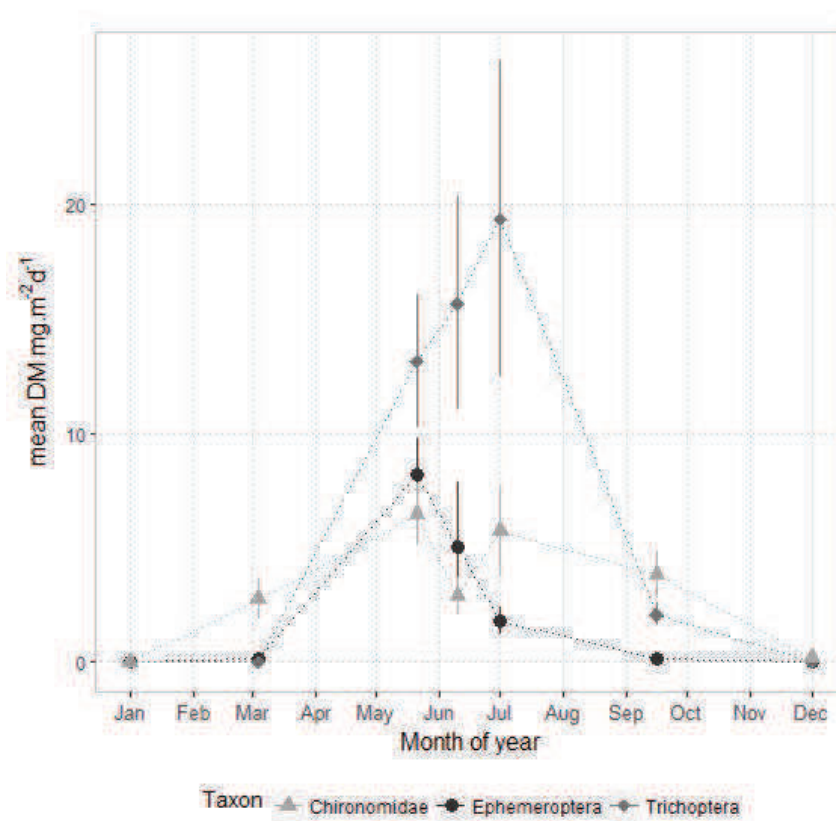


Figure 5 : Variation de l'émergence journalière moyenne ($\text{mg MS m}^{-2} \text{j}^{-1}$) en milieu agricole sur la période de collecte et l'ensemble des sites, mesurée par les tentes à émergence. Les barres représentent ± 1 écart standard.

L'étude du patron annuel d'émergence journalière pour chaque groupe (Figure 5) renseigne sur la variabilité temporelle du flux potentiel d'insectes aquatiques vers les milieux terrestres. Alors que l'émergence des trichoptères et éphéméroptères se déroule principalement au printemps et au début l'été, celle des chironomidés a lieu toute l'année, avec toutefois une réduction significative en hiver. Ce premier résultat souligne que l'émergence varie en quantité et en composition tout au long de l'année en milieu agricole. Les trois quarts de la biomasse émergente (trichoptères et éphéméroptères) sont produits sur une courte période (3 à

4 mois) et la part restante (chironomidés) de façon relativement constante sur l'année (Figure 6). Sur une année complète, la biomasse émergente totale s'élève en moyenne à 3840 mg de MS m⁻² an⁻¹.

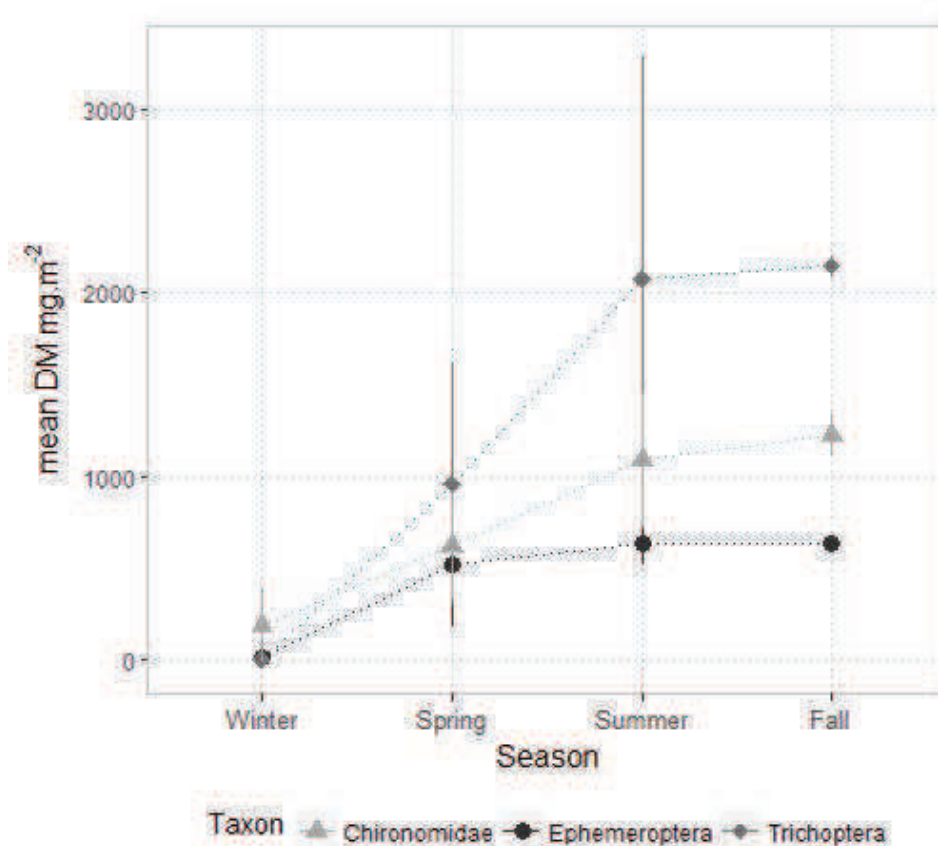


Figure 6 : Biomasse moyenne, cumulée au fil des saisons, des insectes aquatiques émergents (mg MS m⁻²) pour les 3 groupes étudiés. Les barres verticales représentent ± 1 écart standard.

Ce résultat confirme l'existence d'une fenêtre temporelle relativement étroite au cours de laquelle se produit une grande part des émergences, restreignant le flux de biomasse aquatique vers les terres à une courte période. L'étroitesse de cette fenêtre est une caractéristique importante de l'émergence de nombreux insectes aquatiques (revue par Huryn and Wallace 2000). Elle résulte notamment d'une capacité de nombreuses espèces d'insectes aquatiques à

profiter de conditions abiotiques propices à leur émergence simultanée (e.g. températures, humidité, ensoleillement) et maximisant ainsi leur potentiel de reproduction.

Les mesures d'émergences réalisées sur les 12 sites d'études ont permis également de mettre en évidence une variabilité spatiale importante et de la corrélérer avec la variabilité de facteurs abiotiques sous pression agricole. Nos résultats montrent que la proportion occupée par les zones agricoles dans le bassin versant explique une part significative des différences de composition de la communauté émergente au sein d'un paysage agricole intensif. De tels résultats sont connus pour les communautés aquatiques à l'état larvaire (synthèse par Allan *et al.* 1997). Alors que la biomasse des chironomidés est favorisée, celle des éphéméroptères est significativement réduite quand la proportion de zone agricole augmente. La concentration moyenne annuelle en ion Ammonium (NH_4^+) ainsi qu'une diminution de l'oxygénation de l'eau, favorisées par l'eutrophisation des cours d'eau (Friberg *et al.* 2009), influencent significativement et positivement la biomasse des chironomidés mais négativement celles des trichoptères et éphéméroptères. Alors qu'une conductivité élevée est généralement associée à une diminution de l'abondance et de la diversité des communautés benthiques (Johnson *et al.* 2013), dans notre étude le niveau de conductivité est corrélé positivement avec les biomasses d'éphéméroptères et trichoptères. La combinaison d'une conductivité et d'une charge en nutriments élevée conduit en effet à l'augmentation de la production primaire de biofilm dans les cours d'eau (Piscart *et al.* 2009). L'accumulation de biofilm peut favoriser la sélection de taxons d'éphéméroptères et trichoptères s'en nourrissant (Piscart *et al.* 2009). A l'échelle de la parcelle, des différences significatives entre les biomasses émergentes des différents groupes existent également. Les deux principaux facteurs associés à cette variation sont le pourcentage d'ouverture du canal (corrélé négativement à la densité de ripisylve à l'échelle du site) et l'indice d'incision (caractérisant l'intensité du creusement rectiligne du canal). La corrélation positive entre l'ouverture du canal et la biomasse émergente de l'ensemble des taxons étudiés

souligne l'importance de la voie d'assimilation énergétique par la consommation de biofilms ou d'algues photosynthétiques par les invertébrés aquatiques. Enfin, une incision élevée en milieu agricole s'accompagne souvent d'une augmentation de la quantité de sédiments fins dans les cours d'eau. Ce type de conditions favorisent grandement les chironomidés au comportement fouisseur (Rabení *et al.* 2005), ce qui est le cas dans cette étude.

L'analyse de la variabilité temporelle et spatiale de la biomasse émergente des insectes aquatiques sous pression agricole nous permet d'estimer quelle quantité d'apports aquatiques est susceptible d'alimenter les réseaux trophiques des écosystèmes terrestres au cours de l'année. Pour compléter l'étude, il convient d'étudier la dispersion de cette biomasse émergente vers les milieux terrestres.

3.3 Largeur fonctionnelle d'une rivière agricole

L'importance des insectes aquatiques pour de nombreux prédateurs des zones ripariennes est aujourd'hui bien documentée chez les oiseaux (Iwata *et al.* 2003), les coléoptères (Paetzold *et al.* 2005), les araignées (Laeser *et al.* 2005) et les chauves-souris (Hagen and Sabo 2011). Peu d'études se sont toutefois intéressées à la distribution spatiale des apports de proies aquatiques dans les réseaux trophiques terrestres, la majorité s'étant limitée à la zone à proximité immédiate des berges (voir toutefois Briers *et al.* 2005 ; Sanzone *et al.* 2003). Pourtant cette dimension spatiale est très importante, car elle définit l'étendue de la zone d'influence de la rivière dans la matrice terrestre. A partir d'un ensemble d'études réalisées essentiellement en milieu naturel (30 études en milieu naturel et 1 seule étude en milieu agricole), Muehlbauer *et al.* (2014) ont modélisé la fonction de dispersion terrestre des principaux taxons d'insectes aquatiques : EPT et chironomidés. Leurs résultats démontrent que la quantité d'insectes aquatiques est à 50% de sa valeur initiale (*i.e.* émergente) entre 1m et 15m de la rivière et à 10% à plus de 100m. L'influence d'une rivière, par la dispersion d'insectes aquatiques, ne se

limite donc pas à une zone de proximité immédiate (*i.e.* quelques mètres) mais s'étend potentiellement à de grandes distances dans les terres.

Ces estimations sont très rares pour les agroécosystèmes dans la littérature scientifique actuelle. Carlson *et al.* (2016) ont néanmoins constaté qu'en milieu agricole les abondances de chironomidés et trichoptères étaient importantes à proximité des berges puis diminuaient exponentiellement en fonction de la distance à la rivière. Comparativement, en milieux forestiers, ils ont observé que l'abondance à proximité des rivières de ces mêmes groupes d'insectes était beaucoup plus faible à proximité de la rivière mais décroissait par la suite très peu avec la distance. L'étude menée dans le cadre de ma thèse nous permet d'apporter des données quantitatives nouvelles relatives à la dispersion des insectes aquatiques dans les écosystèmes agricoles intensifs. Sur l'ensemble de la période d'étude, l'abondance relative des chironomidés capturés sur les pièges à interception est très importante (> 90 %).

Respectivement, les trichoptères et les éphéméroptères représentent 2.5% et 2% des captures. Plécoptères (< 0.1%) et mégaloptères (2%) ont également été capturés. Toutefois, ces taxons émergeant sur les berges (Hynes 1976; Elliott 1996), ils sont absents des tentes à émergence. En l'absence d'estimation des biomasses émergentes, nous ne pouvons donc pas exploiter les données de dispersion pour quantifier la contribution de ces deux groupes taxonomiques à la distribution de la biomasse de la communauté d'insectes aquatiques en milieu terrestre.

Nous avons mis en évidence deux formes de courbe de dispersion qui caractérisent au mieux les observations. La première concerne les éphéméroptères et les trichoptères et traduit une diminution exponentielle de la biomasse en fonction de la distance à la rivière. Ainsi, en moyenne sur tous les sites et pour toutes les dates, 50% des individus se dispersent jusqu'à 8 et 5 mètres pour les éphéméroptères et les trichoptères respectivement (Figure 7). La distance à laquelle 10% des insectes émergents sont encore présents est estimée à 35 et 22 mètres respectivement pour ces mêmes groupes. Les distances maximales de disparition significative

(i.e. où persiste plus de 1% de l'abondance initiale) sont estimées à 86 mètres pour les éphéméroptères et 51 mètres pour les trichoptères. La seconde forme de courbe de dispersion concerne les chironomidés. Chez ceux-ci, la diminution de l'abondance avec la distance à la rivière est plus progressive. Il en résulte une dispersion plus lointaine dans les terres. Ainsi, en moyenne pour tous les sites et toutes les dates, les seuils de 50%, 10% et <1% sont respectivement atteints à 25, 66 et 114 mètres pour les chironomidés (Figure 7).

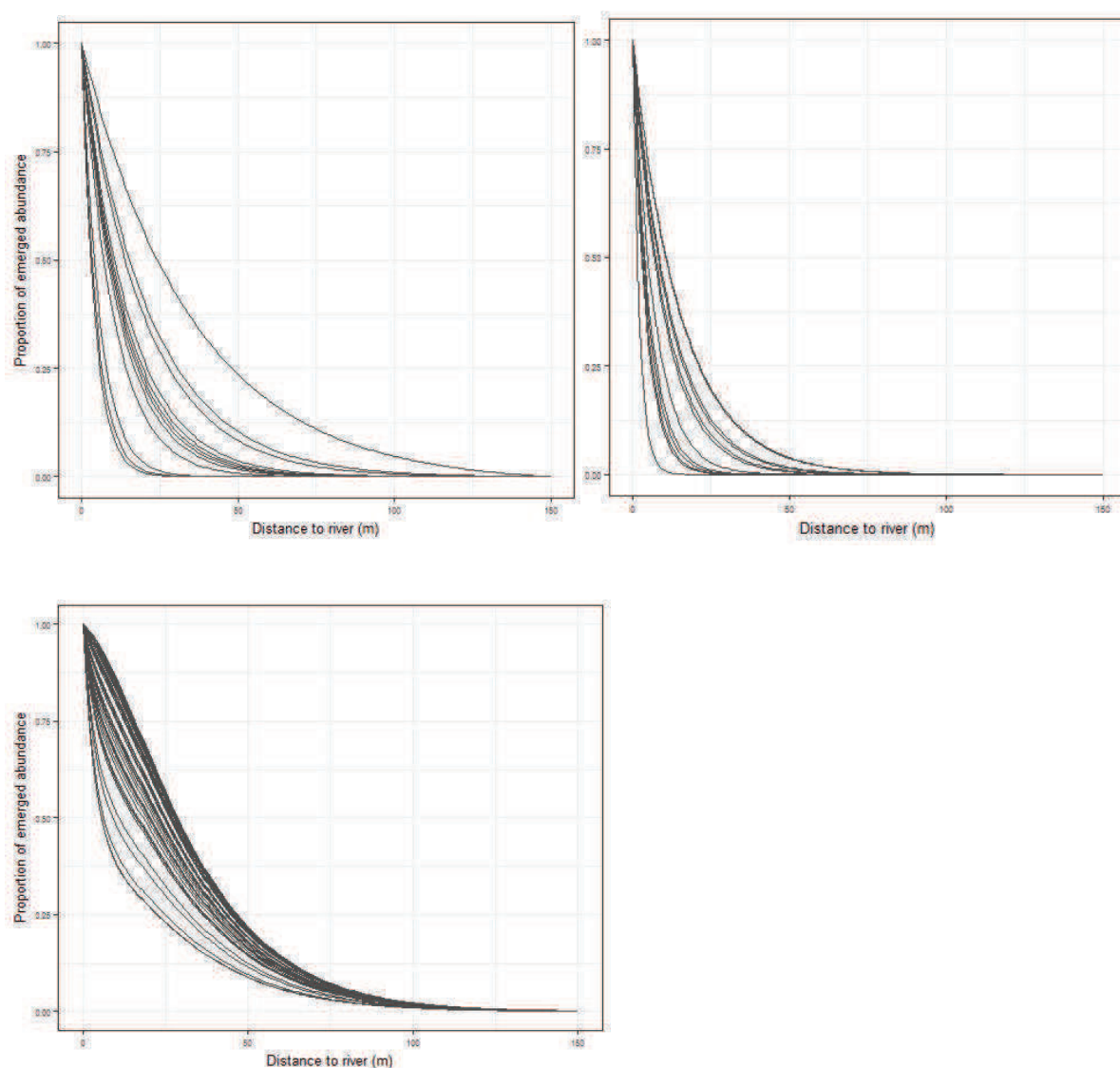


Figure 7 : Fonction de décroissance de la densité d'éphéméroptères (haut gauche), trichoptères (haut droite) et chironomidés (bas) en fonction de la distance à la rivière (de 0 à 150 mètres). Chaque courbe est spécifique à un site (pour les éphéméroptères et trichoptères) ou à une combinaison site/date (pour les chironomidés).

La comparaison de nos résultats avec la synthèse réalisée par Muehlbauer *et al.* (2014) montre que la dispersion à proximité immédiate des rivières est plus importante en milieu agricole qu'en milieu naturel (*i.e.* forêt, landes) pour les trois groupes d'insectes étudiés. Toutefois, la densité d'insectes aquatiques diminue plus rapidement avec l'augmentation de la distance à la rivière dans notre étude que dans les travaux synthétisés par Muehlbauer *et al.* (2014). Ce résultat a également été observé par Carlson *et al.* (2016) qui notent que 55% des chironomidés et 80% des trichoptères sont capturés à moins de 5 mètres des rivières en milieu agricole. Au sein de nos sites d'études, la dispersion observée est toutefois beaucoup plus lointaine pour les chironomidés avec 55% des captures réalisées sur les 30 premiers mètres. Les mesures de l'équipe de Carlson ont été réalisées dans des bassins agricoles caractérisés par des paysages moins intensifs que ceux de notre étude dans lesquels la proportion de forêt était de 8% ($\pm 9\%$) contre 49% ($\pm 10\%$) pour Carlson *et al.* (2016). De plus, les ripisylves étaient moins larges sur nos sites d'études (environ 3 mètres, observation personnelle) en comparaison de celles mentionnées par Carlson *et al.* (26 mètres $\pm$ 23m). La structure du paysage aux échelles locales et globales pourrait ainsi expliquer la variabilité de la dispersion terrestre des insectes aquatiques, notamment les chironomidés (Delettre and Morvan 2000). Lors de leur phase de dispersion terrestre, les insectes aquatiques adultes utilisent les ripisylves comme zone de refuge et de regroupement (Peng *et al.* 1992), notamment en milieu agricole (Hradetzky and Kromp 1997 ; Frouz and Paoletti 2000). Dans notre étude, la largeur très faible des ripisylves et leur perméabilité relativement élevée exposent potentiellement plus directement les insectes aux conditions météorologiques défavorables (*e.g.* vent, pluie, variations de température). Les chironomidés qui sont des insectes très légers (poids individuel inférieur à 0.1 mg MS en moyenne dans notre étude) ont un vol qualifié de « passif » très sensible aux conditions météorologiques (Delettre 1995). Nous pouvons émettre l'hypothèse que, faute de structure et de densité végétale suffisante, une proportion

plus importante d'insectes aquatiques se disperse loin en milieu agricole, notamment sous contraintes abiotiques (« poussés » par le vent). Dans un paysage agricole très ouvert tel que celui étudié au cours de cette thèse, leur distance de dispersion moyenne est donc plus élevée que dans un milieu agricole plus boisé.

Pour chaque groupe d'insectes nous avons également mis en évidence une importante gamme de variation des distances de dispersion entre les sites et périodes de piégeage (Tableau 5).

Tableau 5 : Distance à la rivière (en mètres) à laquelle les abondances des insectes étudiés sont estimées à 50%, 10% et <1% des abondances à l'émergence. Les distances moyennes sont estimées pour tous les sites et dates confondus. Les gammes de variation présentent les minima et maxima observés au sein des sites et pour toutes les dates.

Taxon	Seuil (%)	Distance moyenne (m)	Gamme de variation (m)
Éphéméroptères	50	8	[3-25]
	10	35	[10-78]
	<1	86	[27-130]
Trichoptères	50	5	[2-11]
	10	22	[5-36]
	<1	51	[10-71]
Chironomidés	50	25	[6-34]
	10	66	[49-71]
	<1	114	[98-117]

Cette variabilité suggère que la largeur fonctionnelle d'une rivière varie spatialement (*i.e.* entre les sites) et temporellement (*i.e.* entre les saisons). Delettre and Morvan (2000) ont émis l'hypothèse qu'au printemps la « fermeture » du paysage agricole par la croissance des différentes strates végétales pouvait être responsable d'une dispersion plus réduite des chironomidés.

Le comportement de vol des insectes aquatiques ailés présente également des variabilités intra et interspécifiques dépendantes de la morphologie et du comportement des insectes au stade adulte (Smith *et al.* 2009). Les différences morphologiques peuvent être très importantes entre

taxons d'un même groupe et les capacités de vol sont de ce fait très variables (Kovats *et al.* 1996). La variabilité saisonnière de l'émergence des insectes aquatiques est bien connue en zone tempérée notamment (Corbet 1964). Ce processus d'émergence est généralement sous l'influence de la température et de la photopériode et implique des périodes d'émergence variables selon les espèces se succédant sur un site donné (synthétisé par Ward and Stanford 1982). Ces successions d'émergence ont par exemple été observées pour les éphéméroptères (Brittain 1978). Dans leur synthèse, Smith *et al.* (2009) montrent qu'une taille d'abdomen plus grande, associée à une plus large surface alaire, offre des capacités de dispersion plus importantes pour les insectes ailés. Aussi, ces successions saisonnières sont potentiellement à l'origine de changements morphologiques des communautés d'insectes émergentes au sein des sites et sur la période d'étude de cette thèse. De tels changements seraient à même d'induire une variation temporelle et spatiale du signal de dispersion que nous avons observée. Pour pouvoir préciser l'influence de la composition des communautés sur l'étendu du signal de dispersion vers les milieux terrestres, une détermination au genre, voire à l'espèce, des individus capturés pourrait être nécessaire. Dans cette thèse, le choix a été fait de privilégier un nombre de relevés spatiales et temporelles importants pour une estimation quantitative robuste, au détriment d'un travail taxonomique précis. Nos données ne permettent donc à ce stade d'aller plus loin sur cette hypothèse.

Enfin, les conditions météorologiques (*e.g.* vent, taux d'humidité) sont fréquemment avancées pour expliquer les comportements de dispersion des insectes ailés. Ainsi, Schindler and Smits (2017) font remarquer que les chironomidés, bien qu'ayant des capacités de dispersion active très faibles, couvrent des distances de dispersion plus importantes que d'autres groupes d'insectes pourtant plus grands tels que les EPT. Ceci s'explique par la capacité des chironomidés à profiter des vents pour effectuer leur dispersion passive (Rundle *et al.* 2007) au contraire des autres groupes d'insectes. Notre étude s'étant déroulée sur plusieurs saisons,

l'évolution des conditions météorologiques sur cette période (*e.g.* variation de la force du vent) pourrait expliquer ces différences de distance de dispersion observées chez les chironomidés. Les conditions abiotiques locales (*e.g.* topographie), comme le suggèrent Carlson *et al.* (2016), exercent également probablement des effets responsables d'une part de la variabilité observée.

3.4 Gradient d'apports aquatiques en terres agricoles

Le gradient de déposition des communautés d'insectes aquatiques sur les terres en milieu agricole, obtenu par la combinaison des résultats moyens d'émergence et de dispersion annuels pour chacun des groupes, est présenté sur la Figure 8 et dans le Tableau 6. L'essentiel du dépôt (55%) se fait sur les 10 premiers mètres qui bordent la rivière, mais une part importante (~ 45%) se dépose à une distance comprise entre 10 et 100 mètres (Tableau 6). Au-delà de 100 mètres, la quantité de biomasse estimée est négligeable (Tableau 7).

Tableau 7 : Répartition moyenne (tout site confondu, avec gamme de variation) du dépôt annuel moyen de biomasse émergente totale avec la contribution par groupe d'insectes aquatiques (éphéméroptères, trichoptères et chironomidés) pour chaque bande de distances à la rivière

Bande de distances à la rivière (m)	Proportion de biomasse totale émergente se déposant	Part relative par taxon		
		Chironomidés	Ephéméroptères	Trichoptères
0-1	0,11 [0,07-0,24]	0,13	0,19	0,68
2-5	0,27 [0,2-0,37]	0,13	0,20	0,67
6-10	0,17 [0,11-0,2]	0,18	0,23	0,60
11-20	0,18 [0,09-0,23]	0,32	0,24	0,43
21-50	0,2 [0,14-0,28]	0,58	0,20	0,21
51-100	0,06 [0,04-0,11]	0,78	0,15	0,07
101-150	0,01 [0-0,01]	0,84	0,14	0,02

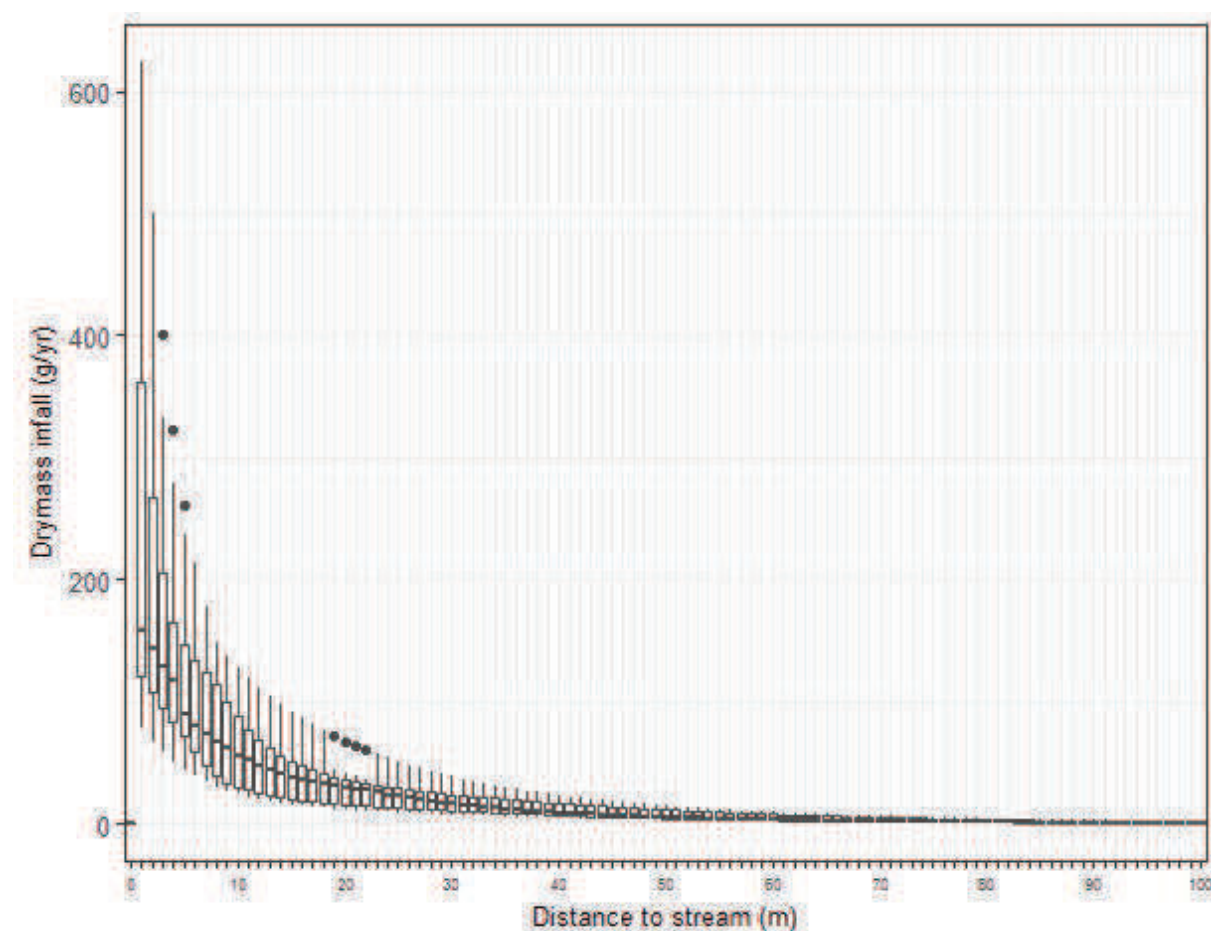


Figure 8 : Déposition (g MS an^{-1}) de biomasse d'insectes aquatiques (éphéméroptères + trichoptères + chironomidés) en fonction de la distance à la rivière. Les valeurs sont calculées pour une section de rivière d'ordre 3 de 600 m^2 (6 m de large * 100 m de long) traversant un champs d'1 hectare ($100 \text{ m} * 100 \text{ m}$). Les boxplot à chaque distance présentent la moyenne et la variabilité entre les sites. Les points noirs représentent les outliers.

L'analyse de la figure 8 et du tableau 7 nous montre qu'une variabilité importante du dépôt annuel existe entre les sites d'études. Cette variabilité a une double origine : la quantité émergente qui définit l'intensité du signal initial et le patron de dispersion de la communauté émergente qui détermine la part relative du dépôt en fonction de la distance à la rivière.

Une section de rivière agricole d'ordre 3 de 600 m² produit en moyenne 2.3 Kg MS an⁻¹.

Toutefois, au sein du paysage agricole étudié, l'émergence d'une rivière peu productive est 5 fois inférieure à celle d'une rivière très productive (de 0.9 à 4.5 Kg MS an⁻¹). L'émergence des éphéméroptères, qui est 18 fois plus faible dans les sites les moins productifs comparée à celle des plus productifs, contribue fortement à cette variabilité. Pour les chironomidés et les trichoptères cette différence est d'un facteur 9. Il existe donc une variation très importante du flux de biomasse aquatique alimentant les écosystèmes terrestres dans un paysage agricole intensif. Au sein du paysage agricole de cette étude, il apparaît que la proportion de zones non cultivées, la température de l'eau, l'ouverture du chenal et une incision faible sont des facteurs qui influencent positivement la biomasse d'éphéméroptères et de trichoptères et donc la quantité de biomasse qui se dépose sur les terres adjacentes. Une communauté émergente riche en ces 2 groupes d'insectes assure donc une déposition importante de biomasse jusqu'à 10 mètres. A 20 mètres et plus, l'apport est essentiellement assuré par la dispersion et la déposition des chironomidés. A cette influence de la composition des communautés émergentes s'ajoutent les variabilités spatiales et temporelles de la dispersion mises en évidence précédemment. L'apport de biomasse aquatique dans les écosystèmes terrestres agricoles en fonction de la distance à la rivière est donc très variable selon la communauté, la période et le site considéré.

Au sein de paysages agricoles intensifs, il est possible de classer les apports de biomasse aquatique selon les patrons d'émergence et de dispersion des groupes d'insectes aquatiques :

(i) des apports massifs et limités dans le temps et l'espace, assurés essentiellement par les

trichoptères et les éphéméroptères ; (ii) des apports plus faibles en biomasse mais relativement constants dans le temps et diffus dans l'espace, par les chironomidés. La disponibilité en ressources énergétiques est critique pour expliquer la composition et la densité des communautés évoluant dans un écosystème (Polis and Strong 1996). Les caractéristiques spatiales et temporelles de l'accessibilité de ces ressources externes peuvent grandement influencer la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème récepteur. Le cas d'apports énergétiques en quantité importante et limitée dans le temps et l'espace est bien documenté dans la littérature scientifique (synthèse par Yang *et al.* 2008). Ces apports soudain d'énergie ou de matière sont assimilés à des perturbations non constantes, de forte amplitude et sur une fenêtre temporelle précise. Ils sont définis comme essentiels pour le fonctionnement des écosystèmes (Odum 1969), même matures (Connell 1978). L'existence de tels phénomènes et leur influence ont été décrits dans de nombreux écosystèmes : déserts et zones arides (Noy-Meir 1973 ; Collins *et al.* 2014), rivières et zones ripariennes (Nakano and Murakami 2001 ; Fukui *et al.* 2006) par exemple. Les effets peuvent se faire ressentir sur plusieurs années et à différents niveaux trophiques (Ostfeld and Keesing 2000). Gratton and Denno (2003) ont par exemple observé une forte augmentation de la biomasse d'une plante colonisant des marais salants suite à l'apport expérimental d'azote dans ces milieux. En parallèle, les densités d'herbivores et de prédateurs ont augmenté pendant 2 années. D'autres études ont montré que dans les écosystèmes terrestres des apports de biomasse assurés par des émergences puis la déposition d'insectes alimentaient les niveaux trophiques des décomposeurs du sol (Lovett and Ruesink 1995) ou encore les communautés de prédateurs comme les carabes (Coléoptères : Carabidae) (Yang 2006). La qualité de ces apports externes est également à considérer, comme le montrent Bartels *et al.* (2012) dans leur synthèse sur l'assimilation des nutriments d'origine aquatique dans les réseaux trophiques terrestres. Des études récentes montrent enfin le rôle essentiel de certains acides gras présents en forte

concentration dans le corps des insectes aquatiques herbivores pour les prédateurs terrestres (Twining *et al.* 2016; Martin-Creuzburg *et al.* 2017; Popova *et al.* 2017).

En milieu agricole, l'émergence de certains insectes aquatiques intervient notamment à des périodes de l'année où la production secondaire terrestre est encore limitée (*e.g.* sortie d'hiver en zone tempérée) (Corbet 1964). Cette asynchronie entre productivité secondaire aquatique et terrestre est critique pour le fonctionnement des réseaux trophiques terrestres récepteurs de ces apports aquatiques (Larsen *et al.* 2016). Nos résultats suggèrent ainsi qu'au sein des agroécosystèmes l'émergence précoce et la dispersion restreinte des éphéméroptères et des trichoptères pourraient fournir une ressource importante et accessible tôt dans l'année pour l'ensemble des prédateurs terrestres qui se réfugient et se nourrissent à proximité des rivières (araignées et carabes, Stenroth *et al.* 2015 ; chauve souris, Wickramasinghe *et al.* 2003 ; oiseaux, Gray 1993). En complément, l'apport de chironomidés diffus dans l'espace et dans le temps pourrait significativement supplémenter en énergie les réseaux trophiques des zones ripariennes, mais également ceux plus éloignés des cultures. Leur grande abondance et leur taille réduite en font des proies recherchées et relativement faciles à capturer pour de nombreux prédateurs de petites tailles. Hering and Plachter (1997) ont démontré que certaines espèces de *Bembidion* (Coleoptera : Carabidae), fréquemment rencontrées dans les milieux agricoles (Melnychuk *et al.* 2003), sont préférentiellement prédatrices de petites proies telles que les chironomidés à proximité des rivières. De plus la présence des chironomidés jusqu'à l'automne, quand les écosystèmes agricoles céréaliers (en zone tempérée) sont généralement à un niveau de productivité très bas après récolte, peut également favoriser la subsistance de communautés de prédateurs invertébrés évoluant à ces périodes tardives dans les résidus de cultures (exemple : Staphylinidae, Nield 1976). Toutefois, aucune étude n'a aujourd'hui été publiée à ce sujet.

3.5 Des recherches complémentaires à mener

3.5.1 Autres taxons d'insectes aquatiques à considérer

Grâce aux résultats de cette thèse, nous avons pu quantifier la variabilité spatiale et temporelle de l'apport de biomasse aquatique dans les écosystèmes agricoles par les insectes aquatiques émergents. Nous pouvons toutefois émettre plusieurs remarques relatives à la construction du protocole. Dans cette étude, l'émergence a été estimée par l'utilisation de pièges à émergence flottant sur les cours d'eau. Les tentes étaient placées sur des zones rapides et lentes, pour couvrir au mieux la variabilité spatiale d'émergence des insectes (Logan and Brooker 1983). Toutefois, quelques insectes aquatiques émergent depuis les berges après avoir rampé hors de l'eau. C'est le cas notamment de nombreuses espèces de plécoptères (Hynes 1976) et de mégaloptères (Elliott 1996). La comparaison des abondances totales de mégaloptères capturées avec celles des éphéméroptères et trichoptères (704, 703 et 824 respectivement), ainsi que l'observation de leur courbe de dispersion (Figure 9), suggèrent que les mégaloptères présentent des profils d'émergence et de dispersion relativement similaires à ceux de ces groupes. Dans le cadre de cette thèse, la totalité des mégaloptères capturés sont de l'espèce *Sialis lutaria* (*Sialis* de la vase) (Illustration 11). Cette espèce est fréquemment présente en zone agricole intensive dans les rivières envasées (Elliott 1996). Ces insectes ont une masse corporelle moyenne supérieure à celle des trichoptères et des éphéméroptères (en moyenne, en mg de MS : 4 mg, 2,4 mg et 1,6 mg respectivement, observations personnelles). La biomasse exportée par les mégaloptères adultes vers les écosystèmes terrestres pourrait donc être très significative également. Ainsi dans une étude menée par Mothiversen et Thorup (1987), au Danemark au sein d'une rivière de taille moyenne (4 à 5m de large) à faible débit, la productivité benthique de *S. lutaria* a atteint environ 2500 mg MS m⁻² an⁻¹. En considérant le ratio moyen *émergence:production* proposé par Poepperl (2000) (~ 0.183), cette

productivité est donc assimilable à une biomasse émergente de *S.lutaria* de 460 mg MS m⁻² an⁻¹. Notre résultat de capture et ce résultat semblent ainsi confirmer un apport potentiel significatif des mégaloptères à proximité des rivières qu'il conviendrait d'étudier plus en détail.

Par ailleurs, des Coléoptères (e.g. Curculionidae, Dytiscidae) et Hémiptères (e.g. Corixidae) aquatiques ont été capturés dans les pièges à émergence et interception. Ces groupes d'insectes sont susceptibles au stade adulte de se déplacer entre habitats aquatiques, par le vol notamment, en fonction des conditions abiotiques (Fernando and Galbraith 1973; Zalom et al. 1980). Plusieurs études ont ainsi montré que de nombreux insectes parmi ces groupes pouvaient se disperser à plusieurs dizaines de mètres des bords de mares ou de rivières et ce à différents moments de la journée ou de la nuit, plusieurs mois dans l'année (Csabai et al. 2006; Boda and Csabai 2013). Du fait de difficultés d'identification, du manque de connaissances au sein de nos équipes et du temps important d'identification des insectes adultes, nous avons fait le choix de ne pas considérer ces individus dans les résultats d'émergence et de dispersion. Nous avons toutefois comptabilisé ces captures, pour les pièges à émergence notamment, dans une catégorie « Autres » largement dominée par ces petits coléoptères ainsi que par quelques petits hyménoptères terrestres (*i.e.* contamination extérieure). Il est possible que dans cette catégorie « Autres » figurent quelques Diptères aquatiques qui sont rencontrés également en rivières de milieu agricole en France mais en quantité bien inférieure (e.g. Ceratopogonidae, Limoniidae, Psychodidae, Simuliidae, Schäfer et al. 2007) et donc plus difficile à identifier dans les échantillons collectés. Cette catégorie « Autres » représentent respectivement en biomasse et abondance 58% et 47% des captures totales. 85% de cette biomasse a été capturée durant les mois de printemps et d'été.

Il est donc probable que l'apport en biomasse aquatique dans les écosystèmes terrestres soit sous-estimé dans notre étude. Celui-ci pourrait donner lieu, dans des études ultérieures, à des

recherches supplémentaires afin de préciser la présence de ces différents groupes qui sont, à notre connaissance très souvent oubliés dans les études aujourd'hui.

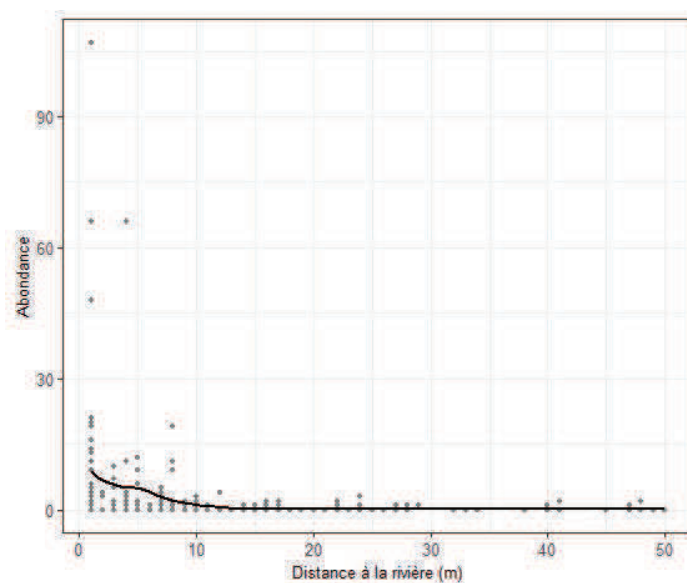


Figure 9 : Abondances de mégaloptères capturés, tous sites confondus, pendant les campagnes de capture 1 & 2 (avril-mai 2016). Une courbe moyenne de décroissance à la distance obtenue par régression locale (LOESS) est affichée en trait plein pour visualisation du patron de dispersion.



Illustration 11 : *Sialis lutaria* (Sialis de la vase) évoluant dans une ripisylve en milieu agricole (J. Raitif)

3.5.2 Biais potentiels de relevés entomologiques

Pour estimer le patron de dispersion des insectes aquatiques dans les terres, nous avons utilisé des pièges à interception collants. Ces pièges ont plusieurs avantages, notamment d'être non attractifs et relativement simples à déployer sur de nombreux sites et pour des périodes de collectes plus ou moins longues. Nous avons disposé ces pièges à 1m du sol afin d'obtenir des données comparables à ce qui était déjà publié dans la littérature scientifique. Quelques études ont néanmoins montré l'influence de la hauteur à laquelle est placé le piège sur la densité des insectes volants capturés. Ainsi Jackson and Resh (1989) ont observé que l'abondance de chironomidés était positivement corrélée à la hauteur de capture dans la ripisylve. Bien que nous n'ayons pas pu mettre en évidence de telle corrélation dans notre étude en fonction de la densité de la ripisylve, le modèle de dispersion que nous avons adopté pour les chironomidés en milieu agricole semble confirmer ce phénomène. En effet, ce modèle présente un surcroît de biomasse de chironomidés à 20/30 mètres de la rivière contrairement à la dispersion des autres taxons qui est exponentiellement décroissante. Ce phénomène peut s'expliquer par une première phase de dispersion active ascendante à l'émergence, pour se placer au sommet de la ripisylve, suivie d'une phase de dispersion passive horizontale et descendante. En effet, en journée, lorsque les vitesses de vent sont généralement plus importantes, il existe à proximité des arbres des turbulences entraînant des vents ascendants. Ces vents sont notamment impliqués dans les phénomènes de dispersion longue distance de graines d'arbres (Horn et al. 2001). Les chironomidés sont des insectes très légers et considéré comme des disperseurs « passifs ». Leur modèle de dispersion peut donc être assimilé à celui de graines et donc sous l'influence de tels phénomènes (Lewis 1967). Bien que peu d'études existent à ce sujet, il semble que les chironomidés soient à même de se déplacer en vol à plusieurs mètres au dessus des cultures (5 à 10m au dessus du sol, Kim et al. 2018) et que cette hauteur de vol puissent être associés à la hauteur de ripisylve (Didham et al. 2012). Ceci entrainerait donc une densité

d'insectes plus importantes sur les pièges à interception (proche du sol) éloignés de quelques dizaines de mètres de la ripisylve et à l'inverse inférieure à proximité des ripisylves. Mais cette densité capturée ne serait alors pas représentative de la réalité puisqu'à proximité de cette ripisylve, les insectes voleraient à plus haute altitude. Pour combler cette lacune expérimentale, il conviendrait par exemple d'effectuer des relevés entomologiques par capture d'insectes volants au moyen de drones et de filets tels qu'utilisés par Kim et al. (2018).

D'autres travaux montrent par ailleurs qu'il existe des événements de dispersion longue distance chez de nombreux insectes aquatiques. Kovats *et al.* (1996) ont par exemple montré que des Hydrophyschidae (Trichoptera) étaient capables de parcourir plusieurs kilomètres dans un paysage relativement ouvert. Ce phénomène a également été observé pour les chironomidés à plusieurs centaines de mètres d'une rivière en milieu agricole (Delettre and Morvan 2000). Mais les processus de dispersion à longues distances sont complexes à étudier par des piégeages classiques (*e.g.* piège à interception, tente Malaise). Il est en effet difficile de s'assurer qu'aucun autre milieu aquatique permanent (ruisseaux, mares) ou temporaire (*e.g.* flaques d'eau) n'ait pu être à l'origine d'émergence complémentaire. Un tel phénomène a pu se produire au cours de l'année 2017 dans notre étude. En effet, alors que les modèles de dispersion à décroissance exponentielle (avec ou sans maximum local) ont permis de modéliser la dispersion des insectes aquatiques présents entre avril 2016 et septembre 2016, les relevés d'abondance de chironomidés capturés en février/mars 2017 présentent un patron de dispersion très inhabituel sur la grande majorité des sites (Figure 10).

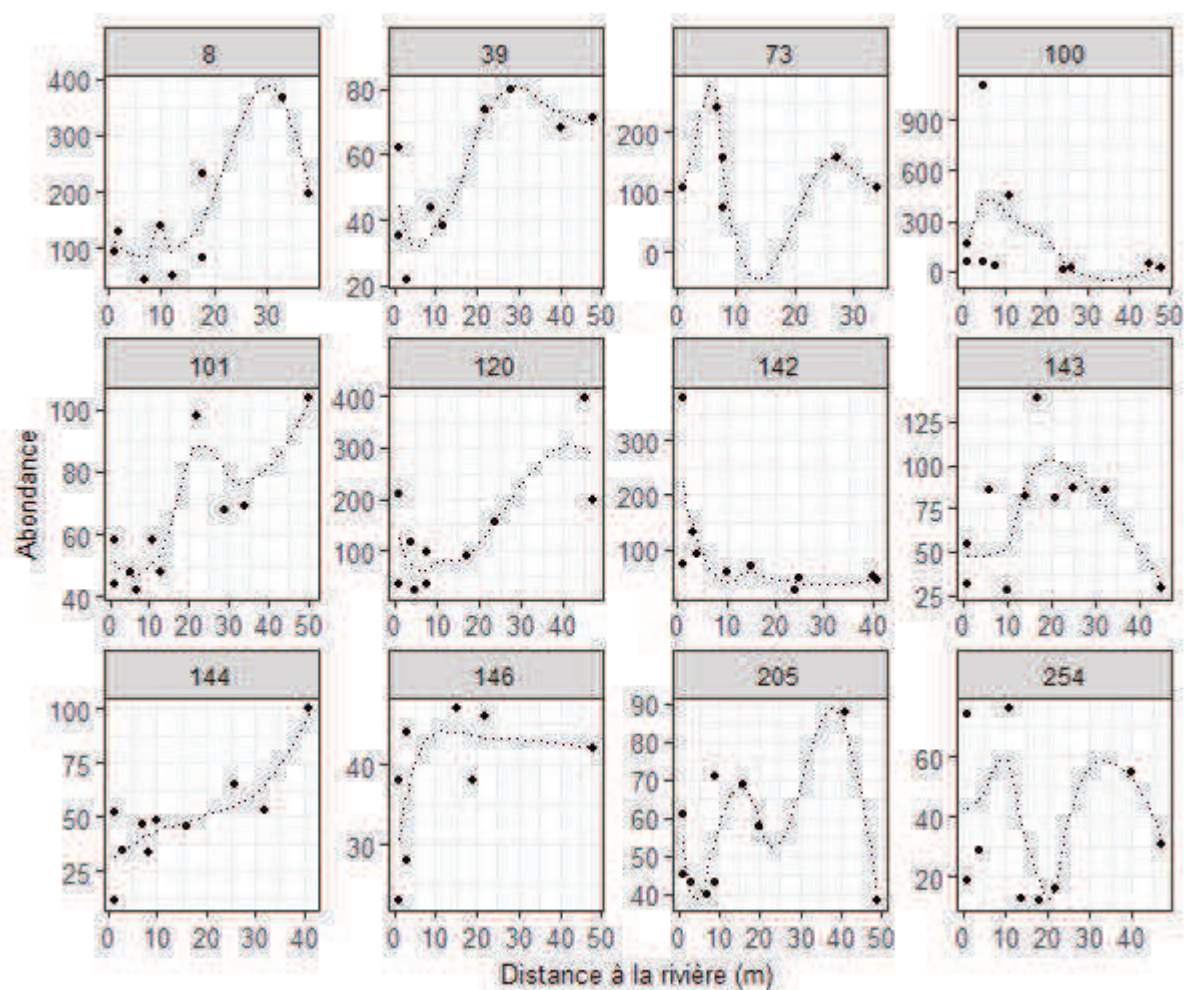


Figure 10 : Abondances de chironomidés capturés sur chaque site pendant la campagne de capture de mars 2017. En trait pointillée, la courbe moyenne d'abondance en fonction de la distance, obtenue par régression locale (LOESS) est affichée pour aider à la visualisation du patron de dispersion. Les échelles en ordonnées varient selon les sites en fonction de l'abondance observée.

Sur plusieurs sites, nous avons observé une augmentation ou une relative stagnation de l'abondance des chironomidés capturés en fonction de la distance à la rivière. Ce phénomène peut s'expliquer soit par (i) une dispersion plus lointaine et à plus haute altitude sur cette période du fait de vents forts notamment, soit par (ii) une émergence de chironomidés provenant de flaques d'eaux ou des fossés environnants. Des relevés météorologiques issus de la station météo Rennes/Saint-Jacques proche des sites d'étude révèlent que lors de la période de collecte (27 février au 09 mars 2017), plusieurs épisodes de vents forts (> 90 km/h) ont été

observés (Infoclimat 2018) appuyant ainsi l'hypothèse d'une dispersion longue distance plus importante pour les disperseurs passifs que sont les chironomides.



Illustration 12 : Sites de relevés sur la rivière Ise. En haut à gauche, la dispersion des insectes a été mesurée contre le vent dominant (soufflant de WNW à WSW en mars 2017). En bas à droite, la dispersion est mesurée dans le sens du vent dominant.

Deux sites de mesures différents, situés sur la même rivière à seulement 2km de distance (Illustration 12), présentent pourtant 2 profils de dispersion très différents en mars 2017 (Figure 10, sites 100 et 101). Cette différence pourrait s'expliquer notamment par une exposition très différente aux vents dominants des pièges à interception, puisque le piégeage a été réalisé sur ces sites face au vent dominant (site 100) ou dos au vent dominant (site 101). L'effet du vent sur la dispersion des chironomides est complexe à étudier puisqu'il peut comme nous le supposons favoriser la dispersion à longue distance des chironomides s'il sont portés par le vent. Toutefois de nombreux insectes, dont les chironomides, sont aussi connus pour volés préférentiellement lorsque les vent sont faibles notamment (Peng et al. 1992) pour

éviter cette exposition aux vents trop importants qui empêchent la formation de nuée pour leur reproduction. Ce qui peut expliquer que ce constat de dispersion amplifiée pour les chironomidés « poussés par le vent » n'est pas valable sur chacun des sites que nous avons étudiés.

Les jours précédents ces relevés, des pluies importantes ont également été enregistrées faisant suite à un hiver 2016/2017 particulièrement sec en Bretagne (Meteo France 2018). Ces pluies ont ainsi provoqué des crues et débordements de cours d'eau sur nos sites d'études (Agence de l'eau Loire-Bretagne 2017), engendrant localement des inondations des berges et des abords des cultures (observation personnelle). Cette situation a pu favoriser l'émergence au sein de milieux aquatiques temporaires (Frouz *et al.* 2013) que sont les flaques dans les champs ou les fossés à proximité. Cette contribution des milieux aquatiques temporaires à l'émergence d'insectes aquatiques est encore peu étudiée (*e.g.* pour les fossés, voir Armitage *et al.* 2003). Ils sont favorables notamment à des espèces d'insectes aquatiques ayant des cycles de vie rapides (quelques jours) pouvant tirer profit de ces milieux, tels que les chironomidés (Armitage *et al.* 1995). Par ailleurs, Carlson *et al.* (2016) ont montré que des niveaux d'humidité plus élevés sur les sols étaient également associés à des distances de dispersion plus importantes pour certains insectes aquatiques.

Des phénomènes abiotiques extrêmes ont donc pu être à l'origine de profils de dispersion totalement différents que nous avons observés à cette date entre nos différents sites. Ce phénomène n'ayant été observé que sur une seule période de capture, nous n'avons pas intégré ces données dans nos modèles moyens de dispersion des chironomidés. Pour préciser ces phénomènes plus exceptionnels, il conviendrait de mener des mesures de dispersion associée à des mesures de conditions abiotiques précises (*i.e.* sur chaque site) par l'utilisation de stations météo notamment pour caractériser les taux d'humidité au sol ou de l'air, ainsi que la force et la direction des vents dominants au moment des mesures. Là encore

l'utilisation de drone pour la capture d'insectes au moment de leur vol (Kim et al. 2018) est prometteuse puisque ces captures pourraient être associées à des mesures précises des conditions abiotiques au moment de l'expérimentation et ainsi mieux comprendre les facteurs déclencheurs et modifiant les capacités de vol de chacun des taxons capturés.

3.5.3 Variabilité spatiale sur l'ensemble du réseau hydrographique

Pour quantifier à l'échelle régionale les apports de matière organique dans les terres par la dispersion des insectes aquatiques, il convient de disposer d'estimations pour l'ensemble des milieux aquatiques permanents, *i.e.* lenticques et lotiques. Les patrons d'émergence et la dispersion d'insectes provenant d'écosystèmes lenticques n'ont pas été étudiés au cours de notre étude. Toutefois, certaines études montrent que ces milieux ont une grande importance au moins en terme de biodiversité (Williams *et al.* 2004 ; Ruggiero *et al.* 2008). Dans le cadre de cette thèse nous avons estimé les apports de biomasse aquatique dans les cultures aux abords des rivières d'ordre 3. Le réseau hydrographie du bassin agricole de l'étude (Ille-et-Vilaine) est relativement dense (1km de cours d'eau pour 1km² de terres, Direction régionale de l'environnement et Conseil régional 2000) et se compose d'un linéaire de ruisseaux et rivières d'ordre 1 à 5. Toutefois, les cours d'eau d'ordres 1 à 3 sont grandement majoritaires et représentent environ 90% du linéaire hydrographique (calculé d'après Pella *et al.*, 2012). Il paraît donc prioritaire d'estimer la part de biomasse apportée par les flux d'insectes aquatiques émergents depuis ceux-ci. Les premiers résultats de compositions des communautés d'insectes aquatiques adultes se dispersant près des berges des rivières d'ordre 1 à 3 sont présentés ci-après (Tableau 8, Figure 11).

Tableau 8 : Proportions d'insectes aquatiques capturés sur les pièges à interception à 1 mètre de la rivière sur les 4 campagnes de collectes de 2017. Les moyennes ($\pm$ écart type) ainsi que les gammes de valeurs [min-max] sont calculées en considérant tous les sites d'un même ordre de drainage.

Proportions moyennes des captures sur pièges à interception à 1m					
Ordres	Ephémères	Plécoptères	Trichoptères	Mégaloptères	Chironomidés
1	0.01 $\pm$ 0.05 [0 - 0.3]	0.02 $\pm$ 0.06 [0 - 0.25]	0.08 $\pm$ 0.2 [0 - 1]	0.14 $\pm$ 0.25 [0 - 0.97]	0.74 $\pm$ 0.29 [0 - 1]
2	0.06 $\pm$ 0.11 [0 - 0.57]	0.01 $\pm$ 0.03 [0 - 0.17]	0.05 $\pm$ 0.1 [0 - 0.41]	0.17 $\pm$ 0.28 [0 - 0.85]	0.72 $\pm$ 0.27 [0.14 - 1]
3	0.03 $\pm$ 0.06 [0 - 0.38]	0 $\pm$ 0.01 [0 - 0.09]	0.04 $\pm$ 0.09 [0 - 0.5]	0.12 $\pm$ 0.2 [0 - 0.93]	0.81 $\pm$ 0.2 [0.07 - 1]

Ces relevés permettent de mettre en évidence la variabilité de la composition des communautés capturées aux abords des rivières d'ordre 1, 2 et 3. Ainsi, les chironomidés dominant largement les communautés se dispersant vers les terres quel que soit l'ordre de drainage (Tableau 8). Lors du relevé du 3 avril 2017, pour les rivières d'ordres 1 et 2, l'abondance moyenne des mégaloptères capturés (69 et 64) est toutefois comparativement élevée (Figure 11). Pour les rivières d'ordre 3, elle est en moyenne de 42 individus par piège collant. Si l'on considère que l'efficacité de capture des communautés dispersantes par les pièges à interception est indépendante de l'ordre de drainage des rivières, nous pouvons en déduire que le flux de biomasse de mégaloptères des rivières d'ordre 1 à 2 est supérieur à celui des rivières plus larges d'ordre 3. En complément, les captures moyennes observées sur l'ensemble des sites pour les chironomidés sont plus importantes pour les rivières d'ordre 3, comparables pour tous les ordres de drainage chez les trichoptères et plus faibles chez les éphéméroptères dans les rivières d'ordre 1. Ces résultats préliminaires suggèrent que le flux aquatique se dispersant des ordres 1 et 2 est probablement du même ordre de grandeur que celui de l'ordre 3.

Contrairement à ce qui a été suggéré dans la synthèse menée par Gratton and Zanden (2009), les flux d'export de matières aquatiques des rivières de petites tailles (ordre 1 et 2) pourraient être supérieurs à ceux des rivières de taille moyenne (ordre 3) pour certains taxons (*e.g.* Mégaloptères). Des différences dans la composition des communautés dispersantes sont susceptibles par ailleurs de modifier le gradient de déposition de biomasse aquatiques en fonction de la distance à la rivière. Les rivières d'ordre 1 et 2 semblent dans le cadre de notre étude exporter plus de mégaloptères, une biomasse comparable en trichoptères, mais relativement moindre en éphémères et chironomidés. Mégaloptères et trichoptères présentent des patrons de dispersion vers les terres relativement similaires avec environ 50% de la biomasse qui se dépose autour de 5 mètres. L'impact sur le réseau trophique terrestre pourrait donc s'exprimer essentiellement à proximité des berges de ces petites rivières, lors de l'émergence de ces insectes (*i.e.* au printemps), et ce au profit de prédateurs susceptibles de profiter des insectes de grandes tailles (*e.g.* araignées, Stenroth et al. 2015). A l'inverse, les rivières d'ordre 3 sont caractérisées par des exports plus variés dans le temps et l'espace notamment grâce à la dispersion des chironomidés en plus grande quantité. Ces différents exports, s'ils sont assimilés par les réseaux trophiques terrestres, pourraient ainsi se caractériser par la présence de communautés de prédateurs terrestres significativement différentes notamment au printemps, en fonction de la largeur de la rivière, qu'il semblerait intéressant d'étudier.

3.5.4 Variabilité interannuelle

Le piégeage répété d'insectes volants tout au long de l'année a permis de mettre en évidence la forte variabilité du flux d'insectes aquatiques adultes vers le milieu terrestre. Une étude menée par Dreyer *et al.* (2015) près d'un lac en Islande a montré également que la variabilité interannuelle se traduisait par une différence d'un facteur 20 entre les années peu et très productives en émergence. La productivité secondaire des milieux aquatiques est en effet très

influencée par un ensemble de facteurs, tels que la disponibilité en nutriments et nourriture, la température de l'eau, la photopériode (Huryn and Wallace 2000). Des variabilités interannuelles des conditions météorologiques ont des impacts très forts sur l'abondance relative des communautés benthiques et émergentes. Dans le contexte actuel de réchauffement climatique, les phénomènes météorologiques extrêmes (fortes pluies, longues sécheresses) pourraient s'intensifier (Easterling *et al.* 2000) et entraîner une modification significative des patrons d'émergence des insectes aquatiques et de leur dispersion dans les écosystèmes terrestres selon les années (Larsen *et al.* 2016). La durée de ce travail de thèse ne nous a pas permis de réaliser une telle étude pluriannuelle. Nos résultats constituent néanmoins une première référence qui pourra par la suite être enrichie et comparée avec d'autres études réalisées en milieu agricole intensif.

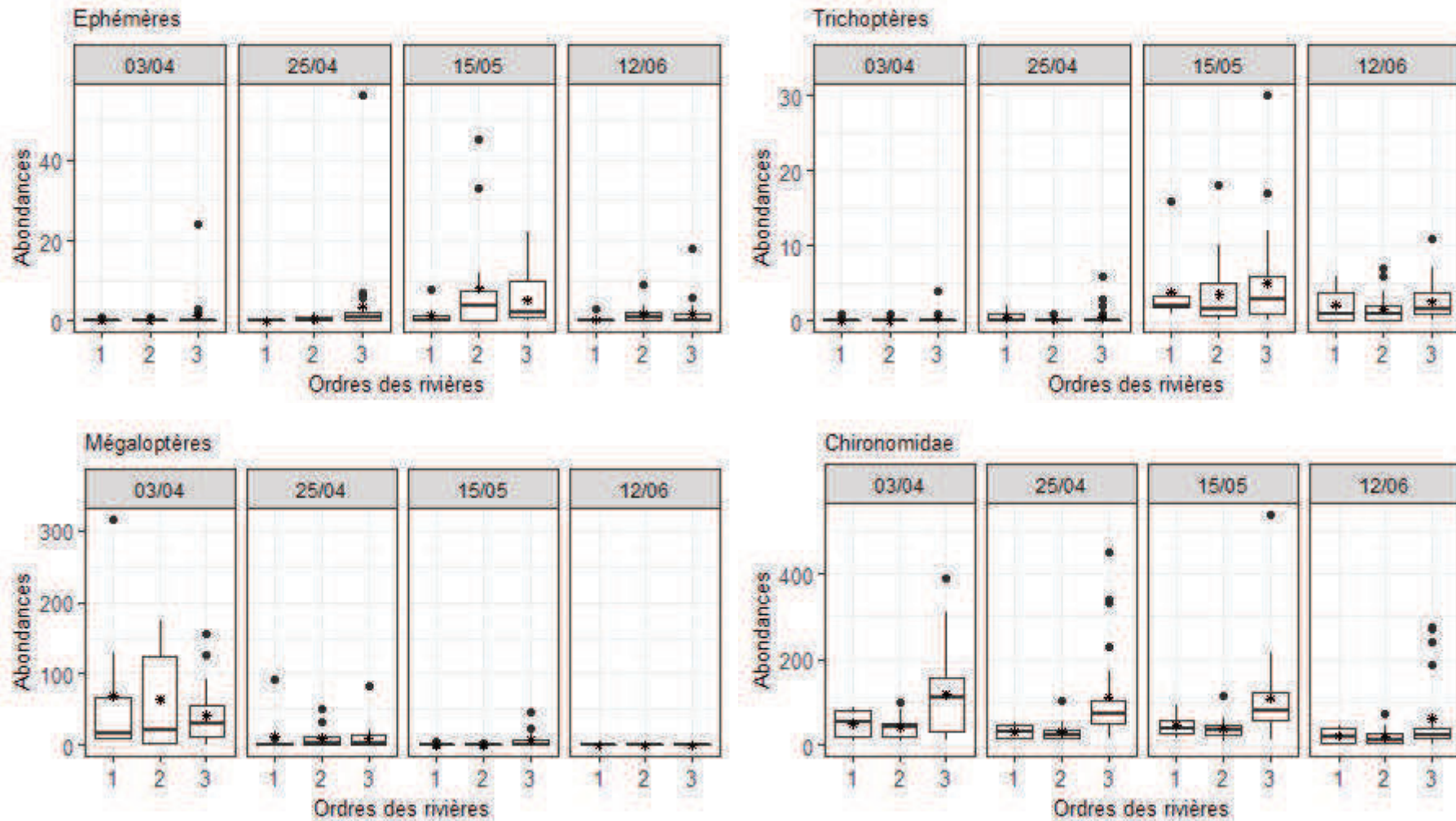


Figure 11 : Abondances moyennes capturées sur les pièges à interception en berge de 24 rivières durant 4 campagnes de collecte en 2017. Les valeurs sont regroupées par ordre de drainage. Les astérisques noirs représentent la moyenne. Les points noirs identifient les relevés *outliers*. L'échelle en abscisse est variable selon les groupes.

4 Contribution des écosystèmes aquatiques aux services écosystémiques dans les agroécosystèmes

4.1 Synthèse des connaissances actuelles

L'analyse de la littérature scientifique traitant de la biologie et de l'écologie des insectes aquatiques adultes ailés nous permet de dresser un panorama du rôle qu'ils peuvent jouer dans les écosystèmes terrestres. Par contributions directes ou par cascades trophiques, leur intégration dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres peut *in fine* se traduire par la fourniture de services écosystémiques (synthétisés sur la Figure 12). La revue bibliographique réalisée nous a permis d'identifier trois services écosystémiques potentiellement impliqués. Ainsi, par la consommation de nectar ou pollen (confirmée notamment pour les trichoptères, Petersson and Hasselrot 1994 ; mégaloptères, Villagomez and Contreras-Ramos 2017; plécoptères, Sato and Kato 2017) et la visite de fleurs (pour de nombreux diptères aquatiques, Kevan 1972; Hass *et al.* 2018), les insectes adultes aquatiques ailés peuvent participer directement au service de pollinisation. Cette pollinisation des plantes des zones ripariennes contribue également à maintenir une diversité floristique élevée bénéfique aux populations de pollinisateurs terrestres tels que les abeilles ou les syrphes (Diptera) (Cole *et al.* 2015; Stewart *et al.* 2017). Les insectes aquatiques constituent de plus des proies importantes pour des oiseaux et chauve-souris insectivores et pollinisateurs (Whelan *et al.* 2008; Kunz *et al.* 2011), renforçant ainsi indirectement le service de pollinisation. En second lieu, les insectes aquatiques adultes entrent également dans le régime alimentaire de nombreux prédateurs terrestres impliqués dans la régulation des ravageurs de cultures tels que les araignées et carabes (Stenroth *et al.* 2015) ou les oiseaux et chauve-souris (Maas *et al.* 2016). Enfin, la très grande majorité des insectes aquatiques qui ont émergés meurent dans le compartiment

terrestre (Jackson and Fisher 1986; Gray 1989; Huryñ and Wallace 2000), pouvant contribuer ainsi à la fertilisation des sols par l'apport de nutriments (azote et phosphore notamment) en quantité significative (Gratton and Zanden 2009).

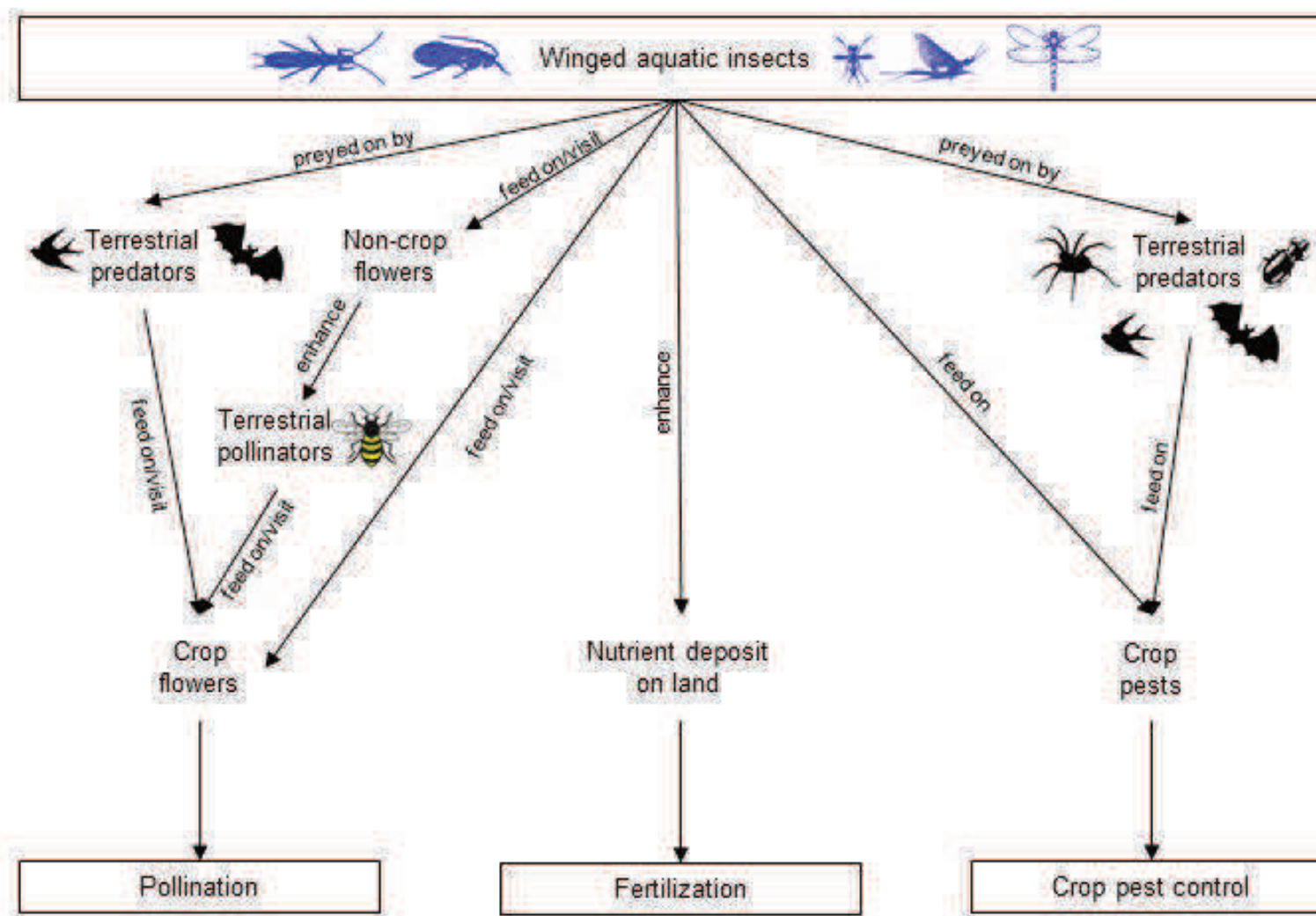


Figure 12 : Contribution potentielle des insectes aquatiques adultes ailés à 3 services écosystémiques

4.2 Les apports aquatiques liés aux insectes émergents en territoire agricole

Cette thèse apporte de nouvelles connaissances sur les apports de matière organique d'origine aquatique par la déposition d'insectes aquatiques adultes en territoire agricole, et permet de mieux appréhender leur rôle potentiel dans la fourniture de certains services écosystémiques dans les écosystèmes agricoles.

4.2.1 Soutien aux communautés d'ennemis naturels des ravageurs de culture

Nous avons montré que les flux d'insectes aquatiques constituaient potentiellement une source abondante de proies pour les prédateurs terrestres. Au-delà de la quantité, ces apports de matière aquatique concernent des éléments nutritifs particulièrement important pour certains prédateurs terrestres (*e.g.* acides gras). En milieu agricole, l'importance des abords de culture pour le maintien de la biodiversité et notamment les communautés d'ennemis naturels (EN) impliqués dans le service de régulation des ravageurs de culture (RC) a été largement démontrée (Landis *et al.* 2000). Dans le cadre de notre étude, nous avons montré que la déposition d'insectes aquatiques était abondante dès le printemps, notamment dans les bandes enherbées séparant cultures et rivières, à une période où la productivité secondaire terrestre est faible. Dans une synthèse sur l'importance des mouvements des EN entre habitats cultivés et pérennes, Wissinger (1997) a montré que le contrôle biologique des RC est plus efficace si les communautés d'EN ont eu accès à des ressources complémentaires avant de coloniser les cultures. Rand *et al.* (2006) ont par ailleurs confirmé cette observation en montrant l'importance des colonisations successives des habitats semi-naturels et cultivés par les EN en fonction de la disponibilité en ressources. Nos résultats suggèrent donc que l'apport de matière par la dispersion et le dépôt d'insectes aquatiques adultes est potentiellement une

ressource supplémentaire pour ces EN. De nombreuses recherches ont montré l'importance de la prédation des RC (*e.g.* pucerons) par les communautés d'EN tels que carabes et araignées (Diehl *et al.* 2013) dans les cultures céréalières en zone tempérée. Ces études conjecturent qu'une communauté d'EN riche et abondante est plus efficace pour réguler les populations de RC (Landis *et al.* 2000). Pour confirmer que l'apport d'insectes aquatiques dans les zones ripariennes est favorable à l'augmentation du service de régulation des ravageurs, un suivi de la variabilité spatiale et temporelle des communautés d'EN à proximité des rivières est requis. Des premiers éléments de réponse sont apportés par nos tests avec les pièges à fosse (Figures 13 et 14).

L'analyse de l'abondance et de la richesse spécifique des communautés de carabes piégées montrent une très faible variation en fonction des campagnes de piégeages. De plus il ne semble pas y avoir de relation avec la distance à la rivière, suggérant une absence de patrons communes entre biomasse d'insectes aquatiques déposés et abondance et richesse spécifique de la communauté de carabes présente. Ce constat peut notamment s'expliquer par des abondances de carabes particulièrement faibles dans les pièges à fosse comparativement à d'autres années dans des cultures similaires (voir par exemple Raitif 2015). L'année 2016 a été particulièrement déficitaire en pluviométrie en Bretagne (-40% en avril, -10% en mai, Météo France 2017) et le déficit d'humidité dans les sols a pu être responsable d'une mortalité des carabes (Lövei and Sunderland 1996).

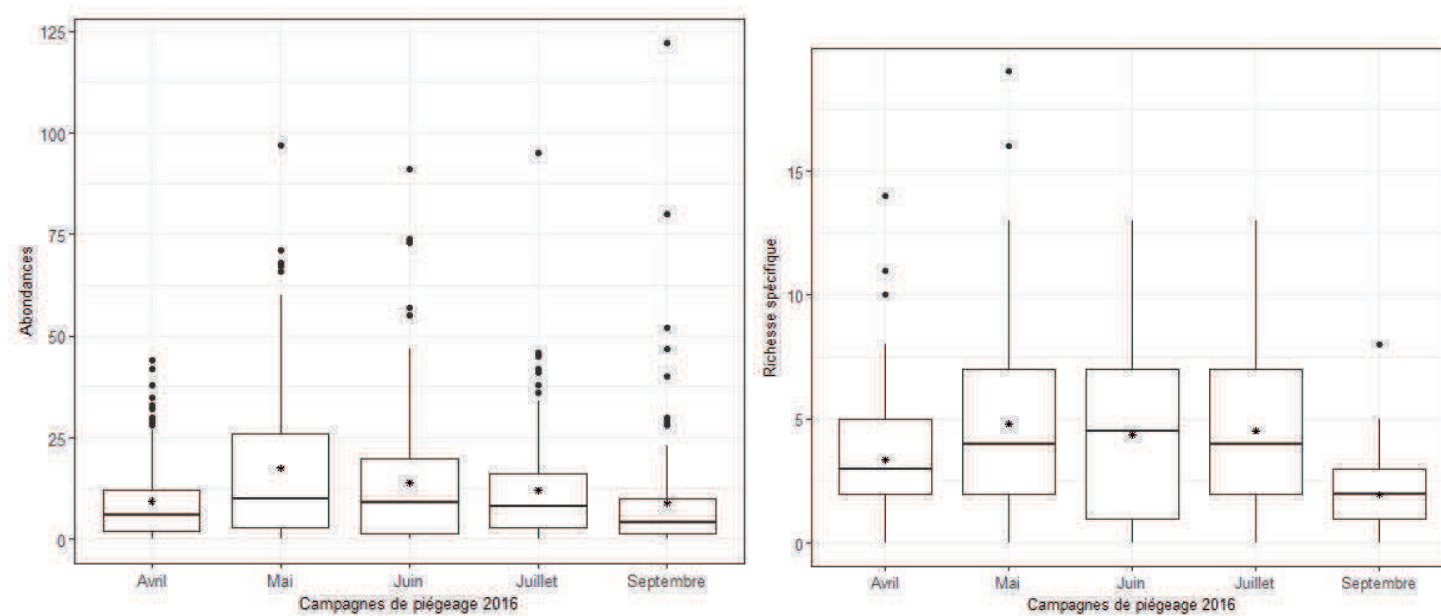


Figure 13 : Abondance (gauche) et richesse spécifique (droite) de coléoptères carabiques en fonction des campagnes de piégeage

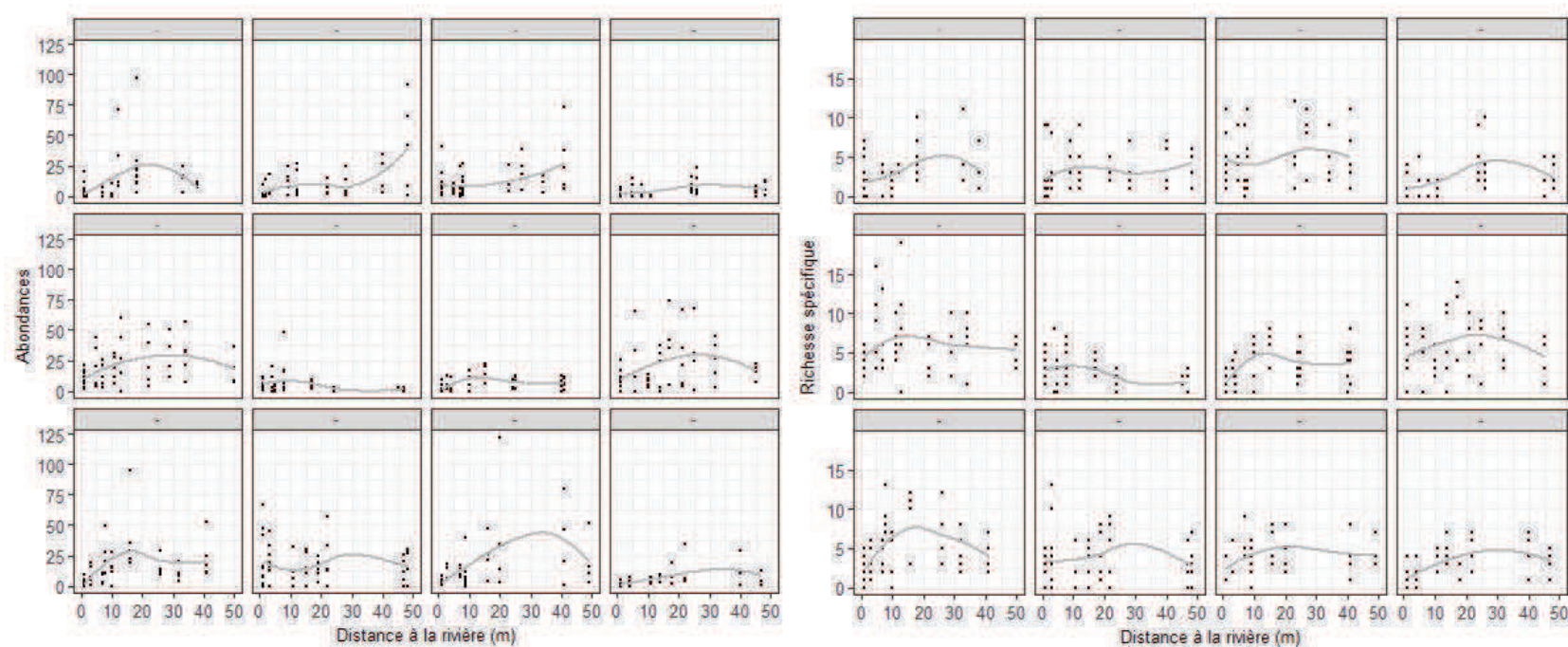


Figure 14 : Abondance (gauche) et richesse spécifique (droite) de coléoptères carabiques en fonction de la distance à la rivière sur l'ensemble des campagnes de piégeage. Chaque graphique représente un site d'étude.

Chez ces prédateurs généralistes l'adéquation entre la taille du prédateur et celle de la proie est souvent déterminante, les prédateurs étant généralement de taille plus grande que les proies (Woodward *et al.* 2005). Au printemps, nos résultats montrent que les écosystèmes terrestres des zones ripariennes reçoivent un apport de matière organique d'origine aquatique sous forme majoritairement d'individus de taille supérieure à 10mm (éphéméroptères, trichoptères et mégaloptères). En comparant milieux agricoles et milieux forestiers, Stenroth *et al.* (2015) ont montré que les zones ripariennes des milieux agricoles étaient dominées par des communautés de prédateurs (*e.g.* carabes) susceptibles de tirer profit des flux d'insectes aquatiques de petites tailles (*e.g.* petits diptères). A l'inverse celles des milieux forestiers étaient dominées par des communautés de prédateurs (*e.g.* araignées) pouvant se nourrir des insectes aquatiques de grandes tailles (*e.g.* plécoptères et trichoptères). Dans les bandes enherbées en bordures des rivières étudiées pour cette thèse, nos résultats suggèrent que les communautés d'EN potentiellement impactées pourraient être composées principalement d'araignées tisseuses de toiles pour les invertébrés (*e.g.* Linyphiidae, Stenroth *et al.* 2015) et d'oiseaux pour les vertébrés (Buchanan *et al.* 2006). A l'inverse, le flux régulier de chironomidés jusqu'à 100 mètres environ dans les cultures pourrait constituer un apport diffus et continu de proies complémentaires et dont l'influence est plus difficile à mettre en évidence par des suivis d'abondances ou de diversité des communautés d'EN tels que les carabes.

L'impact de cet apport sur le régime alimentaire des prédateurs opportunistes des cultures pourraient toutefois se mesurer par l'analyse des isotopes stables (Layman *et al.* 2012). Leur utilisation est fréquente pour décrire les liens trophiques, notamment en milieu aquatique (Peterson 1999). Toutefois, en milieu agricole intensif, le recours massif aux fertilisants organiques ou minéraux conduit à des signatures isotopiques peu différenciées entre milieux aquatiques et terrestres pour les isotopes du Carbone (C) et de l'Azote (N) fréquemment

utilisés. Doucett *et al.* (2007) ont démontré que l'utilisation des ratios d'isotopes de Deutérium (De) contenu dans les tissus est adaptée à la différenciation des sources aquatiques ou terrestres dans le régime alimentaire des consommateurs. Ce type d'étude nécessite au préalable de prendre en considération la contribution du Deutérium provenant de l'eau (et non pas de proies ingérées) dans les tissus des organismes aquatiques (Solomon *et al.* 2009). Dans une synthèse récente, Brett *et al.* (2018) observent que les résultats sont très sensibles à l'hypothèse initiale de contribution du Deutérium de l'eau, qui peut conduire à une surestimation significative de la contribution des apports allochtones terrestres dans les milieux aquatiques. L'option la plus crédible pourrait venir de l'utilisation de marqueurs moléculaires (Sheppard and Harwood 2005). Le principe repose sur la recherche des séquences moléculaires spécifiques aux insectes aquatiques (*e.g.* chironomidés, EPT, mégaloptères) chez les prédateurs potentiels. De telles séquences moléculaires commencent à être disponibles (exemple pour les chironomidés, Brodin *et al.* 2012). A ma connaissance, ce type d'approche n'a jamais été appliquée à l'étude de la prédation des insectes aquatiques par les EN en milieu agricole. Elle présente toutefois l'inconvénient de ne pouvoir que confirmer la présence de sources aquatiques dans le régime alimentaire des prédateurs terrestres sans permettre d'évaluer leur contribution réelle au régime alimentaire à la différence des ratios d'isotopes. L'évaluation de la contribution des apports d'insectes aquatiques dans les réseaux trophiques terrestres, notamment agricoles, se heurte donc encore aujourd'hui à des limites techniques qui semblent toutefois pouvoir être surmontées dans un futur proche, notamment si l'on en croit la publication récente de Deagle *et al.* (2018) sur le metabarcoding alimentaire.

4.2.2 Fertilisation des cultures

Autre service indispensable à l'agriculture, la fertilisation des sols a fait l'objet de nombreuses études notamment en lien avec les dégradations engendrées par les apports massifs d'engrais

chimiques (Matson *et al.* 1997). Face au constat de la perte de fertilité des sols et de l'appauvrissement de la biodiversité microbienne en zone d'agriculture intensive (Giller *et al.* 1997), il convient de se tourner vers un ensemble de solutions alternatives. La fertilisation des sols par le dépôt massif d'insectes et son impact sur les écosystèmes receveurs ont été étudiés dans les milieux naturels (synthèse réalisée par Landry and Parrott 2016). En milieu agricole intensif, l'apport de nutriments d'origines agricoles (minérale ou animale) est très important et conduit à des excédents annuels évalués par exemple à 16 Kg N ha⁻¹ de SAU en Ille-et-Vilaine (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2017). Cette valeur est nettement supérieure à nos estimations de dépôts de nutriments par les insectes aquatiques dans les terres agricoles pour les seules rivières d'ordre 3 : 0.1 à 0.5 kg N ha⁻¹ an⁻¹. Toutefois, des études ont montré que les nutriments apportés par les cadavres d'insectes étaient plus facilement assimilables et favorisaient l'activité microbienne des sols (revue par Hunter 2001). Bartels *et al.* (2012) ont de plus souligné que les apports aquatiques dans les réseaux trophiques terrestres ont une influence équivalente au flux réciproque malgré un volume d'échange bien inférieur, du fait d'une qualité supérieure des matières organiques d'origine aquatique. Il n'existe aujourd'hui à notre connaissance aucun travail scientifique portant sur l'influence des apports de nutriments d'origine aquatique en milieu agricole sur la vie microbienne des sols et notamment sur l'efficacité de l'assimilation de ces nutriments.

4.2.3 Maintien de la qualité de l'eau des rivières

Une conséquence directe de la sur-fertilisation des sols est la pollution azotée des écosystèmes terrestres et aquatiques par l'agriculture qui a un coût non négligeable pour la société.

Windolf *et al.* (2012) ont par exemple rapporté un chiffre pouvant atteindre 59 euros par Kg d'azote dans le cadre d'un projet de dépollution mené à l'échelle nationale au Danemark. En Ille-et-Vilaine, l'excédent d'azote d'origine agricole dans l'environnement est estimé autour

de 7300 tonnes N an⁻¹ en 2017 (estimée d'après Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne 2017). En comparaison, si nous considérons une productivité secondaire d'insectes aquatiques émergents pour l'ensemble du réseau hydrographique d'Ille-et-Vilaine (ordres 1 à 5, 6660 km linéaire, 24 km² en surface lotique, estimations basées sur Pella *et al.* 2012) en moyenne égale à celles des rivières d'ordre 3 que nous avons étudiées, nous obtenons un export d'azote par l'émergence d'insectes aquatiques de l'ordre de 20 Tonnes d'N an⁻¹ en considérant uniquement les éphéméroptères, trichoptères et chironomidés. Considérant l'état des pollutions en N des eaux de surface actuelles, cet export est minime puisqu'il représenterait environ 0.3 % en masse de l'excédent d'N agricole. Il serait toutefois équivalent à une économie de 1.2 M€ par an si l'on applique les coûts de dépollution mentionnés pour des projets Européens (Gren 2001; Windolf et al. 2012). Cette contribution financière au service d'épuration des eaux par l'émergence et la dispersion d'insectes aquatiques est sans doute sous estimée puisqu'elle ne considère pas l'ensemble des groupes d'insectes aquatiques communément rencontrés en milieu agricole (*e.g.* mégaloptères, odonates). Il existe par ailleurs dans les paysages agricoles une surface importante de milieux aquatiques lenticques (*e.g.* mares, étangs, lacs) non considérés dans cette étude. En Ille-et-Vilaine, leur surface combinée est estimée à 35 km² (estimation basée sur ® BDCARTO 2015, IGN), soit 50% plus importante que la surface occupée par le réseau hydrographique lotique de ce département (calculé d'après Pella *et al.* 2012). Dans ces milieux lenticques, le ratio *émergence:productivité secondaire* est en moyenne supérieur à celui des rivières de taille moyenne (*i.e.* d'ordre 3) et conduit ainsi à un dépôt de biomasse aquatique supérieur en milieu terrestre (Gratton and Zanden 2009). La prise en compte des écosystèmes lenticques est donc nécessaire en complément de notre étude pour évaluer l'influence globale des écosystèmes aquatiques sur la fourniture de services écosystémiques comme la dépollution de l'eau et la fertilisation au sein des agroécosystèmes.

4.3 Perspectives de recherche : compromis entre services

Les agroécosystèmes sont fournisseurs et dépendants d'un ensemble de services écosystémiques (Zhang *et al.* 2007). Ils reposent sur de nombreux processus écologiques nécessaires à leur fonctionnement parmi lesquels figurent la formation des sols, le cycle des nutriments, la pollinisation et la régulation des ravageurs notamment. En retour, ils contribuent à la production de nourriture, de fibres textiles, de carburants et de produits pharmaceutiques. Mais les pratiques agricoles intensives au sein de ces paysages sont également à l'origine de nombreux disservices tels que, par exemple, la pollution des ressources en eau, la réduction de la diversité et de l'abondance d'ennemis naturels et de pollinisateurs. Afin de nourrir l'humanité tout en préservant le fonctionnement des écosystèmes dans lesquels elle s'intègre, l'agriculture doit donc aujourd'hui s'appuyer sur et contribuer au maintien de l'ensemble des services écosystémiques tout en minimisant son impact sur la biodiversité. Des études récentes tentent de mettre en évidence les compromis et synergies d'expression de ces services au sein des paysages agricoles et conjecturent un rôle central à la structure du paysage. Par exemple, la pollinisation et la régulation des ravageurs par les ennemis naturels reposent grandement sur la capacité des vecteurs biologiques de ces services (*e.g.* insectes, oiseaux) à se déplacer entre habitats naturels et zones cultivées (Power 2010). La prise en compte de l'expression simultanée des services écosystémiques fournis par les rivières reste actuellement encore lacunaire (Hanna *et al.* 2017), notamment en milieu agricole. Ainsi, dans une analyse de l'expression d'un ensemble de services écosystémiques, Maskell *et al.* (2013) considère la richesse spécifique en invertébrés aquatiques uniquement comme un indicateur de la qualité de l'eau sans évaluer d'autres services potentiellement rendus.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons mis en évidence que la pression agricole à l'échelle du bassin versant et de celle du site influençait significativement l'abondance et la composition des communautés d'insectes aquatiques émergents et, potentiellement la fourniture de plusieurs services écosystémiques auxquels ils pourraient contribuer. De plus, la dynamique temporelle des émergences suggère une variation de leur contribution au fonctionnement des agroécosystèmes au cours du temps. Dans les bassins versants les plus intensifs (*i.e.* proportion de zones agricoles importantes et enrichissement élevé des rivières en nutriments), la production soutenue d'insectes de petite taille tout au long de l'année, se dispersant à grandes distances dans les terres, pourrait favoriser le maintien de communautés abondantes de prédateurs généralistes contribuant au service de régulation des ravageurs au sein des cultures. A l'inverse, dans des zones relativement moins impactées par l'agriculture intensive, nous avons mis en évidence une dispersion précoce dans la saison et à proximité immédiate des rivières d'insectes aquatiques de plus grandes tailles. Leur importante biomasse pourrait jouer un rôle essentiel dans l'alimentation d'autres prédateurs terrestres (*e.g.* araignées et oiseaux) fournissant un service de régulation en périphérie des cultures, et en apportant une contribution économique notable au maintien de la qualité de l'eau par l'extraction de nutriments en excès dans les milieux aquatiques. La mise en évidence du rôle de la structure de la végétation à l'échelle locale et du paysage sur la production et la dispersion de ces vecteurs biologiques de services en agroécosystèmes apporte également des éléments de réflexion pour une politique de gestion de la multifonctionnalité des paysages. A l'échelle locale, l'importance de la ripisylve pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques est abondamment documentée dans la littérature scientifique (synthétisé par Naiman and Décamps 1997). Elle impacte notamment l'interconnexion entre réseaux trophiques aquatiques et terrestres par son influence sur la composition des communautés aquatiques émergentes. De plus en hébergeant une multitude de prédateurs, elle

contribue à assurer le transfert de matière et d'énergie provenant des rivières vers les écosystèmes terrestres. Cependant, notre étude semble montrer qu'en restreignant la dispersion de certains insectes aquatiques adultes au corridor ou à proximité de celui-ci, elle s'oppose à l'intégration de la biomasse aquatique à plus grande distance dans les cultures. Les politiques de gestion des ripisylves au sein des paysages agricoles devraient donc intégrer les impacts potentiels sur plusieurs services écosystémiques encore peu étudiés aujourd'hui. Mais pour cela, il semble nécessaire aujourd'hui de mener des travaux plus précis prenant en compte la structure de la végétation à l'échelle du site (type de ripisylve, réseaux de haies en connection) et son influence combinée avec des paramètres environnementaux locaux (*e.g.* vent dominant, humidité, ensoleillement) sur l'émergence. De plus, le potentiel de dispersion des communautés d'insectes aquatiques ailés dans la matrice terrestre doit varier selon les espèces, leurs réserves énergétiques et leurs capacités de vol, ce qui reste à investir. A une échelle spatiale plus large, nos résultats suggèrent que des politiques de gestion du paysage visant par exemple à densifier les réseaux de haies entre les cultures (mesures agroenvironnementales des directives européennes, European Commission 2011) auront nécessairement des impacts sur la dispersion, notamment à longue distance, des insectes aquatiques ailés. L'impact potentiel de ces modifications du paysage sur les interactions trophiques aquatiques et terrestres et sur les services qui en découlent reste méconnu. La conduite d'études portant sur le régime alimentaire des prédateurs, notamment par métabarcoding alimentaire, évoluant au sein de cultures établies dans des paysages agricoles variés devraient apporter de nouvelles connaissances particulièrement intéressantes sur ce point. A l'image de l'étude menée par Maskell *et al.* (2013) quant à l'expression simultanée de plusieurs services écosystémiques en fonction de variables environnementales (*e.g.* proportion de zone cultivée, pluviométrie, pH du sol), il apparaît prometteur de réaliser le même type de travail dans le cadre des services fournis par les milieux aquatiques

continentaux (lentières et lotiques). Les premiers résultats apportés par cette thèse suggèrent par exemple de s'intéresser à l'expression des services de régulation des ravageurs et épuration de l'eau en fonction des niveaux d'intensification des pratiques agricoles et de structure de la végétation à différentes échelles spatiales.

5 Conclusion

Cette thèse a permis de reconsidérer l'importance des milieux aquatiques dans les écosystèmes agricoles. Longtemps assimilés à des réceptacles des surplus agricoles, par nos résultats et nos réflexions nous avons démontré que les écosystèmes lotiques, et probablement lentiques, peuvent également faire l'objet d'une attention particulière, eu égard le rôle fondamental qu'ils semblent pouvoir tenir dans la dynamique de fonctionnement des écosystèmes terrestres cultivés. En apportant des nouvelles données et connaissances sur la biomasse d'insectes aquatiques émergents et leur potentiel de dispersion et déposition dans les terres agricoles nous avons souligné leur contribution probable à plusieurs services écosystémiques indispensables dans une perspective de développement de modèle de production agroécologique. D'autres études sont dorénavant à mener pour compléter ces résultats en s'intéressant notamment à l'expression simultanée de ces services sous l'influence de facteurs environnementaux s'exprimant à différentes échelles spatiales et temporelles. Dans une démarche actuelle de développement de modèle agricole durable s'appuyant sur des processus écologiques naturels, ces résultats sont encourageants et ouvrent de nouvelles perspectives quant à la gestion du paysage pour tirer profit de ces services. Nous apportons par ailleurs de nouveaux éléments de réflexion sur la conciliation des activités humaines et du maintien de la biodiversité. En effet, une gestion du paysage et des processus naturels doit viser à tirer profit au maximum de ces services dans l'objectif d'optimiser la production agricole, mais sans éroder une biodiversité riche et utile pour l'agriculture. Décideurs, agriculteurs, gestionnaires, protecteurs de l'environnement, scientifiques et citoyens doivent ensemble décider du modèle d'agriculture à développer pour relever ce défi de taille qu'est celui de nourrir l'humanité actuelle sans réduire les chances qu'auront les futures générations de s'alimenter et de s'émerveiller des richesses offertes par la nature.

Références bibliographiques

- Agence de l'eau Loire-Bretagne (2017) Base de données de bassin : OSUR. <http://osur.eau-loire-bretagne.fr/exportosur/Accueil>. Accessed 1 Oct 2017
- Allan D, Erickson D, Fay J (1997) The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshw Biol* 37:149–161. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.d01-546.x
- Allan JD (2004) Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:257–284. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecosyst Environ* 74:19–31. doi: 10.1016/S0167-8809(99)00028-6
- Altieri MA, Trujillo J (1987) The agroecology of corn production in Tlaxcala, Mexico. *Hum Ecol* 15:189–220. doi: 10.1007/BF00888380
- Armitage PD, Cranston PS, Pinder LCV (eds) (1995) *The Chironomidae - Biology and ecology of non-biting midges*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Armitage PD, Szoszkiewicz K, Blackburn JH, Nesbitt I (2003) Ditch communities: a major contributor to floodplain biodiversity. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 13:165–185. doi: 10.1002/aqc.549
- Arnold TW (2010) Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. *J Wildl Manag* 74:1175–1178. doi: 10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x
- Bartels P, Cucherousset J, Steger K, et al (2012) Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology* 93:1173–1182
- Barton K. (2016) MuMIn: multi-model inference. R package version 1.15.6. <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Bates D, Maechler M., Boler B., Walker S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Baxter CV, Kennedy TA, Miller SW, et al (2017) Macroinvertebrate Drift, Adult Insect Emergence and Oviposition. In: *Methods in Stream Ecology, Volume 1*. Elsevier, pp 435–456
- Beketov MA, Kefford BJ, Schafer RB, Liess M (2013) Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proc Natl Acad Sci* 110:11039–11043. doi: 10.1073/pnas.1305618110
- Bellamy AR, Bauer JE, Grotoli AG (2017) Influence of land use and lithology on sources and ages of nutritional resources for stream macroinvertebrates: a multi-isotopic approach. *Aquat Sci* 79:925–939. doi: 10.1007/s00027-017-0542-3

- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol Evol* 18:182–188. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00011-9
- Biggs J, Williams P, Whitfield M, et al (2007) The freshwater biota of British agricultural landscapes and their sensitivity to pesticides. *Agric Ecosyst Environ* 122:137–148. doi: 10.1016/j.agee.2006.11.013
- Boda P, Csabai Z (2013) When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia* 703:133–147. doi: 10.1007/s10750-012-1350-3
- Bommarco R, Kleijn D, Potts SG (2013) Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol Evol* 28:230–238. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.012
- Borisova EV, Makhutova ON, Gladyshev MI, Sushchik NN (2016) Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake. *Contemp Probl Ecol* 9:446–457. doi: 10.1134/S199542551604003X
- Brett MT, Holtgrieve GW, Schindler DE (2018) An assessment of assumptions and uncertainty in deuterium-based estimates of terrestrial subsidies to aquatic consumers. *Ecology* 99:1073–1088. doi: 10.1002/ecy.2211
- Briers RA, Cariss HM, Geoghegan R, Gee JHR (2005) The lateral extent of the subsidy from an upland stream to riparian lycosid spiders. *Ecography* 28:165–170. doi: 10.1111/j.0906-7590.2005.04020.x
- Brittain JE (1982) Biology of Mayflies. *Annu Rev Entomol* 27:119–147. doi: 10.1146/annurev.en.27.010182.001003
- Brittain JE (1978) The Ephemeroptera of Øvre Heimdalsvatn. *Ecography* 1:239–254. doi: 10.1111/j.1600-0587.1978.tb00957.x
- Brochers HW (2018) pracma: Practical Numerical Math Functions. R package version 2.1.5.
- Brodin Y, Ejdung G, Strandberg J, Lyrholm T (2012) Improving environmental and biodiversity monitoring in the Baltic Sea using DNA barcoding of Chironomidae (Diptera). *Mol Ecol Resour* n/a–n/a. doi: 10.1111/1755-0998.12053
- Brooks SP, Gelman A (1998) General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *J Comput Graph Stat* 7:434–455. doi: 10.1080/10618600.1998.10474787
- Buchanan GM, Grant MC, Sanderson RA, Pearce-Higgins JW (2006) The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management: Moorland bird diets. *Ibis* 148:615–628. doi: 10.1111/j.1474-919X.2006.00578.x
- Burdon FJ, McIntosh AR, Harding JS (2013) Habitat loss drives threshold response of benthic invertebrate communities to deposited sediment in agricultural streams. *Ecol Appl Publ Ecol Soc Am* 23:1036–1047

- Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK (2016) Strong land-use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshw Biol* 61:848–861. doi: 10.1111/fwb.12745
- Cinotti B (1996) Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. *Rev. For. Fr.* XLVIII (6):547–562
- CLC (2012) Copernicus land monitoring services. <http://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2012>. Accessed 13 Jul 2016
- Cole LJ, Brocklehurst S, Robertson D, et al (2015) Riparian buffer strips: Their role in the conservation of insect pollinators in intensive grassland systems. *Agric Ecosyst Environ* 211:207–220. doi: 10.1016/j.agee.2015.06.012
- Collins SL, Belnap J, Grimm NB, et al (2014) A Multiscale, Hierarchical Model of Pulse Dynamics in Arid-Land Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:397–419. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091650
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199:1302–1310. doi: 10.1126/science.199.4335.1302
- Corbet PS (1964) Temporal Patterns of Emergence in Aquatic Insects. *Can Entomol* 96:264–279. doi: 10.4039/Ent96264-1
- Csabai Z, Boda P, Bernáth B, et al (2006) A “polarisation sun-dial” dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. *Freshw Biol* 51:1341–1350. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01576.x
- Cummins KW (1962) An Evaluation of Some Techniques for the Collection and Analysis of Benthic Samples with Special Emphasis on Lotic Waters. *Am Midl Nat* 67:477–504. doi: 10.2307/2422722
- Davies B, Biggs J, Williams P, et al (2008) Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agric Ecosyst Environ* 125:1–8. doi: 10.1016/j.agee.2007.10.006
- Davis JM, Rosemond AD, Small GE (2011) Increasing donor ecosystem productivity decreases terrestrial consumer reliance on a stream resource subsidy. *Oecologia* 167:821–834. doi: 10.1007/s00442-011-2026-9
- Deagle BE, Thomas AC, McInnes JC, et al (2018) Counting with DNA in metabarcoding studies: How should we convert sequence reads to dietary data? *Mol Ecol* 1–16. doi: 10.1111/mec.14734
- Deegan BM, Ganf GG (2008) The loss of aquatic and riparian plant communities: Implications for their consumers in a riverine food web. *Austral Ecol* 33:672–683. doi: 10.1111/j.1442-9993.2008.01834.x
- Delettire YR (1995) Heathland fires temporarily increase species diversity: an example in terrestrial Chironomidae (Diptera). *Landsc Urban Plan* 31:259–268. doi: 10.1016/0169-2046(94)01051-9

- Delettre YR, Morvan N (2000) Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshw Biol* 44:399–411. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00578.x
- Desender K, Dufrêne M, Loreau M, et al (eds) (1994) *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Didham RK, Blakely TJ, Ewers RM, et al (2012) Horizontal and vertical structuring in the dispersal of adult aquatic insects in a fragmented landscape. *Fundam Appl Limnol Arch Für Hydrobiol* 180:27–40. doi: 10.1127/1863-9135/2012/0243
- Diehl E, Sereda E, Wolters V, Birkhofer K (2013) Effects of predator specialization, host plant and climate on biological control of aphids by natural enemies: a meta-analysis. *J Appl Ecol* 50:262–270. doi: 10.1111/1365-2664.12032
- Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Bretagne (2017) *La Bretagne et ses départements*. <http://draaf.bretagne.agriculture.gouv.fr/La-Bretagne-et-ses-departements>. Accessed 25 Oct 2018
- Direction régionale de l'environnement, Conseil régional (2000) *La Bretagne, des hommes, un territoire: atlas de l'environnement en Bretagne : faits, chiffres et repères cartographiques*. DIREN Bretagne : Conseil régional de Bretagne, Rennes
- Doucett RR, Marks JC, Blinn DW, et al (2007) MEASURING TERRESTRIAL SUBSIDIES TO AQUATIC FOOD WEBS USING STABLE ISOTOPES OF HYDROGEN. *Ecology* 88:1587–1592. doi: 10.1890/06-1184
- Dreyer J, Townsend PA, Hook JCI, et al (2015) Quantifying aquatic insect deposition from lake to land. *Ecology* 96:499–509. doi: 10.1890/14-0704.1
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163–182. doi: 10.1017/S1464793105006950
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, et al (2000) Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289:2068–2074. doi: 10.1126/science.289.5487.2068
- Egler FE (1964) Pesticides - In our ecosystem. *Am Sci* 52:110–136
- Elliott JM (1996) *British freshwater Megaloptera and Neuroptera: a key with ecological notes*. Freshwater Biological Association, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria
- European Commission. (2011). Proposal for a regulation of the European Parliament and of the Council establishing rules for direct payments to farmers under support schemes within the framework of the common agricultural policy. *COM(2011) 625 final/2, Brussels*
- European Environment Agency (2015) *L'environnement en Europe: état et perspectives 2015 : synthèse*. Office des publications de l'Union européenne, Luxembourg

- Fernando CH, Galbraith D (1973) Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. *SIL Proc* 1922-2010 18:1564–1575. doi: 10.1080/03680770.1973.11899644
- Fochetti R, de Figueroa JMT (2008) Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. In: Balian EV, Lévêque C, Segers H, Martens K (eds) *Freshwater Animal Diversity Assessment*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 365–377
- Food and Agriculture Organization (2018) *The State of Food Security and Nutrition in the World 2018*. FOOD & AGRICULTURE ORG, S.I.
- Food and Agriculture Organization (2017) *World fertilizer trends and outlook to 2020*
- Friberg N, Skriver J, Larsen SE, et al (2009) Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication: Macroinvertebrate response to organic pollution and eutrophication. *Freshw Biol* 55:1405–1419. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02164.x
- Frouz J, Matěna J, Ali A (2013) Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *EJE* 100:459–465. doi: 10.14411/eje.2003.069
- Frouz J, Paoletti MG (2000) Spatial distribution of different life stages of one Dipteran community along hedgerow and field margin. *Landsc Urban Plan* 48:19–29. doi: 10.1016/S0169-2046(99)00074-2
- Fukui D, Murakami M, Nakano S, Aoi T (2006) Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *J Anim Ecol* 75:1252–1258. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x
- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, et al (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science* 320:889–892. doi: 10.1126/science.1136674
- Geiger F, Bengtsson J, Berendse F, et al (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl Ecol* 11:97–105. doi: 10.1016/j.baae.2009.12.001
- Gelman A., Hill J. (2007) *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge University Press
- Gelman A, Meng X-L, Stern H (1996) Posterior predictive assesment of model fitness via realized discrepancies. *Stat Sin* 6:733–760
- Giller KE, Beare MH, Lavelle P, et al (1997) Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3–16. doi: 10.1016/S0929-1393(96)00149-7
- Gladyshev MI, Kharitonov AY, Popova ON, et al (2011) Quantitative estimation of dragonfly role in transfer of essential polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems. *Dokl Biochem Biophys* 438:141–143. doi: 10.1134/S1607672911030094
- Gliessman SR (2015) *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*, Third edition. CRC Press/Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL

- Goudie AS, Middleton NJ (2001) Saharan dust storms: nature and consequences. *Earth-Sci Rev* 56:179–204. doi: 10.1016/S0012-8252(01)00067-8
- Gratton C, Denno RF (2003) Inter-Year Carryover Effects of a Nutrient Pulse on *Spartina* Plants, Herbivores, and Natural Enemies. *Ecology* 84:2692–2707. doi: 10.1890/02-0666
- Gratton C, Zanden MJV (2009) Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology* 90:2689–2699. doi: 10.1890/08-1546.1
- Gray LJ (1989) Emergence Production and Export of Aquatic Insects from a Tallgrass Prairie Stream. *Southwest Nat* 34:313–318. doi: 10.2307/3672158
- Greenwood MJ, Booker DJ (2016) Influence of hydrological regime and land cover on traits and potential export capacity of adult aquatic insects from river channels. *Oecologia* 180:551–566. doi: 10.1007/s00442-015-3462-8
- Greenslade PJM (1964) Pitfall Trapping as a Method for Studying Populations of Carabidae (Coleoptera). *J Anim Ecol* 33:301–310. doi: 10.2307/2632
- Gren I-M (2001) International Versus National Actions Against Nitrogen Pollution of the Baltic Sea. *Environ Resour Econ* 20:41–59. doi: 10.1023/A:1017512113454
- Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions: Multimodel inference. *J Evol Biol* 24:699–711. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Gücker B, Brauns M, Solimini AG, et al (2011) Urban stressors alter the trophic basis of secondary production in an agricultural stream. *Can J Fish Aquat Sci* 68:74–88. doi: 10.1139/F10-126
- Hagen EM, Sabo JL (2011) A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers: does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes? *Oecologia* 166:751–760. doi: 10.1007/s00442-011-1913-4
- Hanna DEL, Tomscha SA, Ouellet Dallaire C, Bennett EM (2017) A review of riverine ecosystem service quantification: research gaps and recommendations. *J Appl Ecol*. doi: 10.1111/1365-2664.13045
- Hass AL, Kormann UG, Tschardt T, et al (2018) Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc R Soc B* 285:20172242. doi: 10.1098/rspb.2017.2242
- Havik G, Catenazzi A, Holmgren M (2014) Seabird Nutrient Subsidies Benefit Non-Nitrogen Fixing Trees and Alter Species Composition in South American Coastal Dry Forests. *PLoS ONE* 9:e86381. doi: 10.1371/journal.pone.0086381
- Helfield JM, Naiman RJ (2006) Keystone Interactions: Salmon and Bear in Riparian Forests of Alaska. *Ecosystems* 9:167–180. doi: 10.1007/s10021-004-0063-5

- Hering D, Plachter H (1997) Riparian ground beetles (Coeloptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111:261–270. doi: 10.1007/s004420050234
- Herzon I, Helenius J (2008) Agricultural drainage ditches, their biological importance and functioning. *Biol Conserv* 141:1171–1183. doi: 10.1016/j.biocon.2008.03.005
- Hir PL (2015) Biodiversité, état des sols, pollution : l'environnement se dégrade en Europe. *Le Monde.fr*
- Horn HS, Nathan RAN, Kaplan SR (2001) Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecol Res* 16:877–885. doi: 10.1046/j.1440-1703.2001.00456.x
- Hradetzky R, Kromp B (1997) Spatial Distribution of Flying Insects in an Organic Rye Field and an Adjacent Hedge and Forest Edge. *Biol Agric Hortic* 15:353–357. doi: 10.1080/01448765.1997.9755209
- Hunter MD (2001) Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agric For Entomol* 3:77–84. doi: 10.1046/j.1461-9563.2001.00100.x
- Huryn AD, Wallace JB (2000) Life History and Production of Stream Insects. *Annu Rev Entomol* 45:83–110. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.83
- Hyndes GA, Nagelkerken I, McLeod RJ, et al (2014) Mechanisms and ecological role of carbon transfer within coastal seascapes: Carbon transfer within coastal seascapes. *Biol Rev* 89:232–254. doi: 10.1111/brv.12055
- Hynes HBN (1976) Biology of Plecoptera. *Annu Rev Entomol* 21:135–153. doi: 10.1146/annurev.en.21.010176.001031
- Infoclimat (2018) Climatologie mensuelle depuis 1900 pour les stations de France, observations archivées - Infoclimat. <https://www.infoclimat.fr/stations-meteo/analyses-mensuelles.php>. Accessed 12 Oct 2018
- Ivković M, Mičetić Stanković V, Mihaljević Z (2012) Emergence patterns and microhabitat preference of aquatic dance flies (Empididae; Clinocerinae and Hemerodromiinae) on a longitudinal gradient of barrage lake system. *Limnol - Ecol Manag Inland Waters* 42:43–49. doi: 10.1016/j.limno.2011.07.003
- Iwata T, Nakano S, Murakami M (2003) Stream Meanders Increase Insectivorous Bird Abundance in Riparian Deciduous Forests. *Ecography* 26:325–337
- Jackson JK, Fisher SG (1986) Secondary Production, Emergence, and Export of Aquatic Insects of a Sonoran Desert Stream. *Ecology* 67:629–638. doi: 10.2307/1937686
- Jackson JK, Resh VH (1989) Distribution and Abundance of Adult Aquatic Insects in the Forest Adjacent to a Northern California Stream. *Environ Entomol* 18:278–283. doi: 10.1093/ee/18.2.278

- Johnson RC, Jin H-S, Carreiro MM, Jack JD (2013) Macroinvertebrate community structure, secondary production and trophic-level dynamics in urban streams affected by non-point-source pollution. *Freshw Biol* 58:843–857. doi: 10.1111/fwb.12090
- Kennedy TL, Turner TF (2011) River channelization reduces nutrient flow and macroinvertebrate diversity at the aquatic terrestrial transition zone. *Ecosphere* 2:art35. doi: 10.1890/ES11-00047.1
- Kevan PG (1972) Insect Pollination of High Arctic Flowers. *J Ecol* 60:831. doi: 10.2307/2258569
- Kim HG, Park J-S, Lee D-H (2018) Potential of Unmanned Aerial Sampling for Monitoring Insect Populations in Rice Fields. *Fla Entomol* 101:330–335. doi: 10.1653/024.101.0229
- Kostecki C, Le Loc'h F, Roussel J-M, et al (2010) Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *J Sea Res* 64:54–60. doi: 10.1016/j.seares.2009.07.006
- Kovats Z, Ciborowski J, Corkum L (1996) Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshw Biol* 36:265–276. doi: 10.1046/j.1365-2427.1996.00087.x
- Kunz TH, Torrez EB de, Bauer D, et al (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci* 1223:1–38. doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Laeser SR, Baxter CV, Fausch KD (2005) Riparian vegetation loss, stream channelization, and web-weaving spiders in northern Japan. *Ecol Res* 20:646–651. doi: 10.1007/s11284-005-0084-3
- Lamberti GA, Resh VH (1983) Stream Periphyton and Insect Herbivores: An Experimental Study of Grazing by a Caddisfly Population. *Ecology* 64:1124–1135. doi: 10.2307/1937823
- Lancaster J (2013) *Aquatic entomology*, 1st ed. Oxford University Press, Oxford
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu Rev Entomol* 45:175–201. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.175
- Landry J-S, Parrott L (2016) Could the lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead to consequential landscape-scale effects? *Ecosphere* 7:e01265. doi: 10.1002/ecs2.1265
- Larsen S, Muehlbauer JD, Marti E (2016) Resource subsidies between stream and terrestrial ecosystems under global change. *Glob Change Biol* 22:2489–2504. doi: 10.1111/gcb.13182
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, et al (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545–562. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

- Leberfinger K, Bohman I, Herrmann J (2011) The importance of terrestrial resource subsidies for shredders in open-canopy streams revealed by stable isotope analysis. *Freshw Biol* 56:470–480. doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02512.x
- Lemly AD (1982) Modification of benthic insect communities in polluted streams: combined effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 87:229–245. doi: 10.1007/BF00007232
- Lewis T (1967) The horizontal and vertical distribution of flying insects near artificial windbreaks. *Ann Appl Biol* 60:23–31. doi: 10.1111/j.1744-7348.1967.tb05918.x
- Logan P, Brooker M (1983) The macroinvertebrate faunas of riffles and pools. *Water Res* 17:263–270. doi: 10.1016/0043-1354(83)90179-3
- Lövei GL, Sunderland KD (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu Rev Entomol* 41:231–256
- Lovett GM, Ruesink AE (1995) Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy moth frass. *Oecologia* 104:133–138. doi: 10.1007/BF00328577
- Lu YH, Canuel EA, Bauer JE, Chambers RM (2014) Effects of watershed land use on sources and nutritional value of particulate organic matter in temperate headwater streams. *Aquat Sci* 76:419–436. doi: 10.1007/s00027-014-0344-9
- Maas B, Karp DS, Bumrungsri S, et al (2016) Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes: Ecosystem services provided by tropical birds and bats. *Biol Rev* 91:1081–1101. doi: 10.1111/brv.12211
- Martin-Creuzburg D, Kowarik C, Straile D (2017) Cross-ecosystem fluxes: Export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Sci Total Environ* 577:174–182. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.10.156
- Maskell LC, Crowe A, Dunbar MJ, et al (2013) Exploring the ecological constraints to multiple ecosystem service delivery and biodiversity. *J Appl Ecol* 50:561–571. doi: 10.1111/1365-2664.12085
- Matson PA, Parton WJ, Power AG, Swift MJ (1997) Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277:504–509. doi: 10.1126/science.277.5325.504
- Mazoyer M, Roudart L (2006) *A History of World Agriculture: From the Neolithic Age to the Current Crisis*. NYU Press
- Melnichuk NA, Olfert O, Youngs B, Gillott C (2003) Abundance and diversity of Carabidae (Coleoptera) in different farming systems. *Agric Ecosyst Environ* 95:69–72. doi: 10.1016/S0167-8809(02)00119-6
- Météo France (2017a) Données Climatiques de la station de Rennes. source : <http://www.meteofrance.com/climat/france/rennes/35281001/normales>. Accessed 13 Nov 2017

- Meteo France (2018) Bilan climatique de l'hiver 2016-2017.
<http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2017/bilan-climatique-de-l-hiver-2016-2017#>. Accessed 12 Oct 2018
- Météo France (2017b) Bilan climatique de l'année 2016. In: Bilan Clim. Année 2016.
<http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2016/bilan-climatique-de-l-annee-2016>. Accessed 1 Oct 2018
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (ed) (2005) Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC
- Moore AA, Palmer MA (2005) Invertebrate Biodiversity in Agricultural and Urban Headwater Streams: Implications for Conservation and Management. *Ecol Appl* 15:1169–1177. doi: 10.1890/04-1484
- Morandin LA, Long RF, Kremen C (2014) Hedgerows enhance beneficial insects on adjacent tomato fields in an intensive agricultural landscape. *Agric Ecosyst Environ* 189:164–170. doi: 10.1016/j.agee.2014.03.030
- Mothiversen T, Thorup J (1987) Population dynamics and production of *Sialis lutaria* L. (Megaloptera) in the Danish River Suså. *Freshw Biol* 17:461–469. doi: 10.1111/j.1365-2427.1987.tb01067.x
- Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K (2014) How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95:44–55. doi: 10.1890/12-1628.1
- Nagasaka A, Nakamura F (1999) The influences of land-use changes on hydrology and riparian environment in a northern Japanese landscape. *Landsc Ecol* 14:543–556. doi: 10.1023/A:1008164123102
- Naiman RJ, Décamps H (1997) The ecology of interfaces: riparian zones. *Annu Rev Ecol Syst* 28:621–658. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.621
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133–142. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:166–170
- Negishi JN, Inoue M, Nunokawa M (2002) Effects of channelisation on stream habitat in relation to a spate and flow refugia for macroinvertebrates in northern Japan. *Freshw Biol* 47:1515–1529. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00877.x
- Newbold T, Hudson LN, Arnell AP, et al (2016) Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353:288–291. doi: 10.1126/science.aaf2201
- Nield CE (1976) Aspects of the biology of *Staphylinus olens* (Müller), Britain's largest Staphylinid beetle. *Ecol Entomol* 1:117–126. doi: 10.1111/j.1365-2311.1976.tb01212.x

- Noy-Meir I (1973) Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annu Rev Ecol Syst* 4:25–51. doi: 10.1146/annurev.es.04.110173.000325
- Odum EP (1969) The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 164:262–270. doi: 10.1126/science.164.3877.262
- Oerke E-C (2006) Crop losses to pests. *J Agric Sci* 144:31–43. doi: 10.1017/S0021859605005708
- Ostfeld RS, Keesing F (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends Ecol Evol* 15:232–237. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01862-0
- Paetzold A, Schubert CJ, Tockner K (2005) Aquatic Terrestrial Linkages Along a Braided-River: Riparian Arthropods Feeding on Aquatic Insects. *Ecosystems* 8:748–759. doi: 10.1007/s10021-005-0004-y
- Peckarsky BL (1994) Multiple Developmental Pathways of *Agnetina capitata* (Plecoptera: Perlidae) in a Temperate Forest Stream. *J North Am Benthol Soc* 13:19–29. doi: 10.2307/1467262
- Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N. (2012). Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux, Géomorphologie : relief, processus, environnement
- Peng RK, Sutton SL, Fletcher CR (1992) Spatial and temporal distribution patterns of flying Diptera. *J Zool* 228:329–340. doi: 10.1111/j.1469-7998.1992.tb04612.x
- Peterson BJ (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica* 20:479–487. doi: 10.1016/S1146-609X(99)00120-4
- Petersson E, Hasselrot A t. (1994) Mating and nectar feeding in the psychomyiid caddis fly *Tinodes waeneri*. *Aquat Insects* 16:177–187. doi: 10.1080/01650429409361553
- Pimentel D, Burgess M, Pimentel D, Burgess M (2013) Soil Erosion Threatens Food Production. *Agriculture* 3:443–463. doi: 10.3390/agriculture3030443
- Piscart C, Genoel R, Doledec S, et al (2009) Effects of intense agricultural practices on heterotrophic processes in streams. *Environ Pollut* 157:1011–1018. doi: 10.1016/j.envpol.2008.10.010
- Plummer M (2016) rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. R package version 4-6.
- Poepperl R (2000a) Benthic secondary production and biomass of insects emerging from a northern German temperate stream. *Freshw Biol* 44:199–211. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00558.x
- Poepperl R (2000b) The filter feeders *Hydropsyche angustipennis* and *H. pellucidula* (trichoptera: Hydropsychidae) in a Northern German lowland stream: Microdistribution, larval development, emergence pattern, and secondary production. *Limnol - Ecol Manag Inland Waters* 30:65–72. doi: 10.1016/S0075-9511(00)80046-8

- Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu Rev Ecol Syst* 289–316
- Polis GA, Strong DR (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. *Am Nat* 147:813–846. doi: 10.1086/285880
- Popova ON, Haritonov AY, Sushchik NN, et al (2017) Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. *Sci Total Environ* 581–582:40–48. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.01.017
- Power AG (2010) Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:2959–2971. doi: 10.1098/rstb.2010.0143
- Rabeni CF, Doisy KE, Zweig LD (2005) Stream invertebrate community functional responses to deposited sediment. *Aquat Sci* 67:395–402. doi: 10.1007/s00027-005-0793-2
- Raitif J (2015) Grasslands effect on biological control service in adjacent wheat fields. <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.1.1238.6647>
- Rand TA, Tylianakis JM, Tscharnkte T (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol Lett* 9:603–614. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x
- Richardson JS, Zhang Y, Marczak LB (2010) Resource subsidies across the land-freshwater interface and responses in recipient communities. *River Res Appl* 26:55–66. doi: 10.1002/rra.1283
- Ruggiero A, Céréghino R, Figuerola J, et al (2008) Farm ponds make a contribution to the biodiversity of aquatic insects in a French agricultural landscape. *C R Biol* 331:298–308. doi: 10.1016/j.crvi.2008.01.009
- Rundle SD, Bilton DT, Foggo A (2007) By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. *ResearchGate* 186–209
- Sabo JL, Power ME (2002) River-watershed exchange : effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[1860:RWEEOR]2.0.CO;2
- Sanzone DM, Meyer JL, Marti E, et al (2003) Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134:238–250. doi: 10.1007/s00442-002-1113-3
- Sato AAW, Kato M (2017) Pollination system of *Corylopsis gotoana* (Hamamelidaceae) and its stonefly (Plecoptera) co-pollinator. *Plant Species Biol* 32:440–447. doi: 10.1111/1442-1984.12178
- Schäfer RB, Caquet T, Siimes K, et al (2007) Effects of pesticides on community structure and ecosystem functions in agricultural streams of three biogeographical regions in Europe. *Sci Total Environ* 382:272–285. doi: 10.1016/j.scitotenv.2007.04.040

- Schindler DE, Smits AP (2017) Subsidies of Aquatic Resources in Terrestrial Ecosystems. *Ecosystems* 20:78–93. doi: 10.1007/s10021-016-0050-7
- Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, et al (2003) Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc R Soc B Biol Sci* 270:1905–1909. doi: 10.1098/rspb.2003.2469
- Schulz R, Bundschuh M, Gergs R, et al (2015) Review on environmental alterations propagating from aquatic to terrestrial ecosystems. *Sci Total Environ* 538:246–261. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.08.038
- Sheppard SK, Harwood JD (2005) Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator–prey food-webs. *Funct Ecol* 19:751–762. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01041.x
- Shieh S-H, Ward JV, Kondratieff BC (2003) Longitudinal changes in macroinvertebrate production in a stream affected by urban and agricultural activities. *Arch Für Hydrobiol* 157:483–503. doi: 10.1127/0003-9136/2003/0157-0483
- Smith RF, Alexander LC, Lamp WO (2009) Dispersal by terrestrial stages of stream insects in urban watersheds: a synthesis of current knowledge. *J North Am Benthol Soc* 28:1022–1037. doi: 10.1899/08-176.1
- Solomon CT, Cole JJ, Doucett RR, et al (2009) The influence of environmental water on the hydrogen stable isotope ratio in aquatic consumers. *Oecologia* 161:313–324. doi: 10.1007/s00442-009-1370-5
- Sponseller RA, Benfield EF, Valett HM (2001) Relationships between land use, spatial scale and stream macroinvertebrate communities. *Freshw Biol* 46:1409–1424. doi: 10.1046/j.1365-2427.2001.00758.x
- Stehle S, Schulz R (2015) Agricultural insecticides threaten surface waters at the global scale. *Proc Natl Acad Sci* 112:5750–5755. doi: 10.1073/pnas.1500232112
- Stenroth K, Polvi LE, Fältström E, Jonsson M (2015) Land-use effects on terrestrial consumers through changed size structure of aquatic insects. *Freshw Biol* 60:136–149. doi: 10.1111/fwb.12476
- Stewart RIA, Andersson GKS, Brönmark C, et al (2017) Ecosystem services across the aquatic–terrestrial boundary: Linking ponds to pollination. *Basic Appl Ecol* 18:13–20. doi: 10.1016/j.baae.2016.09.006
- Strahler AN (1952) Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *Geol Soc Am Bull* 63:1117. doi: 10.1130/0016-7606(1952)63[1117:HAAOET]2.0.CO;2
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2010) Invertébrés d'eau douce systématique, biologie, écologie. CNRS éd., Paris
- Thiele H-U (1977) Carabid Beetles in Their Environments. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg

- Twining CW, Brenna JT, Hairston NG, Flecker AS (2016) Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn. *Oikos* 125:749–760. doi: 10.1111/oik.02910
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, et al (1980) The River Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37:130–137. doi: 10.1139/f80-017
- Vickerman GP, Wratten SD (1979) The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in Europe: a review. *Bull Entomol Res* 69:1–32. doi: 10.1017/S0007485300017855
- Villagomez F, Contreras-Ramos A (2017) First records of adult feeding in Megaloptera (Corydalidae, Corydalinae) from Mexico and their possible relationship with the increase in life span. *Zootaxa* 4341:287. doi: 10.11646/zootaxa.4341.2.11
- Wagenhoff A, Townsend CR, Matthaei CD (2012) Macroinvertebrate responses along broad stressor gradients of deposited fine sediment and dissolved nutrients: a stream mesocosm experiment: *Sediment and nutrients in stream mesocosms*. *J Appl Ecol* 49:892–902. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02162.x
- Wallace JB, Gurtz ME (1986) Response of Baetis Mayflies (Ephemeroptera) to Catchment Logging. *Am Midl Nat* 115:25–41. doi: 10.2307/2425834
- Ward JV, Stanford JA (1982) Thermal Responses in the Evolutionary Ecology of Aquatic Insects. *Annu Rev Entomol* 27:97–117. doi: 10.1146/annurev.en.27.010182.000525
- Watanabe S (2013) A Widely Applicable Bayesian Information Criterion. *J Mach Learn Res* 14:867–897
- Wezel A, Soldat V (2009) A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *Int J Agric Sustain* 7:3–18. doi: 10.3763/ijas.2009.0400
- Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ (2008) Ecosystem Services Provided by Birds. *Ann N Y Acad Sci* 1134:25–60. doi: 10.1196/annals.1439.003
- Williams P, Whitfield M, Biggs J, et al (2004) Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol Conserv* 115:329–341. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00153-8
- Windolf J, Blicher-Mathiesen G, Carstensen J, Kronvang B (2012) Changes in nitrogen loads to estuaries following implementation of governmental action plans in Denmark: A paired catchment and estuary approach for analysing regional responses. *Environ Sci Policy* 24:24–33. doi: 10.1016/j.envsci.2012.08.009
- Wissinger SA (1997) Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for Biological Control in Annual Crop Systems. *Biol Control* 10:4–15. doi: 10.1006/bcon.1997.0543
- Wogram J, Liess M (2001) Rank Ordering of Macroinvertebrate Species Sensitivity to Toxic Compounds by Comparison with That of *Daphnia magna*. *Bull Environ Contam Toxicol* 67:360–367. doi: 10.1007/s001280133

- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, et al (2005) Body size in ecological networks. *Trends Ecol Evol* 20:402–409. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.005
- Yang LH (2006) Interactions between a detrital resource pulse and a detritivore community. *Oecologia* 147:522–532. doi: 10.1007/s00442-005-0276-0
- Yang LH, Bastow JL, Spence KO, Wright AN (2008) What Can We Learn from Resource Pulses. *Ecology* 89:621–634. doi: 10.1890/07-0175.1
- Zalom FG, Grigarick AA, Way MO (1980) Diel flight periodicities of some Dytiscidae (Coleoptera) associated with California rice paddies. *Ecol Entomol* 5:183–187. doi: 10.1111/j.1365-2311.1980.tb01140.x
- Zhang W, Ricketts TH, Kremen C, et al (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol Econ* 64:253–260. doi: 10.1016/j.ecolecon.2007.02.024

Annexes

Annexe 1

Article 1

From stream to land:
Ecosystem services provided
by stream insects to
agriculture

From stream to land: ecosystem services provided by stream insects to agriculture

Raitif Julien^{1,2}, Manuel Plantegenest², Jean-Marc Roussel^{1,3}

¹ INRA, Agrocampus-Ouest, Ecology and Ecosystem Health, 65 rue de Saint-Brieuc, Rennes, France

² IGEPP, Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes, Agrocampus Ouest, 65 rue de Saint Brieuc, Rennes, France

³ Management of aquatic ecosystems in agricultural watersheds, INRA, Agence Française pour la Biodiversité, Rennes, France

Abstract

The connection between aquatic and terrestrial habitats has increased scientific interest in ecological subsidies, focusing on how the transfer of matter and energy between adjacent ecosystems can modify the ecosystems functioning. Much attention has focused on subsidies associated with winged aquatic insects in pristine areas, but their existence and implications in agricultural landscapes are rarely considered. We reviewed current knowledge on the dominant types of winged stream insects involved in terrestrial ecosystem subsidizing and how agricultural practices can affect their communities. We compiled published data that illustrate the contribution of winged stream insects to ecological services in agroecosystems. Agricultural intensification has resulted in profound environmental modifications of streams and a decrease in large-bodied and sensitive taxa of Ephemera, Plecoptera and, to a lesser degree, Trichoptera orders, whereas more tolerant and small-bodied taxa of the Diptera order may increase. In return, these changes in stream invertebrate communities can modify the transfer of aquatic subsidies to agroecosystems. Winged stream insects can disperse up to 150 m from the stream bank, depending on species. They pollinate both wild and cultivated plants, fertilize the soil (depositing up to 12 mg N/m² per day) during emergence outbreaks and feed natural enemies of crop pests during crucial periods of the year. Promising evidence suggests that they can support the related ecosystem services (pollination, soil fertilization and crop pest control), indicating the need for further research. Another area of focus can include the influence of agricultural practices on the amount and type of emerging aquatic insects. Future research on aquatic subsidies in agricultural landscapes may provide new insights into the management and provision of ecosystem services to agriculture, while simultaneously ensuring the conservation of rich freshwater biodiversity for optimal ecosystem functioning.

Keywords: aquatic subsidies; agroecosystems; winged aquatic insects; pollination; soil fertilization; biological control

26 1 Introduction

27 In recent decades, ecologists have explored the interactions between entities (*e.g.* individuals
28 or groups of individuals) previously considered isolated from each other. A growing body of
29 literature has substantially expanded the theoretical background from populations to
30 communities, focusing notably on the influence of landscape heterogeneity on community
31 structure (Holt 1997). More recently, the concept of meta-ecosystems has emerged (Loreau *et al.* 2003), which is based on the assertion that adjacent ecosystems in heterogeneous
32 landscapes exchange matter and energy. Although ecology has identified the existence of such
33 transfers, they were ignored until recently. In the 19th century, the entomologist John Gould
34 (1804-1881) observed birds preying on dragonflies (*in* Ballinger and Lake 2006), and in the
35 early 20th century it was acknowledged that energy could cross ecosystem boundaries
36 (Summerhayes and Elton 1923). In the late 1970s, Odum *et al.* (1979) highlighted that
37 allochthonous inputs from an ecosystem could modify the functioning of the adjacent
38 recipient ecosystem, initiating a promising field of research in ecology. A pioneer study by
39 Polis *et al.* (1997) provided a theoretical basis, stating that the significance of allochthonous
40 inputs, also referred to as “subsidies”, was expected to vary according to autochthonous food
41 abundance in the receiving ecosystem, *i.e.* its productivity. Predicting the effects of subsidies
42 remains complex and depends on the type of subsidy, the trophic levels involved and the
43 amount of resources provided to the receiving food web (Marczak *et al.* 2007). Multiple case
44 studies from a wide diversity of ecosystems provide clear evidence that food webs are fueled
45 by subsidies (*e.g.* Jackson and Fisher 1986; Gray 1989; Polis and Hurd 1995; Dreyer *et al.*
46 2012; Havik *et al.* 2014).

48 Interconnections between land and water are common in many ecosystems (Larsen *et al.*
49 2015), and the connection between aquatic and terrestrial habitats has prompted scientific
50 interest. Until recently, most literature described how physical laws determined the transfer of

subsidies to aquatic ecosystems. For instance, riparian tree leaves falling in the water sustain the detrital pathway in heterotrophic headwater streams (Vannote *et al.* 1980). At the watershed scale, fertilizer leakage across agricultural landscapes affects primary production and aquatic food webs, and ultimately has subtle effects on nutrient cycling in streams (Roussel *et al.* 2014). Conversely, deposition of nutrient-rich sediments from streams to valleys during flooding supported the emergence of agriculture in the Fertile Crescent during the Neolithic (Mazoyer and Roudart 2006). In estuaries and marine coastal areas, benthic food webs are largely fueled by terrestrial organic subsidies conveyed by rivers (Kostecki *et al.* 2010), while tidal surges and wind can transfer huge amounts of marine inputs to terrestrial habitats (Hyndes *et al.* 2014).

Based on the assumed prominent role of physical laws in subsidy transfers, aquatic ecosystems have long been considered as passive receivers of terrestrial subsidies. This paradigm was challenged when Polis *et al.* (1997) emphasized the role of living organisms in the reciprocal transfer from aquatic to terrestrial ecosystems. Examples exist of terrestrial and avian predators foraging in aquatic ecosystems, which ultimately fertilize terrestrial ecosystems (*e.g.* Havik *et al.* 2014). Additionally, arthropods metamorphosing from aquatic larvae to aerial adults are suitable candidates for reciprocal transfers of matter and energy from water to land (Schulz *et al.* 2015). They are common in all aquatic ecosystems, disperse towards land as winged adults, and are involved in nutrient cycling and the functioning of food webs (Baxter *et al.* 2005). Some studies have identified the important role of adult aquatic arthropods in the diet of terrestrial carabids (Hering and Plachter 1997), spiders (Paetzold *et al.* 2005), birds (Nakano and Murakami 2001) and lizards (Sabo and Power 2002). Recently, the meta-analysis by Bartels *et al.* (2012) highlighted that even though the mass of aquatic subsidies to land is lower than the reciprocal mass of terrestrial subsidies, their average contributions to the functioning of receiving food webs appeared to be similar.

Differences in the quality of subsidies could explain this unexpected result; aquatic insects are nutrient-rich, especially in nitrogen (N) and lipids, whereas freshwater receives mainly carbon-rich detrital organic matter (OM) from terrestrial plants.

Despite increasing evidence about the ecological importance of aquatic subsidies in terrestrial ecosystems, studies have focused mainly on forests and grasslands. Even though freshwater ecosystems are widespread in agricultural landscapes, the possible roles of aquatic subsidies are rarely considered. Depending on the aquatic species and its behavior as a winged adult in agroecosystems, they may support services to agriculture. This article aims to present the dominant types of winged aquatic insects involved in terrestrial ecosystem subsidizing and how agriculture can influence the magnitude of these subsidies through its impacts on aquatic communities. Our analysis focuses on streams due to their prevalence and extended interfaces with croplands and pastures. We chose to highlight the contribution of stream arthropods to three major ecosystem services to agriculture – pollination, fertilization and biocontrol – and to assess it from data available in the literature.

2 *Effects of agriculture on stream insect communities*

The composition of stream insect communities varies among streams and from headwater tributaries to downstream sections, as a function of the habitats and food sources available (Vannote *et al.* 1980). In agricultural streams, most taxa with a winged adult stage are reported to belong to the following orders: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (referred to as EPT) and Diptera. Inland dispersal of adult aquatic insects depends on their morphology and feeding and reproductive behaviors and thus differs greatly among orders (Muehlbauer *et al.* 2014). In the following sections, we emphasize how agricultural practices alter stream invertebrate composition and, in return, can modify the amount and quality of winged aquatic insects transferred to agroecosystems.

2.1 Organic matter, nutrients and pollution

The multiple energy pathways that flow in aquatic food webs, *i.e.* autotrophy and heterotrophy, depend on the availability of basal sources for primary consumers and higher-level predators through bottom-up effects. Heterotrophy dominates in narrow, light-limited headwater streams, where a significant portion of OM comes from riparian tree leaves, even though algae provide consumers with essential amino acids and fatty acids (Brett *et al.* 2017). The contribution of autotrophy likely increases downstream in larger, open water streams, where aquatic primary productivity increases (algae, macrophytes) before being hampered further downstream in more turbid water, where heterotrophy is enhanced by fine particles from terrestrial runoff (Vannote *et al.* 1980). Stream invertebrates, especially primary consumers, can be classified into functional groups according to the nature of OM they feed on. Along the upstream-downstream continuum, invertebrate communities tend to gradually shift from shredders and grazers in headwaters to filter-feeders and collector/gatherers in larger streams (Lancaster 2013).

Human activities that modify watershed vegetation and land cover influence the quantity and quality of basal carbon sources in streams. Lu *et al.* (2014) reported that land use significantly altered the nutritional value of OM (estimated from lipid concentration). Bellamy *et al.* (2017) highlighted how these changes in basal feeding sources due to agricultural pressure influenced aquatic macroinvertebrates differently according to their functional feeding group (FFG). Notably collector/gatherers (*Ephemera* mayflies) were more reliant on terrestrial and soil OM in agricultural landscape, a shift imputed to increased sedimentation. Deegan and Ganf (2008) showed how loss of riparian vegetation could significantly constrain shredder communities in Australian streams *via* the collapse of an adequate food source.

Anthropogenic inputs of nutrients from agricultural fertilizers have increased greatly over the past century in nearly all parts of the world (Galloway *et al.* 2008). Nutrient concentrations

have increased in streams, stimulating the autotrophic energy pathway. A large amount of literature illustrates how benthic invertebrate communities are subsequently altered *via* bottom-up transfers within aquatic food webs; however, multiple outcomes are reported. Davis *et al.* (2011) showed a two-fold increase in stream secondary production after 5 years of experimental addition of nutrients. They observed that larger Trichoptera emerged from the stream but were not more abundant. Cross *et al.* (2006) reported that benthic invertebrate biomass significantly increased after 2 years of enrichment of a headwater stream, but with a magnitude depending on the FFG. More recently, Raitif *et al.* (2018) studied 12 streams located in an intensive agricultural landscape. They reported that the proportion of agricultural land and ammonium concentration in water influenced significantly and positively the emerging drymass of Chironomidae while decreasing that of Ephemeroptera.

Intensification of agricultural practices has resulted in a large increase in pesticide use, which has been clearly identified as a major stressor for many aquatic species. They show contrasting susceptibility to pesticides, related in particular to life-cycle traits such as generation time and the presence of sensitive aquatic stages during pesticide exposure, as proposed by Liess and Von Der Ohe (2005). Analyzing the effect of agricultural pesticides on the taxa richness of stream invertebrates in 72 sites in Europe and Australia, Beketov *et al.* (2013) found a decrease up to 42% in family richness between uncontaminated and highly contaminated streams. Following the species-at-risk (SPEAR) method, which estimates the sensitivity of aquatic invertebrates to pesticide exposure, Plecoptera and Ephemeroptera are considered more sensitive taxa than Diptera and Trichoptera (Wogram and Liess 2001).

2.2 *Water temperature, flow and substrate*

Water temperature is a major driver of insect biology in freshwater ecosystems because it directly affects insect metabolism (Vannote and Sweeney 1980). Eurythermal species can develop under a wide range of temperatures, unlike stenothermal species (Ward and Stanford

1982). Several processes, in connection with air temperature and climate at a large continental scale, explain the variation in water temperature, as do local influences, including groundwater exchanges and shade (reviewed by Webb *et al.* 2008). Nagasaka and Nakamura (1999) estimated that agricultural intensification in Japan since 1945, especially clearing of riparian vegetation and river channelization (the widening and deepening of a river channel), had increased the maximum temperature of some rivers from 22°C to 28°C.

Shifts in aquatic invertebrate community composition are frequently associated with an increase in stream temperatures, especially for stenothermal EPT families (Sponseller *et al.* 2001; Haidekker and Hering 2008). Sponseller *et al.* (2001) observed that aquatic macroinvertebrate diversity was negatively correlated with stream temperature, since eurythermal taxa such as chironomids dominate in warmer streams. A similar pattern was also reported by Kiffney *et al.* (2003) who found more chironomids in sites with narrow riparian vegetation, more light and higher water temperatures. However, when temperature stays inside the tolerance limits, warmer temperature can enhance the emerging drymass of Trichoptera and Ephemeroptera (Raitif *et al.* 2018).

The effect of increasing temperature after the clearing of riparian vegetation may be further exacerbated by global warming, which increases the threat to cold-stenothermal taxa. In their review of 297 sites in the western United States (U.S.), Poff *et al.* (2010) showed that the expected increase in temperature by the end of the 21st century could replace many cold-stenothermal taxa, especially those in the Plecoptera order, with eurythermal species of Diptera and Trichoptera, potentially resulting in profound consequences for stream ecology.

Habitat conditions in streams also influence invertebrate communities, especially hydraulic conditions and the type of substrate. For instance, floods and droughts exert pressures that select morphological, physiological or behavioral traits of aquatic insects in response to these perturbations (Bunn and Arthington 2002). Regulating river discharges, in connection with

hydroelectricity production, water supply or irrigation, can decrease aquatic insect diversity, especially by reducing habitat diversity, food availability and affecting thermal regime. Low taxa richness is often observed in regulated rivers, promoting chironomids and other flexible taxa such as certain Ephemerellidae at the expense of other sensitive mayflies (Heptageniidae) (Brittain and Saltveit 1989; Munn and Brusven 1991). At local scales, the succession of pool and riffle habitats hosts multiple assemblages of macroinvertebrates (Brown and Brussock 1991). Ephemeroptera and Trichoptera are generally more abundant in riffle habitats, whose larger substratum particles provide foraging sites for grazers and filter feeders in these orders. Conversely, burrowers and collector/gatherers of the Diptera order (*e.g.* chironomids) prevail in pools, where water velocity is low and the substratum is fine sediment (Logan and Brooker 1983). Channelization alters water flow and aquatic habitat heterogeneity. In a study along the Rio Grande River in New Mexico, U.S., Kennedy and Turner (2011) found that channelization reduced the density and diversity of aquatic macroinvertebrates and resulted in outbreaks of chironomids and a loss of mayflies. In most agricultural areas, river channels have been reshaped to facilitate crop irrigation and reduce flooding risks. The resulting loss in aquatic habitat heterogeneity induces a decrease in macroinvertebrate species abundance and diversity. Negishi *et al.* (2002) highlighted that the decrease in bottom invertebrate shelters in a channelized section of a stream endangers community recovery after flood episode, resulting in a lower density of macroinvertebrates than in natural sections. Altering stream morphology has a strong influence on the hyporheic zone, where most aquatic invertebrates seek refuge during hydrological disturbances (Dole-Olivier 2011).

The silting of streams, often observed in agricultural landscapes following clearing of terrestrial vegetation, can also influence aquatic macroinvertebrate assemblages greatly (Allan 2004). Excess sediment loads in stream beds, resulting from greater terrestrial surface runoff, clog vital habitats for many aquatic insects, which significantly reduces the relative

abundance of sensitive EPT taxa (Burdon *et al.* 2013). By altering food availability, they also constrain aquatic insects to different degrees as a function of their FFG. Several studies show that siltation decreases filter-feeding and grazer taxa density and diversity, especially EPT taxa (Lemly 1982, Wagenhoff *et al.* 2011). Conversely, collectors/gatherers that burrow in silt can benefit from fine sediments, especially chironomids (Lemly 1982, Rabení *et al.* 2005).

3 *Effects of agriculture on stream insect subsidies*

As illustrated in section 2, much evidence suggests that agricultural practices significantly influence stream invertebrate communities and that Diptera species, especially chironomids, often become dominant in agricultural landscapes at the expense of EPT species (Figure 1). Few reliable studies exist that extend this finding to winged adults, and the consequences of agricultural practices on the magnitude of stream insect subsidies are not yet clearly established. However, recent studies demonstrated that agriculture influences the magnitude of aquatic exports and their assimilation in the terrestrial food web.

3.1 *Modification of the flux of aquatic subsidies*

Greenwood and Booker (2016) highlighted that agricultural intensification in watersheds in New Zealand resulted in a significant increase in the density of stream larvae species that become terrestrial winged adults. The authors also showed a shift towards smaller invertebrates with greater adult dispersal abilities, suggesting potentially greater export of aquatic insects toward land. Similarly, Stenroth *et al.* (2015) showed that land use can influence the size of the assemblage of emerging insects, with small aquatic insects being more abundant in agricultural areas. However, they did not observe changes in the biomass of aquatic subsidies. In Sweden, Carlson *et al.* (2016) found more winged aquatic insects near agricultural streams than near forested streams, especially small Diptera taxa (Chironomidae). In France, Delettre and Morvan (2000) studied chironomid dispersal and concluded that it was

restricted to stream corridors with dense riparian vegetation, whereas long-distance flights over terrestrial landscapes were observed from more open agricultural streams. Raitif *et al.* (2018) highlighted the role of agriculture in the amount of insect biomass emerging from small streams, and they estimated that aquatic drymass deposit on lands could range between 0.9 and 4.5 kg ha⁻¹ year⁻¹ in the vicinity of these streams.

3.2 *Cascading effects on terrestrial communities*

Riparian predators are key organisms because they facilitate the transfer of aquatic secondary production to terrestrial food webs. The diet of certain arthropod species, including carabids, staphylinid beetles and spiders (Paetzold *et al.* 2005), as well as insectivorous birds (Iwata *et al.* 2003), may include a large proportion of emerging aquatic insects during part of the year. Some evidence suggests that the heterogeneity of stream and riparian habitats has a strong influence on riverine predators. Laeser *et al.* (2005) estimated that the abundance of spiders that feed on aquatic insects along streams decreased by 70% after riparian vegetation was removed and agricultural practices straightened the channel. This was attributed to the loss of suitable riparian habitat for web-weaving spiders and a potential decrease in aquatic insect emergence resulting from channelization. Iwata *et al.* (2003) also described the potential detrimental effect of channelization and demonstrated that the loss of meanders in stream channels decreased the abundance of aquatic insects and insectivorous birds that prey on them. Carlson *et al.* (2016) reported that abundance of adult aquatic insects decreased more rapidly away from stream banks in open agricultural streams than away from those of forest streams. These results suggest that riparian vegetation can significantly modify the flux of subsidies from aquatic to terrestrial ecosystems. Moreover, many riparian predators such as birds (Buchanan *et al.* 2006) or spiders (Nentwig 1980) are size selective when preying on aquatic insects. Stenroth *et al.* (2015) highlighted that a greater abundance of small-bodied insects (*e.g.* Nematocera) emerging from agricultural streams was associated with greater

abundance of riparian carabid beetles and linyphiid spiders. Therefore, the changes in aquatic and riparian habitats, along with agricultural practices, can modify functional links between aquatic and terrestrial food webs, and consequently the transfer efficiency of aquatic subsidies to land.

4 *Stream insect subsidies and ecosystem services to agriculture*

Despite the growing field of research on aquatic subsidies, implications of water-to-land transfers in adjacent agroecosystems and ecosystem services are rarely addressed. In particular, winged adults of aquatic arthropods may sustain regulating services, most likely pollination, soil fertilization and pest control. To explore the current knowledge on this issue, we based our analysis on studies that quantified the contribution of aquatic arthropods to terrestrial ecological processes related to ecosystem services, *i.e.* visiting flowers or feeding on nectar/pollen for pollination, dispersal of aquatic insect biomass for fertilization and the percentage of aquatic prey in the diets of natural enemies for pest control.

4.1 *Pollination*

Seventy percent of worldwide crops rely on animal pollination, and flower-visiting insects undoubtedly are the major pollinators (Klein *et al.* 2007). Insects also play a critical role in the conservation of wild flowers (Biesmeijer 2006). The global decline in insect pollinators (Potts *et al.* 2010), especially in agroecosystems, highlights the fundamental influence of non-crop habitats (Ricketts *et al.* 2008), especially riparian buffer strips (Cole *et al.* 2015), on pollination services. Although bees still receive the most public and scientific attention, the importance of wild non-bee pollinators has become increasingly recognized (Garibaldi *et al.* 2013, Rader *et al.* 2016). However, adult aquatic insects emerging from streams have been ignored as pollinators, even though they feed on nectar or pollen, or at least visit wild flowers or crops (Table 1). Confirmed pollinators include many species of adult Plecoptera that

depend on pollen as a primary energy source (Winterbourn 2005). Occasional feeding on nectar or pollen was observed for Trichoptera (Petersson and Hasselrot 1994) and aquatic Coleoptera (Hoe *et al.* 2017). Consumption of pollen or nectar by adults of Megaloptera had also been recorded (reviewed and observed in laboratory by Villagomez & Contreras-Ramos, 2017). Besides hoverflies, which are active pollinators (Hass *et al.* 2018), many Diptera families with an aquatic larval stage, such as Chironomidae, Empididae, and Ceratopogonidae, were observed to visit flowers (Table 1). Because these Diptera families are composed of both species with aquatic or terrestrial larval stage, further studies are needed to confirm that the adults that visit flowers actually emerge from water. Additionally, adult aquatic insects that pollinate or visit flowers increase flower diversity in riparian ecosystems and thus indirectly help to sustain the community of well-known pollinators such as bees or hoverflies that depend on this flower diversity (Cole *et al.* 2015). In a field experiment, Stewart *et al.* (2017) observed an increase in the quality and quantity of strawberries produced near a pond compared to those in a crop habitat. This correlates with a greater abundance of hoverflies (Syrphidae, Diptera), for which the larvae of many species are aquatic (Speight 2014). This is promising and suggests the need for similar experiments near streams to assess potential effects of stream insect communities on pollination of crops and wild flowers.

Adult aquatic insects are an important part of the diet of riparian predators, such as birds and bats, some of which are active pollinators (Kunz *et al.* 2011, Whelan *et al.* 2008). For instance, species of Sylviidae (warblers) are frequently observed in riparian habitats feeding on insects and plants, and pollinating wild plants (Ford 1985; Whelan *et al.* 2008).

Conversely, Knight *et al.* (2005) observed that adult dragonflies that prey on wild bees could cause a significant decrease in plant pollination by decreasing the number of bees visiting flowers. Beyond this evidence, more studies are needed to better assess the magnitude of

direct (flower visits) and indirect effects (beneficial or detrimental effects on other pollinators) of aquatic insects on the pollination of wild plants and crops.

4.2 Soil fertilization

Rock weathering, atmospheric exchanges and the decomposition of OM provide essential elements for plant growth. In agricultural landscapes, soil fertility depends largely on external inputs. However, insect outbreaks can add large amounts of nutrients to the soil *via* their feces or cadavers (Hunter 2001). Studies of winged aquatic insects have concluded that a small percentage (3-9%) of their biomass ultimately returns to the stream (Jackson and Fisher 1986; Gray 1989). Deposition traps are rarely used to measure the biomass of stream-derived insects that fall to the ground per unit area (but see Stenroth *et al.* 2015); however, some authors have placed interception traps at multiple distances from streams (Table 2). The biomass of aquatic invertebrates trapped can be regarded as biomass deposition on the ground per unit area, and converted into N assuming that the dry mass of invertebrates contains 10% N (Fagan *et al.* 2003). These calculations show that stream-derived N deposition to land can vary during outbreaks from 1.5-12.5 mg.m⁻².d⁻¹ near the stream, depending on the study (Table 2). Deposition decreases as the distance from the stream increases, but still reaches 0.7-3.0 mg.m⁻².d⁻¹ 10-50 m away and up to 1.5 mg.m⁻².d⁻¹ 150 m away. Most published studies were conducted along forest streams, but the amount of aquatic subsidies is likely greater along agricultural streams, especially for small dipterans (chironomids) that disperse farther. From 200 studies of stream production, Finlay (2011) estimated that secondary production of macroinvertebrates is 7 times as great in human-impacted streams as in pristine streams. In Sweden, Carlson *et al.* (2016) found 10 times as many aquatic insects 1 m from, and 5 times as many 50 m from, small streams (<8 m wide) in agricultural landscapes compared to those in forests. Large rivers (>16 m wide) can export 4 times as many aquatic insects to land as smaller rivers (Gratton and Zanden 2009). Consequently, the amount of aquatic-derived N in

agroecosystems (Table 2) may be significantly underestimated. In comparison, this phenomenon may equal or even exceed current amounts of atmospheric N deposition in temperate regions (*i.e.* mean of 55 g N.ha⁻¹.d⁻¹, calculated from Krupa 2003), at least occasionally and near streams. Where agriculture is intensive and streams are highly productive, further research is required to estimate nutrient inputs per year and unit area of cropland that stream insects could transfer to agricultural landscapes.

4.3 Crop pest control

Biocontrol is commonly considered a relevant alternative to the use of chemicals. It relies on a wide diversity of natural enemies, including insects and spiders (Landis *et al.* 2000). A rich and abundant natural enemy community facilitates the control of pest outbreaks (Landis *et al.* 2000). The direct role of adult aquatic insects in pest control is rarely demonstrated; however, Yasumatsu *et al.* (1975) observed odonates in rice fields preying on several defoliators and stem borers. Many potential biocontrol agents prey on aquatic insects (Table 3), including spiders (Linyphiidae, Lycosidae, Salticidae, Thomisidae; Riechert and Lockley 1984) and carabids (Symondson *et al.* 2006). Because aquatic prey usually emerge in pulses in early spring for instance in temperate regions, they may be essential for sustaining natural enemy populations when crop pests are scarce and more likely to be controlled (Wissinger 1997). Riparian predators can shift from aquatic-derived prey in riparian habitats to crop pests later in spring or summer, following a process of seasonal predator spillover, as described for other adjacent ecosystems (French *et al.* 2001; Rand *et al.* 2006). For instance, bats and birds that actively feed on aquatic insects in riparian habitats were effective at reducing pest abundance and thus indirectly increasing crop yield, especially in tropical agroforestry (Maas *et al.* 2016). This cascading effect requires that the emergence and dispersal of aquatic insects matches the timing of riparian predator food needs when terrestrial subsidies are low. In their review, Larsen *et al.* (2015) highlighted that global environmental changes may threaten this

synchronicity, especially when the phenology and distribution of stream and riparian organisms are altered. This synchronicity could be threatened in agroecosystems in which the magnitude and quality of aquatic subsidies change greatly (see sections 2 & 3). Finally, alternative prey from aquatic ecosystems may distract natural enemies from pests and thus decrease the effectiveness of biocontrol (Symondson *et al.* 2006; Birkhofer *et al.* 2008). The considerable amount of aquatic biomass exported from large rivers (Gratton and Zanden 2009) probably has a significant effect on terrestrial food webs, including disruptions in biological control services. The multifaceted trophic interactions between stream invertebrate prey and terrestrial predators in agroecosystems require further studies to assess the influence on crop pest control.

5 Conclusion

Freshwater ecosystems have been traditionally viewed as passive receivers of terrestrial subsidies that result from agricultural practices on watersheds. However, consideration of the reciprocal subsidies supported by the emergence of adult aquatic insects could cause this simplistic assessment to be reevaluated. Intensification of agriculture resulted in massive use of chemical inputs and great changes to the landscape, which has decreased biodiversity and ecosystem functioning worldwide. In this context, it is critical to encourage a new model developed for sustainable agricultural practices that relies on the ecological processes that ecosystems provide. In this review, we highlighted promising scientific evidence that winged aquatic insects can support pollination, soil fertilization and the control of crop pests in agroecosystems. The influence of land-use and agricultural practices on the amount and type of emerging aquatic insects requires more thorough investigation. Studies of aquatic subsidies associated with the dispersal of stream insect communities in agricultural landscapes are essential for a comprehensive approach to the variety of ecosystem services provided in agroecosystems. Future research on aquatic subsidies in agricultural landscapes could

372 strengthen understanding of ecosystem services and their management, while simultaneously
373 meeting conservation goals for freshwater biodiversity to ensure optimal ecosystem
374 functioning.

375 *Acknowledgements*

376 This study received financial support from the EcoServ program of the French National
377 Institute for Agronomic Research (INRA) (for J.-M. Roussel) and from the French Ministry
378 for Research (Ph.D. grant, 2015-2018) (for J. Raitif).

Table 1. Observed pollination or flower visits of aquatic insect taxa

Reference	Country	Aquatic insects involved ^a
Chartier et al., 2011	France, Spain	Diptera (Chironomidae, Psychodidae, Ceratopogonidae)
de Figueroa & Sánchez-Ortega, 2000	Spain	Plecoptera
Gilbert, 1981	England	Syrphidae (Diptera)
Hass et al., 2018	France, Germany, Spain, UK	Syrphidae (Diptera)
Hoe et al., 2017	Indonesia & Malaysia	Hydrophilidae (Coleoptera)
Kato et al., 1990	Japan	Diptera (Syrphidae, Empididae, Anthomyiidae, Tipulidae, Chironmidae), Hemiptera, Coleoptera (Curculionidae), Ephemeroptera, Trichoptera
Kevan, 1972	Canada	Diptera (Chironomidae, Culicidae, Dolichopodidae, Syrphidae)
Murza et al., 2006	Canada	Diptera (Chironomidae, Ceratopogonidae, Dolichopodidae)
Petersson & Hasselrot, 1994	Sweden	Trichoptera
Robson, 2008	Canada	Syrphidae, Stratiomyidae (Diptera)
Sato & Kato, 2017	Japan	Plecoptera

Thien et al., 1983	USA	Diptera (Chironomidae, Culicidae), Plecoptera, Trichoptera
Villagomez & Contreras-Ramos 2017	Laboratory	Megaloptera
Winterbourn, 2005	New-Zealand	Plecoptera

a: Dipterans cited as flower visitors in these studies were rarely identified to the species level. Since these studies were performed near streams or other water bodies, however, we assumed that the dipterans were mostly aquatic species.

Table 2. Published estimates of the dry mass of dispersing winged aquatic insects trapped at multiple distances from streams and their equivalent nitrogen (N) deposits during outbreaks

Reference	Country	Riparian habitat	Aquatic insects trapped	Experimental setup	Adult aquatic insect dry mass measured	Estimated N deposit ($mg.m^{-2}.d^{-1}$)
Jackson and Resh 1989	United States	Forest	Chironomidae, EPT	Sticky traps (0.26m ²)	At 5 m: 206 mg/trap	3.1
				26 days of capture	At 40 m: 152 mg/trap	2.3
				1 stream	At 150 m: 51 mg/trap	0.8
Henschel et al. 2001	Germany	Forest	Nematocera, Trichoptera	Sticky traps (0.01m ²)	Bank: 4.4 mg/trap	3.1
				14 days of capture	At 30 m: 1.0 mg/trap	0.7
				1 stream	At 60 m: 0.8 mg/trap	0.6
Lynch et al. 2002	Australia	Forest	Diptera, EPT	Sticky (0.106m ²) traps	Bank: 65 mg/m ² /day	6.5
				48 hours of capture	At 10 m: 30 mg/m ² /day	3.0
				4 streams	At 160 m: 15 mg/m ² /day	1.5
Kato et al. 2003	Japan	Forest	Not mentioned	Malaise traps (2.16 m ²)	Bank: 32 mg/trap/day	1.5
				7 days of capture, 1 stream		
Marczak and Richardson 2007	Canada	Forest	Diptera, EPT	Sticky traps (0.06 m ²)	At 2 m: 40 mg/trap	9.5
				7 days of capture, 2 streams		
Stenroth et al. 2015	Sweden	Forest & agriculture	Nematocera, Trichoptera, Plecoptera	Deposition (0.16 m ²) and interception (0.08 m ²) traps	Bank (max.): 1,250 mg/m ²	12.5
				10 days of capture, 10 streams	Bank (min.): 200 mg/m ²	2.0

See text for details of calculating N deposition, which should not be extrapolated beyond outbreak periods. EPT stands for Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera.

Table 3. Percentage of aquatic prey in the diets of terrestrial arthropod predators that are potential natural enemies of crop pests

Reference	Country	Riparian habitats	Terrestrial natural enemies	Percentage aquatic prey (%)
Akamatsu et al. 2004	Japan	Forests and grasses	Spiders	54-92
Davis et al. 2011	United States	Forests	Spiders (Tetragnathidae, Araneidae, Linyphiidae)	12-100
Gergs et al. 2014	Germany	Forests	Spiders (Tetragnathidae, Lycodidae)	13-77
Henschel et al. 2001	Germany	Forests	Spiders (Tetragnathidae, Lycodidae, Linyphiidae)	24-53
			Opiliones	11-20
			Others (Coleoptera)	0-29
Hering and Plachter, 1997	Germany	<i>Unspecified</i>	Coleoptera (Carabidae)	89
Paetzold et al. 2005	Switzerland and Italy	Forests	Coleoptera (Staphylinidae)	80
			Spiders (Lycosidae)	56
Sanzone et al. 2003	United States	Forests	Spiders (Araneidae, Tetragnathidae, Salticidae, Thomisidae, Lycosidae)	68-100
Stenroth et al. 2015	Sweden		Spiders (Lycosidae, Linyphiidae)	44-60
			Carabidae	43

References

- Akamatsu F, Toda H, Okino T (2004) Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios. *Ecol Res* 19:655–662 . doi: 10.1111/j.1440-1703.2004.00680.x
- Allan, J. D. (2004). Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 257–284. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Ballinger A, Lake PS (2006) Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs. *Marine and Freshwater Research* 57:15 . doi: 10.1071/MF05154
- Baxter CV, Fausch KD, Carl Saunders W (2005) Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones: Prey subsidies link stream and riparian food webs. *Freshw Biol* 50:201–220 . doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x
- Beketov MA, Kefford BJ, Schafer RB, Liess M (2013) Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proc Natl Acad Sci* 110:11039–11043 . doi: 10.1073/pnas.1305618110
- Bellamy AR, Bauer JE, Grotoli AG (2017) Influence of land use and lithology on sources and ages of nutritional resources for stream macroinvertebrates: a multi-isotopic approach. *Aquat Sci* 79:925–939 . doi: 10.1007/s00027-017-0542-3
- Biesmeijer JC (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351–354. doi: 10.1126/science.1127863
- Birkhofer K, Wise DH, Scheu S (2008) Subsidy from the detrital food web, but not microhabitat complexity, affects the role of generalist predators in an aboveground herbivore food web. *Oikos* 117:494–500 . doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16361.x
- Brett MT, Bunn SE, Chandra S, Galloway A.W.E., Guo F, Kainz M J, ..., Wehr J.D. (2017) How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems? *Freshw Biol* 62:833–853 . doi: 10.1111/fw.12909
- Brittain JE, Saltveit SJ (1989) A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regul Rivers Res Manag* 3:191–204 . doi: 10.1002/rrr.3450030119
- Brown AV, Brussock PP (1991) Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220:99–108 . doi: 10.1007/BF00006542
- Buchanan, G. M., Grant, M. C., Sanderson, R. A., & Pearce-Higgins, J. W. (2006). The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management: Moorland bird diets. *Ibis*, 148(4), 615–628. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00578.x>
- Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environ Manage* 30:492–507 . doi: 10.1007/s00267-002-2737-0

- 37 Burdon FJ, McIntosh AR, Harding JS (2013) Habitat loss drives threshold response of benthic
38 invertebrate communities to deposited sediment in agricultural streams. *Ecol Appl*
39 *Publ Ecol Soc Am* 23:1036–1047. doi: 10.1890/12-1190.1
- 40 Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK (2016) Strong land-use effects on the
41 dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic
42 subsidies to terrestrial consumers. *Freshw Biol* 61:848–861 . doi: 10.1111/fwb.12745
- 43 Chartier M, Pélozuelo L, Gibernau M (2011) Do floral odor profiles geographically vary with
44 the degree of specificity for pollinators? Investigation in two sapromyophilous Arum
45 species (Araceae). *Ann Société Entomol Fr NS* 47:71–77. doi:
46 10.1080/00379271.2011.10697698
- 47 Cole, L. J., Brocklehurst, S., Robertson, D., Harrison, W., & McCracken, D. I. (2015).
48 Riparian buffer strips: Their role in the conservation of insect pollinators in intensive
49 grassland systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 211, 207–220.
50 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.012>
- 51 Cross WF, Wallace JB, Rosemond AD, Eggert SL (2006) Whole-system nutrient enrichment
52 increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology* 87:1556–1565
53 . doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1556:WNEISP]2.0.CO;2
- 54 Davis JM, Rosemond AD, Small GE (2011) Increasing donor ecosystem productivity
55 decreases terrestrial consumer reliance on a stream resource subsidy. *Oecologia*
56 167:821–834 . doi: 10.1007/s00442-011-2026-9
- 57 de Figueroa JMT, Sánchez-Ortega A (2000) Imaginal Feeding of Twelve Nemouroidean
58 Stonefly Species (Insecta, Plecoptera). *Ann Entomol Soc Am* 93:251–253. doi:
59 10.1603/0013-8746(2000)093[0251:IFOTNS]2.0.CO;2
- 60 Deegan BM, Ganf GG (2008) The loss of aquatic and riparian plant communities:
61 Implications for their consumers in a riverine food web. *Austral Ecol* 33:672–683 .
62 doi: 10.1111/j.1442-9993.2008.01834.x
- 63 Delettre YR, Morvan N (2000) Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in
64 agricultural landscapes. *Freshw Biol* 44:399–411 . doi: 10.1046/j.1365-
65 2427.2000.00578.x
- 66 Dole-Olivier M-J (2011) The hyporheic refuge hypothesis reconsidered: a review of
67 hydrological aspects. *Mar Freshw Res* 62:1281 . doi: 10.1071/MF11084
- 68 Dreyer J, Hoekman D, Gratton C (2012) Lake-derived midges increase abundance of
69 shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways. *Oikos* 121:252–258 .
70 doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19588.x
- 71 Fagan WF, Siemann E, Mitter C, Denno R.F., Huberty A.F., Woods H.A., Else J.J. (2003)
72 Nitrogen in Insects: Implications for Trophic Complexity and Species Diversification.
73 *Am Nat* 160:784–802 . doi: 10.1086/343879
- 74 Finlay JC (2011) Stream size and human influences on ecosystem production in river
75 networks. *Ecosphere* 2:1–21 . doi: 10.1890/ES11-00071.1

76 Ford HA (1985) Nectarivory and Pollination by Birds in Southern Australia and Europe.
77 *Oikos* 44:127 . doi: 10.2307/3544053

78 French BW, Elliott NC, Berberet RC, Burd JD (2001) Effects of Riparian and Grassland
79 Habitats on Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblages in Adjacent Wheat
80 Fields. *Environ Entomol* 30:225–234 . doi: 10.1603/0046-225X-30.2.225

81 Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, ..., Sutton MA
82 (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential
83 Solutions. *Science* 320:889–892 . doi: 10.1126/science.1136674

84 Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R.,
85 Cunningham, S. A., ... Klein, A. M. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of
86 Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611.
87 <https://doi.org/10.1126/science.1230200>

88 Gergs R, Koester M, Schulz RS, Schulz R (2014) Potential alteration of cross-ecosystem
89 resource subsidies by an invasive aquatic macroinvertebrate: implications for the
90 terrestrial food web. *Freshw Biol* 59:2645–2655 . doi: 10.1111/fwb.12463

91 Gilbert FS (1981) Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to
92 feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol Entomol* 6:245–262
93 . doi: 10.1111/j.1365-2311.1981.tb00612.x

94 Gratton C, Zanden MJV (2009) Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of
95 lentic and lotic ecosystems. *Ecology* 90:2689–2699 . doi: 10.1890/08-1546.1

96 Gray LJ (1989) Emergence Production and Export of Aquatic Insects from a Tallgrass Prairie
97 Stream. *Southwest Nat* 34:313 . doi: 10.2307/3672158

98 Greenwood MJ, Booker DJ (2016) Influence of hydrological regime and land cover on traits
99 and potential export capacity of adult aquatic insects from river channels. *Oecologia*
100 180:551–566 . doi: 10.1007/s00442-015-3462-8

101 Haidekker A, Hering D (2008) Relationship between benthic insects (Ephemeroptera,
102 Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized
103 streams in Germany: A multivariate study. *Aquat Ecol* 42:463–481 . doi:
104 10.1007/s10452-007-9097-z

105 Hass AL, Kormann UG, Tschardt T, et al (2018) Landscape configurational heterogeneity
106 by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant
107 reproduction in western Europe. *Proc R Soc B* 285:20172242. doi:
108 10.1098/rspb.2017.2242

109 Havik G, Catenazzi A, Holmgren M (2014) Seabird Nutrient Subsidies Benefit Non-Nitrogen
110 Fixing Trees and Alter Species Composition in South American Coastal Dry Forests.
111 *PLoS ONE* 9:e86381 . doi: 10.1371/journal.pone.0086381

112 Henschel JR, Mahsberg D, Stumpf H (2001) Allochthonous aquatic insects increase predation
113 and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos* 93:429–438 . doi:
114 10.1034/j.1600-0706.2001.930308.x

115 Hering D, Plachter H (1997) Riparian ground beetles (Coeloptera, Carabidae) preying on
 116 aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111:261–270
 117 . doi: 10.1007/s004420050234

118 Hoe YC, Gibernau M, Wong SY (2017) Diversity of pollination ecology in the
 119 *Schismatoglottis* Calyptrata Complex Clade (Araceae). *Plant Biol* 20:563–578. doi:
 120 10.1111/plb.12687

121 Holt RD (1997) From Metapopulation Dynamics to Community Structure. In:
 122 *Metapopulation Biology*. Elsevier, pp 149–164

123 Hunter MD (2001) Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory
 124 on soil nutrient dynamics. *Agric For Entomol* 3:77–84 . doi: 10.1046/j.1461-
 125 9563.2001.00100.x

126 Hyndes GA, Nagelkerken I, McLeod RJ, Connolly RM, Lavery PS, Vanderklift MA (2014)
 127 Mechanisms and ecological role of carbon transfer within coastal seascapes: Carbon
 128 transfer within coastal seascapes. *Biol Rev* 89:232–254 . doi: 10.1111/brv.12055

129 Iwata T, Nakano S, Murakami M (2003) Stream Meanders Increase Insectivorous Bird
 130 Abundance in Riparian Deciduous Forests. *Ecography* 26:325–337. doi:
 131 10.1034/j.1600-0587.2003.03355.x

132 Jackson JK, Fisher SG (1986) Secondary Production, Emergence, and Export of Aquatic
 133 Insects of a Sonoran Desert Stream. *Ecology* 67:629 . doi: 10.2307/1937686

134 Jackson JK, Resh VH (1989) Distribution and Abundance of Adult Aquatic Insects in the
 135 Forest Adjacent to a Northern California Stream. *Environ Entomol* 18:278–283 . doi:
 136 10.1093/ee/18.2.278

137 Kato C, Iwata T, Nakano S, Kishi D (2003) Dynamics of aquatic insect flux affects
 138 distribution of riparian web-building spiders. *Oikos* 103:113–120 . doi:
 139 10.1034/j.1600-0706.2003.12477.x

140 Kato M, Kakutani T., Inoue T., Itino T. (1990) Insect-flower relationship in the primary beech
 141 forest of Ashu, Kyoto: an overview of the flowering phenology and the seasonal
 142 pattern from insect visits. *Contrib Biol Lab Kyoto Univ* 309–375

143 Kennedy TL, Turner TF (2011) River channelization reduces nutrient flow and
 144 macroinvertebrate diversity at the aquatic terrestrial transition zone. *Ecosphere* 2:art35
 145 . doi: 10.1890/ES11-00047.1

146 Kevan PG (1972) Insect Pollination of High Arctic Flowers. *J Ecol* 60:831 . doi:
 147 10.2307/2258569

148 Kiffney, P. M., Richardson, J. S., & Bull, J. P. (2003). Responses of periphyton and insects to
 149 experimental manipulation of riparian buffer width along forest streams. *Journal of*
 150 *Applied Ecology*, 40(6), 1060–1076. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00855.x)
 151 [2664.2003.00855.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00855.x)

- 152 Klein A-M, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C,
153 Tscharnkte T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world
154 crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:303–313 . doi: 10.1098/rspb.2006.3721
- 155 Knight TM, McCoy MW, Chase JM, McCoy KA, Holt RD (2005) Trophic cascades across
156 ecosystems. *Nature* 437:880–883 . doi: 10.1038/nature03962
- 157 Kostecki C, Le Loc'h F, Roussel J-M, Desroy N, Huteau D, Riera P,...,Le Pape O (2010)
158 Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between
159 the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as
160 revealed by stable isotopes analysis. *J Sea Res* 64:54–60 . doi:
161 10.1016/j.seares.2009.07.006
- 162 Krupa S. (2003) Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review.
163 *Environ Pollut* 124:179–221 . doi: 10.1016/S0269-7491(02)00434-7
- 164 Kunz TH, Torrez EB de, Bauer D, et al (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y*
165 *Acad Sci* 1223:1–38. doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- 166 Laeser, S. R., Baxter, C. V., & Fausch, K. D. (2005). Riparian vegetation loss, stream
167 channelization, and web-weaving spiders in northern Japan. *Ecological Research*,
168 20(6), 646–651. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0084-3>
- 169 Lancaster J (2013) *Aquatic entomology*, 1st ed. Oxford University Press, Oxford
- 170 Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat Management to Conserve Natural Enemies
171 of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu Rev Entomol* 45:175–201 . doi:
172 10.1146/annurev.ento.45.1.175
- 173 Larsen S, Muehlbauer JD, Marti E (2016) Resource subsidies between stream and terrestrial
174 ecosystems under global change. *Global Change Biology* 22:2489–2504. doi:
175 10.1111/gcb.13182
- 176 Lemly AD (1982) Modification of benthic insect communities in polluted streams: combined
177 effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 87:229–245 . doi:
178 10.1007/BF00007232
- 179 Liess M, Von Der Ohe PC (2005) Analysing effects of pesticides on invertebrate communities
180 in streams. *Environ Toxicol Chem* 24:954 . doi: 10.1897/03-652.1
- 181 Logan P, Brooker M (1983) The macroinvertebrate faunas of riffles and pools. *Water Res*
182 17:263–270 . doi: 10.1016/0043-1354(83)90179-3
- 183 Loreau M, Mouquet N, Holt RD (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a
184 spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6:673–679. doi: 10.1046/j.1461-
185 0248.2003.00483.x
- 186 Lu YH, Canuel EA, Bauer JE, Chambers RM (2014) Effects of watershed land use on sources
187 and nutritional value of particulate organic matter in temperate headwater streams.
188 *Aquat Sci* 76:419–436 . doi: 10.1007/s00027-014-0344-9

- 189 Lynch RJ, Bunn SE, Catterall CP (2002) Adult aquatic insects: Potential contributors to
190 riparian food webs in Australia's wet-dry tropics. *Austral Ecol* 27:515–526 . doi:
191 10.1046/j.1442-9993.2002.01208.x
- 192 Maas B, Karp DS, Bumrungsri S, et al (2016) Bird and bat predation services in tropical
193 forests and agroforestry landscapes: Ecosystem services provided by tropical birds and
194 bats. *Biological Reviews* 91:1081–1101. doi: 10.1111/brv.12211
- 195 Marczak LB, Richardson JS (2007) Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a
196 coastal temperate rainforest. *J Anim Ecol* 76:687–694 . doi: 10.1111/j.1365-
197 2656.2007.01240.x
- 198 Marczak LB, Thompson RM, Richardson JS (2007) Meta-analysis: trophic level, habitat, and
199 productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology* 88:140–148.
200 doi: 10.1890/0012-9658(2007)88[140:MTLHAP]2.0.CO;2
- 201 Mazoyer M, Roudart L (2006) *A History of World Agriculture: From the Neolithic Age to the*
202 *Current Crisis*. NYU Press
- 203 Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K (2014) How wide is a stream? Spatial
204 extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis.
205 *Ecology* 95:44–55 . doi: 10.1890/12-1628.1
- 206 Munn MD, Brusven MA (1991) Benthic macroinvertebrate communities in nonregulated and
207 regulated waters of the clearwater river, Idaho, U.S.A. *Regul Rivers Res Manag* 6:1–
208 11 . doi: 10.1002/rrr.3450060102
- 209 Murza GL, Heaver JR, Davis AR (2006) Minor pollinator–prey conflict in the carnivorous
210 plant, *Drosera anglica*. *Plant Ecol* 184:43. doi: 10.1007/s11258-005-9050-y
- 211 Nagasaka A, Nakamura F (1999) The influences of land-use changes on hydrology and
212 riparian environment in a northern Japanese landscape. *Landsc Ecol* 14:543–556 . doi:
213 10.1023/A:1008164123102
- 214 Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between
215 terrestrial and aquatic food webs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:166–170. doi:
216 10.1073/pnas.98.1.166
- 217 Negishi JN, Inoue M, Nunokawa M (2002) Effects of channelisation on stream habitat in
218 relation to a spate and flow refugia for macroinvertebrates in northern Japan. *Freshw*
219 *Biol* 47:1515–1529 . doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00877.x
- 220 Nentwig, W. (1980). The selective prey of linyphiid-like spiders and of their space webs.
221 *Oecologia*, 45(2), 236–243. <https://doi.org/10.1007/BF00346464>
- 222 Odum EP, Finn JT, Franz EH (1979) Perturbation Theory and the Subsidy-Stress Gradient.
223 *BioScience* 29:349–352. doi: 10.2307/1307690
- 224 Paetzold A, Schubert CJ, Tockner K (2005) Aquatic Terrestrial Linkages Along a Braided-
225 River: Riparian Arthropods Feeding on Aquatic Insects. *Ecosystems* 8:748–759 . doi:
226 10.1007/s10021-005-0004-y

- 227 Petersson E, Hasselrot A t. (1994) Mating and nectar feeding in the psychomyiid caddis fly
228 *Tinodes waeneri*. *Aquat Insects* 16:177–187. doi: 10.1080/01650429409361553
- 229 Poff NL, Pyne MI, Bledsoe BP, Cuhaciyan C, Carlisle DM (2010) Developing linkages
230 between species traits and multiscaled environmental variation to explore vulnerability
231 of stream benthic communities to climate change. *J North Am Benthol Soc* 29:1441–
232 1458 . doi: 10.1899/10-030.1
- 233 Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web
234 ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu Rev Ecol Syst* 28:–
235 316. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- 236 Polis GA, Hurd SD (1995) Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy
237 from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc Natl Acad*
238 *Sci* 92:4382–4386
- 239 Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, et al (2010) Global pollinator declines: trends, impacts
240 and drivers. *Trends Ecol Evol* 25:345–353. doi: 10.1016/j.tree.2010.01.007
- 241 Rabení CF, Doisy KE, Zweig LD (2005) Stream invertebrate community functional responses
242 to deposited sediment. *Aquat Sci* 67:395–402 . doi: 10.1007/s00027-005-0793-2
- 243 Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LA, Garratt MPD, Howlett BG, Winfree R,..., Andersson
244 GKS (2016) Non-bee insects are important contributors to global crop pollination.
245 *Proc Natl Acad Sci* 113:146–151 . doi: 10.1073/pnas.1517092112
- 246 Raitif, J., Plantegenest, M., Agator, O., Piscart, C., & Roussel, J.-M. (2018). Seasonal and
247 spatial variations of stream insect emergence in an intensive agricultural landscape.
248 *Science of The Total Environment*, 644, 594–601.
249 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.021>
- 250 Rand TA, Tylianakis JM, Tscharntke T (2006) Spillover edge effects: the dispersal of
251 agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol*
252 *Lett* 9:603–614 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x
- 253 Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski,
254 A., ... Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there
255 general patterns? *Ecology Letters*, 11(5), 499–515. [https://doi.org/10.1111/j.1461-](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x)
256 [0248.2008.01157.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x)
- 257 Riechert SE, Lockley T (1984) Spiders as Biological Control Agents. *Annu Rev Entomol*
258 29:299–320 . doi: 10.1146/annurev.en.29.010184.001503
- 259 Robson DB (2008) The structure of the flower–insect visitor system in tall-grass prairie.
260 *Botany* 86:1266–1278 . doi: 10.1139/B08-083
- 261 Roussel J-M, Perrier C, Erkinaro J, Niemelä E, Cunjak RA, Huteau D, Riera P (2014) Stable
262 isotope analyses on archived fish scales reveal the long-term effect of nitrogen loads
263 on carbon cycling in rivers. *Glob Change Biol* 20:523–530 . doi: 10.1111/gcb.12293

- 264 Sabo JL, Power ME (2002) River-watershed exchange : effects of riverine subsidies on
265 riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869 . doi: 10.1890/0012-
266 9658(2002)083[1860:RWEEOR]2.0.CO;2
- 267 Sanzone DM, Meyer JL, Marti E, Gardiner EP, Tank JL, Grimm NB (2003) Carbon and
268 nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134:238–250 .
269 doi: 10.1007/s00442-002-1113-3
- 270 Sato AAW, Kato M (2017) Pollination system of *Corylopsis gotoana* (Hamamelidaceae) and
271 its stonefly (Plecoptera) co-pollinator. *Plant Species Biol* 32:440–447. doi:
272 10.1111/1442-1984.12178
- 273 Schulz R, Bundschuh M, Gergs R, Brühl CA, Diehl D, Entling MH, Fahse L, Frör
274 O, Jungkunst HF, Lorke A, Schäfer RB, Schaumann GE, Schwenk K (2015) Review
275 on environmental alterations propagating from aquatic to terrestrial ecosystems.
276 *Science of the Total Environment* 538: 246–261
- 277 Speight (2014). Species accounts of European Syrphidae (Diptera). Syrph the Net, the
278 Database of European Syrphidae, 78, 321.
- 279 Sponseller RA, Benfield EF, Valett HM (2001) Relationships between land use, spatial scale
280 and stream macroinvertebrate communities. *Freshw Biol* 46:1409–1424 . doi:
281 10.1046/j.1365-2427.2001.00758.x
- 282 Summerhayes VS, Elton CS (1923) Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear
283 Island. *J Ecol* 11:216 . doi: 10.2307/2255864
- 284 Symondson WOC, Cesarini S, Dodd PW, Harper GL, Bruford MW, Glen DM,..., Harwood
285 JD (2006) Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey
286 on control of slugs by carabid beetles. *Bull Entomol Res* 96:637–645 . doi:
287 10.1079/BER2006467
- 288 Thien LB, White DA, Yatsu LY (1983) The Reproductive Biology of a Relict-*Illicium*
289 *floridanum* Ellis. *Am J Bot* 70:719 . doi: 10.2307/2443126
- 290 Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The River
291 Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37:130–137 . doi: 10.1139/f80-017
- 292 Vannote RL, Sweeney BW (1980) Geographic Analysis of Thermal Equilibria: A Conceptual
293 Model for Evaluating the Effect of Natural and Modified Thermal Regimes on
294 Aquatic Insect Communities. *Am Nat* 115:667–695 . doi: 10.1086/283591
- 295 Villagomez F, Contreras-Ramos A (2017) First records of adult feeding in Megaloptera
296 (*Corydalidae*, *Corydalinae*) from Mexico and their possible relationship with the
297 increase in life span. *Zootaxa* 4341:287. doi: 10.11646/zootaxa.4341.2.11
- 298 Wagenhoff A, Townsend CR, Phillips N, Matthaei CD (2011) Subsidy-stress and multiple-
299 stressor effects along gradients of deposited fine sediment and dissolved nutrients in a
300 regional set of streams and rivers: Sediment and nutrients in streams. *Freshw Biol*
301 56:1916–1936 . doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02619.x

- 302 Ward JV, Stanford JA (1982) Thermal Responses in the Evolutionary Ecology of Aquatic
303 Insects. *Annu Rev Entomol* 27:97–117 . doi: 10.1146/annurev.en.27.010182.000525
- 304 Webb BW, Hannah DM, Moore RD, Brown RD, Nobilis F (2008) Recent advances in stream
305 and river temperature research. *Hydrol Process* 22:902–918 . doi: 10.1002/hyp.6994
- 306 Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ (2008) Ecosystem Services Provided by Birds. *Ann N Y*
307 *Acad Sci* 1134:25–60 . doi: 10.1196/annals.1439.003
- 308 Winterbourn MJ (2005) Dispersal, feeding and parasitism of adult stoneflies (Plecoptera) at a
309 New Zealand forest stream. *Aquat Insects* 27:155–166. doi:
310 10.1080/01650420500062840
- 311 Wissinger SA (1997) Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for
312 Biological Control in Annual Crop Systems. *Biol Control* 10:4–15 . doi:
313 10.1006/bcon.1997.0543
- 314 Wogram J, Liess M (2001) Rank Ordering of Macroinvertebrate Species Sensitivity to Toxic
315 Compounds by Comparison with That of *Daphnia magna*. *Bull Environ Contam*
316 *Toxicol* 67:360–367 . doi: 10.1007/s001280133
- 317 Yasumatsu, Wongsiri, Navavichit, Tirawat (1975) Approaches toward an integrated control of
318 rice pests. Pt. 1: Survey of natural enemies of important rice pests in Thailand. Plant
319 protection service technical bulletin 24.

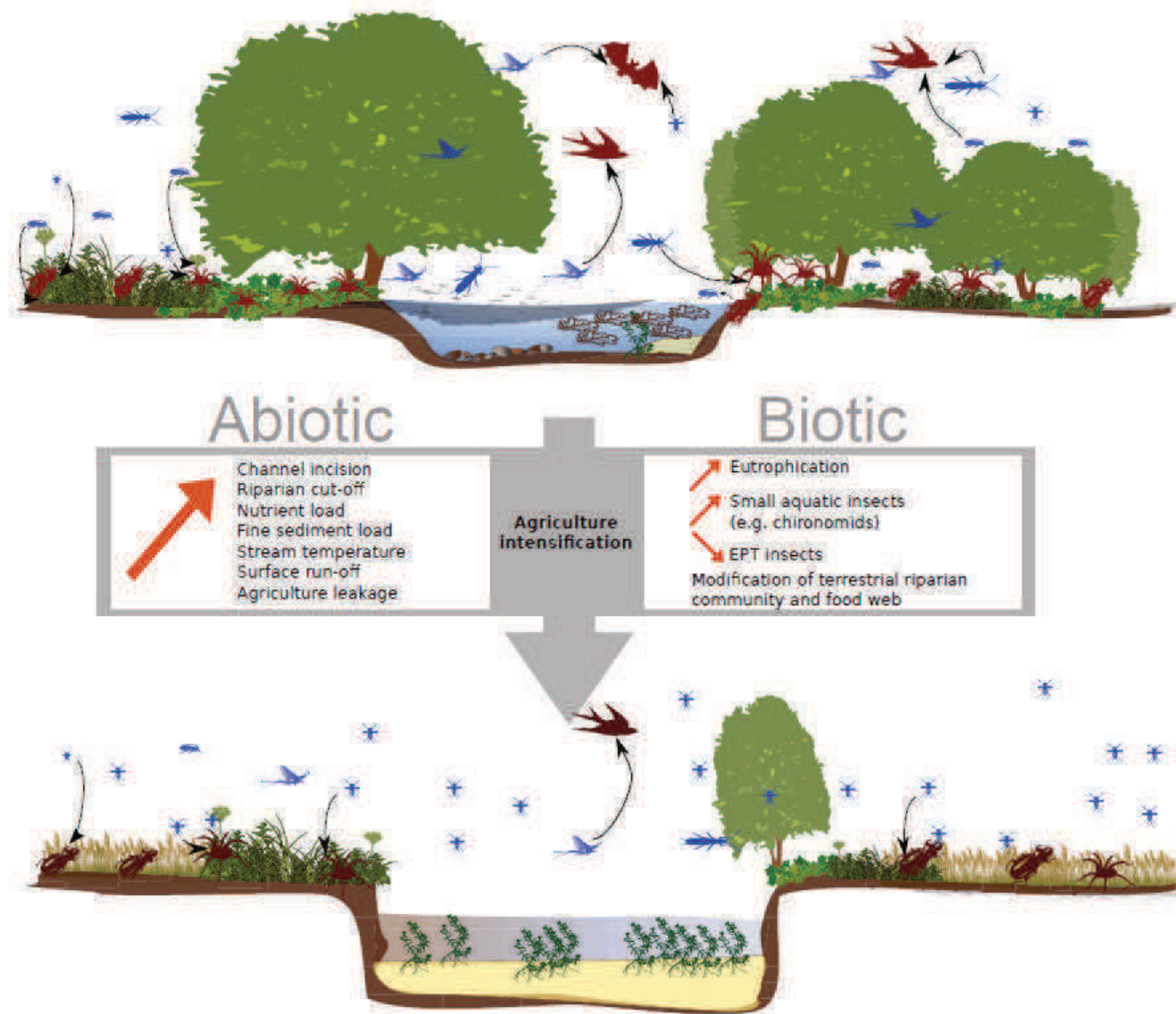


Fig. 1. Effect of agriculture intensification on stream insect community and aquatic subsidies. Aquatic insects (blue), terrestrial predators (red) and trophic links (black arrows) are indicated. Top: a stream with heterogeneous aquatic habitat (substrate, light, water temperature, food source, and hydraulic conditions), dense riparian vegetation and a rich community of winged adult aquatic insects. Trophic links between ecosystems involve many aquatic and terrestrial taxa. Bottom: agriculture intensification induces strong effect on abiotic parameters in the stream, leading to changes of aquatic communities. Community of winged stream insects is less diverse, notably with fewer sensitive taxa (Ephemeroptera and Plecoptera) and the dominance of smaller Chironomidae. Community of terrestrial predators (e.g. birds, bats, spiders) is also impacted.

Annexe 2

Article 2

Seasonal and spatial
variations of stream insect
emergence in an intensive
agricultural landscape

Seasonal and spatial variations of stream insect emergence in an intensive agricultural landscape

Julien Raitif^{1,2}, Manuel Plantegenest¹, Océane Agator², C. Piscart³, Jean-Marc Roussel^{2,4}

¹ IGEPP, Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes, Agrocampus Ouest, 65 rue de Saint Briec, F-35042 Rennes, France

² INRA, Agrocampus-Ouest, Ecology and Ecosystem Health, 65 rue de Saint-Briec, F-35042 Rennes, France

³ Université de Rennes 1 – UMR CNRS ECOBIO 6553 – Campus Beaulieu, 263 Av. du Général Leclerc, F-35042 Rennes Cedex, France

⁴ Management of aquatic ecosystems in agricultural watersheds, INRA, Agence Française pour la Biodiversité, Rennes, France

Abstract

A growing amount of literature exists on reciprocal fluxes of matter and energy between ecosystems. Aquatic subsidies of winged aquatic insects can affect terrestrial ecosystems significantly, but this issue is rarely addressed in agroecosystems. By altering the production of benthic macroinvertebrates, agricultural practices could increase or decrease the strength of aquatic subsidies and subsequently the provision of several ecosystem services to agriculture. Effects of seasons and environmental variables on aquatic insect emergence were investigated in third-order agricultural streams in northwestern France. Most emerging dry mass (DM) of caught insects belonged to Trichoptera (56%), Chironomidae (25%) and Ephemeroptera (19%). We estimated that annual emerging dry mass of aquatic insects ranged between 1,445 and 7,374 mg/m²/y depending on the stream. Seasonal variations were taxon-specific, with Ephemeroptera emerging only in spring, Trichoptera emerging in spring and early summer, and Chironomidae emerging throughout the year. The percentage of watershed area covered by agriculture, ammonium concentration and hypoxia positively influenced emerging DM of Chironomidae but negatively influenced Ephemeroptera. Emerging DM of Trichoptera and Ephemeroptera increased significantly as water conductivity and temperature increased. Channel openness increased the emerging DM of all taxonomic groups, but Chironomidae were more abundant in narrow, incised streams. Assuming that the biomass of aquatic invertebrates ultimately disperse toward terrestrial habitats, nutrient accumulations on land near streams were estimated to reach 0.5-2.3 kg C ha⁻¹ y⁻¹, 0.1-0.5 kg N ha⁻¹ y⁻¹ and 0.005-0.03 kg P ha⁻¹ y⁻¹, depending on the stream. This suggests a significant flux of aquatic nutrients to agroecosystems and the need for future studies of its potential influence on the ecosystem services provided to agriculture.

25 Keywords: agroecosystems; winged stream insects; emergence; aquatic subsidies;
26 environmental factors; seasonal variations

1 Introduction

Riverine ecosystems host a rich but endangered biodiversity (Naiman and and Décamps 1997; Dudgeon *et al.* 2006) that could play a significant role in providing ecosystem services. In a recent review, Hanna *et al.* (2017) listed more than 30 types of services that riverine ecosystems provide, and observed a potential distinction between the location and the spatial extent at which these services are produced and delivered. Growing evidence indicates that ecosystems that were previously considered unrelated can interact. Several studies have demonstrated the existence of reciprocal exchanges of matter and energy between aquatic and terrestrial habitats (e.g. Polis *et al.* 1997, Richardson *et al.* 2010, Bartels *et al.* 2012). These “aquatic subsidies” can significantly influence the functioning of terrestrial ecosystems (Jackson and Fisher 1986; Havik *et al.* 2014; Dreyer *et al.* 2015), but this is poorly documented for agricultural landscapes. Aquatic subsidies can also influence several ecosystem services supplied to agriculture (Raitif *et al.*, in revision), and future studies are required to estimate the magnitude of their influence.

Adult aquatic winged insects are effective vectors of aquatic subsidies (Bartels *et al.* 2012) since they are abundant in almost all freshwater ecosystems, and their ability to disperse is substantial (Muehlbauer *et al.* 2014). Several studies have demonstrated their role as prey for terrestrial predators (e.g. birds, Gray 1993; carabids, Hering and Plachter 1997; spiders, Paetzold *et al.* 2005), providing a valuable source of nutrients for entire terrestrial ecosystems (Dreyer *et al.* 2015). Agricultural practices can regulate the production of benthic macroinvertebrates in streams by modifying water chemistry, eutrophication processes and pollution (Sallenave and Day 1991; Liess and Von Der Ohe 2005; Cross *et al.* 2006; Davis *et al.* 2010; Johnson *et al.* 2013a; Beketov *et al.* 2013); changing the flow regime and aquatic habitats (Rabení *et al.* 2005; Kennedy and Turner 2011; Wagenhoff *et al.* 2011; Magbanua *et al.* 2016); and modifying riparian vegetation (Deegan and Ganf 2008) and water temperature

(Nagasaka and Nakamura 1999; Sponseller *et al.* 2001). Consequently, the influence of agriculture in watersheds on the emergence of stream winged insects could increase or decrease the strength of aquatic subsidies provided to terrestrial ecosystems. For instance, stream insect communities are usually dominated by small taxa with greater ability to disperse by flight in agricultural landscapes (Stenroth *et al.* 2015; Carlson *et al.* 2016; Greenwood and Booker 2016). While insect emergence depends on season and weather conditions (Corbet 1964), few studies quantify these influences or analyze their variability in agricultural landscapes. For instance, Shieh *et al.* (2003) and Gücker *et al.* (2011) published seasonal variations of aquatic insect production in two agricultural streams, but not emergence data. However, information on spatial and temporal variation in the emerging biomass of aquatic insect taxa is essential to accurately estimate the amount of aquatic subsidies annually produced by agricultural streams.

In this study, we quantified the spatial and seasonal emergence of aquatic insects in 12 sites located in intensive agricultural landscapes. We aimed to (i) assess temporal variation in dry mass (DM) for the main emerging aquatic insect taxa and (ii) highlight the influence of environmental parameters at different spatial scales on emergence patterns. We hypothesized that agriculture intensification would drive emergence of aquatic insects at both local and watershed scales, and notably enhance Chironomidae (Diptera) that could emerge throughout the year.

2 Methods

2.1 Study sites

The study was performed in the Ille-et-Vilaine county (Brittany), western France. This area sits on sedimentary rocks (schist and sandstone) with occasional layers of aeolian loam deposits. The climate is oceanic, with a mean annual temperature of 10.5-12.5°C and

cumulative annual rainfall of approximately 700 mm (peaking in fall and winter) (Météo France 2017). Mean annual discharge of third-order streams in this part of Brittany is $0.65 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, ranging from $0.06 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ in September (end of summer) to $2.23 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ in March (end of winter).

Intensive agricultural practices that rely on large amounts of inputs (fertilizers and pesticides) and extreme modifications of the landscape have altered terrestrial and aquatic ecosystems for decades (Piscart *et al.* 2009). Stream banks, deeply incised into thick arable ground, are destabilized by clearcutting of riparian vegetation, which results in sloughing, bank erosion, siltation and homogenization of stream substratum. Twelve sites were selected from 8 watersheds: Champagne, Roncelinais, Jardière, Rocher, Tertre, Ourmais, Bray, Ormal, Moulin, Fèvre, Vallée and Sauvagère (Table S1). Selection criteria was based according to (1) third-order permanent streams (Strahler classification), and (2) approximately 6 m wide and flowing along small-grain cereal fields (winter wheat or barley). We chose third-order streams to avoid summer drying of lower-order streams and fall and winter floods in higher-order streams, which would have impeded aquatic insect sampling. A drought occurred in 2016, resulting in very low discharge in winter 2016/2017 ($1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Mandatory grass strips (~8 m wide) separated streams from fields. This highly enriched buffer zone was dominated by nitrophilous plants belonging to a variety of families (Poaceae, Urticaceae, Apiaceae, *etc.*). Riparian vegetation near the stream bank consisted of shrubs, small trees (*Salix* sp.), and occasional larger trees (*Quercus* sp., *Alnus* sp.).

2.2 Aquatic insect sampling

We estimated aquatic insect emergence by deploying two emergence traps at each site. The traps consisted of a floating pyramidal tent (1 m^2 at its base) made of nylon mesh and anchored to shorelines with ropes. Because substratum and water velocity strongly affect aquatic insect communities (Tachet *et al.* 2010), one trap was set in a deep and silty habitat

and the other in a shallow gravel-pebble habitat to reflect the natural habitat heterogeneity of each site. Adult insects were collected in a plastic bottle placed at the top of the trap and filled with a mix of water, concentrated detergent and propylene glycol (approx. 20%) to preserve insects. Upon collection, aquatic insects were stored in alcohol (70%).

Six campaigns of sampling were performed in 2016 and 2017: 17 - 26 May; 6 - 15 June; 27 June – 6 July; 12 - 21 September; 28 November - 5 December; 27 February – 9 March. At each site, emergence trap was collected after 7 consecutive days and nights. Ten days per campaign were necessary to proceed the 12 sites because of travel time between sites. The timeline was designed to match aquatic insect emergence in such streams, which occurs mainly in spring (March to June), to a lesser extent in summer and early fall (July to October), and almost stops during cold and high-discharge winter months (Corbet 1964). Sampling was carried out in December 2017 to confirm that insects do not emerge in coldest times at the end of fall or during winter, but only at one site, to avoid damaging the equipment in windy and flooded conditions. A total of 111 samples, totaling 777 days of aquatic insect emergence, were collected; 11 samples were lost due to strong winds, flash floods or vandalism.

2.3 Emergence abundance, dry mass and secondary production

A stereomicroscope was used (1) to identify adult aquatic insects to the order level for Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera, and (2) to separate Chironomidae from other Diptera, the most abundant taxon in our sampling. Other insects, mainly Diptera, were not considered because their contribution to total DM was low and did not justify the time-consuming work required for identification. For Chironomidae, sub-samples (1/2, 1/4 or 1/8) were obtained with a Motoda splitter (Motoda, 1959) when abundance was too high. Insects were then dried at 60 °C for at least 24 h. After cooling in a desiccator for another 24 h, each sample of each taxon was weighed to the nearest 0.2 mg (on a Mettler Toledo AG). Insect abundance ($\text{ind m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and DM ($\text{mg DM m}^{-2} \text{d}^{-1}$) were recorded for each site separately and

then averaged (all sites combined) on a daily basis. Mean daily values obtained for each campaign were prolonged to adjacent days (both forward and backward) to fill temporal gaps between campaigns. Daily values were then summed to calculate cumulative seasonal emerging DM ($\text{mg DM m}^{-2} \text{ season}^{-1}$) using solstice and equinox dates as reference. We calculated cumulative annual emerging DM as the sum of all seasonal values ($\text{mg DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$). Biomass of emerging insects was then transformed to estimate secondary production at each site using the mean Emergence:Production (E:P) ratio of 0.183 calculated by Poepperl *et al.* (2000) for a similar agricultural stream. This ratio is relatively constant across taxa and stream ecosystems (Statzner and Resh 1993; Gratton and Zanden 2009).

2.4 Water quality, land use and habitat assessment

Water quality data were provided for each study stream by the *Agence de l'Eau Loire-Bretagne* (2017). Information on water temperature ($^{\circ}\text{C}$), turbidity (Formazin Nephelometric Units, FNU), conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$), nitrate ($\text{mg NO}_3^- \text{ L}^{-1}$), ammonium ($\text{mg NH}_4^+ \text{ L}^{-1}$), phosphorus (P) (mg total P L^{-1}), suspended matter (mg DM L^{-1}) and oxygen saturation (%) were collected to reflect water quality at the watershed scale. Monthly values observed from February 2016 to March 2017 were averaged to account for seasonal variations (Table S1). Similarly, mean annual discharge was estimated for each stream using QGIS (QGIS Development Team 2009), based on information available from the *Réseau Hydrographique Théorique* (Pella *et al.* 2012). Watershed-scale variables also included watershed area and land use (% of agricultural, artificial and natural area), which were estimated using QGIS and Corine Land Cover (CLC 2012). For each study site, local habitat features were measured or visually assessed at mid-channel every 5 m along a 20-m reach on both sides of each trap: surface water velocity (cm s^{-1}), water depth (cm), depth of soft sediments on the bottom (cm), stream width (cm), bank height (cm), channel openness (%) and substrate size (Table S1). Substrate size was visually estimated following a modified Wentworth classification

(Cummins 1962). A substrate score was calculated by multiplying mean particulate size of each class by its observed proportion. Substrate heterogeneity was assessed by calculating the Shannon index of the proportions of each substrate size class. The embankment score (stream width divided by bank height) was used to estimate stream incision and erosion risk.

2.5 Statistical analyses

To study the temporal pattern of emergence, we fitted a linear mixed model (LMM) with a Gaussian distribution, considering the sampling campaign as a fixed effect. The campaign from 28 Nov to 5 Dec 2016 was ignored since data were available for only one site. To study effects of environmental variables on emerging insect DM, another LMM with a Gaussian distribution was applied. The small sample size precluded including both site- and watershed-scale variables in a single model. Consequently, two separate models were fitted to the dataset to assess effects of each set of variables.

The *corvif()* function of R software (R Core Team 2013) was used to verify correlations between variables before model computation (Zuur *et al.* 2009). Variables were removed when *r* coefficient of correlation exceeded 0.8 and the variance inflation factor exceeded 4.5. Accordingly, the following variables were selected and considered as fixed effects at the watershed scale: water temperature, turbidity, conductivity, oxygen saturation, ammonium nitrate concentrations and the percentage of watershed area covered by agriculture (cropland, pastures). At the site scale, the variables selected were water depth, stream width, substratum score, embankment score and channel openness. Prior to modeling, DM was log-transformed ($\log x + 1$) to better meet assumptions of normality. Since quantitative explanatory variables were at different scales, we standardized them (mean=0, $\sigma = 0.5$) using the *standardize()* function of the R package *arm* (Gelman A. and Hill J. 2007). Samplings were nested in *site/watershed* and *campaign*; these effects were thus included in the random part of temporal

and spatial models respectively. When a random effect was non-significant (*i.e.* when deviance explained was null), the model was re-run excluding it.

To identify variables that significantly influenced insect emergence, *model averaging* was preferred to a *best model* strategy. Indeed, *best model* strategy select only one model with one or several parameters and thus potentially exclude other model with different parameters having a similarly good fit (Whittingham *et al.* 2006). In an explanatory approach, *model averaging* is more appropriate as it produces estimates of parameters derived from multiple weighted models. The model-averaging method (Burnham and Anderson 2003) was applied at each spatial scale separately. Full models without interactions were used as starting models for the *dredge* function of the R package *MuMIn* (Barton K. 2016). We retained all models whose Akaike Information Criterion (AIC) corrected for small sample size (AICc; Grueber *et al.* 2011) differed by less than 4 from the best model. We also checked for correlation between fixed effects during the dredge process, but found no high correlation (all $r < 0.7$). We performed model averaging on the selected subset using the *model.avg* function of the R package *MuMIn*. We considered explanatory variables significant when their associated 90% parameter confidence interval (CI) excluded zero (Arnold 2010). We assessed the significance of their effect on variations in DM of each taxon by considering their effect intensity through parameter estimates (*i.e.* effect size). Finally, the goodness-of-fit of all best averaged models (R^2) was assessed using the procedure developed by Nakagawa and Schielzeth (2013) for mixed models using only significant explanatory variables. R^2_{marginal} approximates the variance explained by the fixed part of the model and $R^2_{\text{conditional}}$ the variance explained by the complete model (fixed and random parts). All models were fitted using the R package *lme4* (Bates *et al.* 2015). The same datasets were used for temporal and environmental modeling. This allowed us to compare the AICc and R^2 of models for each taxon.

3 Results

3.1 Variations in environmental characteristics

Stream discharge in 2016 peaked after heavy rainfall in March, two months before the first sampling campaign at all sites. Discharge rapidly decreased in April and May ($< 0.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ for all streams), followed by a slight increase in June. No further rainfall increased stream discharge until February 2017, resulting in a low regime ($< 0.1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) for all streams from late summer to early winter. After some rainfall events in fall and winter, turbidity and suspended matter concentrations increased sharply to a mean of 16 FNU and 15 mg DM L^{-1} , respectively. Mean water temperature (± 1 standard deviation) ranged from $17.4 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\pm 2.0 \text{ }^\circ\text{C}$) in early summer to $4.1 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\pm 1.5 \text{ }^\circ\text{C}$) in winter. Mean water conductivity was highest in fall ($1,103 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1} \pm 1,043$) and peaked at $3,370 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$ in Garun. Oxygen saturation ranged from 75% in summer to 100% in spring, with distinct annual variations among sites (Table S1). Mean nitrate concentration was high throughout the year ($20.4 \text{ mg NO}_3^- \text{ L}^{-1} \pm 6.6$), with minimum values recorded at Illet and Veuvre and maximum values at Yaigne. Similarly, ammonium and total P concentrations varied greatly among streams. Agriculture dominates the landscape, covering a mean of 85% of the total watershed area, but variations in local habitat characteristics were observed among sites. For instance, the channel was narrow with dense riparian vegetation at Ormal but wider and almost completely open (no tree or shrub) at Roncelinais. At Tertre, the stream flowed very slowly ($< 0.1 \text{ m s}^{-1}$), with an accumulation of fine sediment on the bottom, whereas at Jardière and Bray, water velocity, depth and substratum were more heterogeneous. Mean annual values of site- and watershed-scale variables are listed in Table S1.

3.2 Characteristics of aquatic insect emergence

We caught 64,027 insects in emergence traps during the study, equaling 13.1 g of total DM (all taxa combined). Chironomidae dominated total abundance (91%) and contributed 25% of total caught DM. Trichoptera contributed the most to total DM (56%) for only 6% of total abundance. Ephemeroptera represented 19% of total DM and 3% of total abundance. Plecoptera were rarely captured (only 23 individuals, 33.4 mg DM) and thus were not considered for further analysis. Total emerging DM caught in all sampling campaigns differed among sites and ranged from 435 (at Jardière) to 2,091 mg DM (at Vallée) (Table S2).

3.3 Temporal dynamics of insect emergence

Daily emergence varied by taxon among sampling campaigns (Fig. 1a). That of Trichoptera increased in spring and early summer (up to $19.35 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), then decreased sharply and remained low until the end of the study ($R^2_{\text{marginal}} = 34\%$). Daily emergence of Trichoptera varied greatly among sites in July, ranging from 2.62 to $79.53 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at Jardière and Fèvre, respectively (Table S3). Mean daily emergence of Chironomidae varied less among sampling campaigns ($R^2_{\text{marginal}} = 11\%$), ranging from 2.89- $6.44 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, with two distinct emergence peaks in May and July. Ephemeroptera emergence decreased continuously ($R^2_{\text{marginal}} = 34\%$) from spring (max. $8.2 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) to winter. No emergence was observed for Ephemeroptera and Trichoptera in December, and it was very low for Chironomidae ($\sim 0.17 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Cumulative DM varied by taxon and season (Fig. 1b). Over the entire study, that of Trichoptera was highest ($2,050 \text{ mg DM m}^{-2}$), followed by those of Chironomidae ($1,120 \text{ mg DM m}^{-2}$) and Ephemeroptera (670 mg DM m^{-2}). For all taxa combined, cumulative DM reached $3,840 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, ranging from 1,445 to $7,374 \text{ mg DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ at Jardière and Fèvre, respectively. Using the Poepperl E:P ratio (2000), mean secondary production was estimated at $21 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, ranging from 7.9 to $40 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ at Jardière and Roncelinais, respectively.

3.4 Influence of environmental characteristics on insect emergence

The environmental variables in the spatial models explained a significant percentage of the variation in emerging insects DM, and noticeable differences were observed among taxa (Table 1). For Chironomidae, the spatial models performed better ($R^2_{\text{marginal}} = 15.9\%$ and 21.4% at the site and watershed scale, respectively) than the temporal model ($R^2_{\text{marginal}} = 10.9\%$). Among spatial models, the model with watershed-scale variables fit the data better but was less parsimonious than that with site-scale variables. Conversely, the temporal model explained emerging Trichoptera and Ephemeroptera DM best ($R^2_{\text{marginal}} \sim 34\%$), the spatial models R^2_{marginal} ranging from 11.6 to 23.9%, with watershed-scale variables explaining Ephemeroptera better and site-scale variables explaining Trichoptera better.

Among the watershed-scale variables (Fig. 2a), the percentage of watershed area covered by agriculture positively and significantly influenced emerging Chironomidae DM. Emerging Chironomidae DM also increased significantly with increasing ammonium concentration and decreasing dissolved oxygen concentration. Conversely, emerging Ephemeroptera DM was significantly and negatively influenced by the percentage of watershed area covered by agriculture and, although not significantly, negatively influenced by ammonium concentration and positively influenced by dissolved oxygen concentration. Emerging Trichoptera and Ephemeroptera DM increased significantly with increasing water conductivity and temperature, but that of Trichoptera decreased with increasing turbidity. Among the site-scale variables (Fig. 2b), channel openness positively and significantly influenced emerging DM of all taxa. Emerging Trichoptera and Ephemeroptera DM increased significantly with decreasing stream incision (higher embankment scores), while that of Chironomidae increased significantly with decreasing stream width. Finally, emerging DM of Trichoptera increased significantly with increasing proportion of coarse substrate (*i.e.* higher substratum scores).

4 Discussion

We measured the biomass of aquatic insects emerging from third-order streams that drain agricultural landscapes in western France. Mean total emerging DM of the three dominant taxonomic groups living in temperate streams – Chironomidae, Ephemeroptera, and Trichoptera – equaled approximately $4.0 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, ranging from $1.4\text{--}7.4 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ depending on the stream. These results fall within the range of those reported in previous studies for emerging aquatic insects in streams (listed in Table 2), although exceptionally larger masses ($> 20 \text{ g DM m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) have been observed in desert streams in Arizona, United States (US) (Jackson and Fisher, 1986). In similar agricultural streams in Germany, Poepperl (2000) reported lower annual biomass of emerging aquatic insects, especially for Trichoptera and Ephemeroptera. The benthic biomass estimated by Gucker *et al.* (2011) was approximately 20% that observed in this study. The high biomass estimates in our streams are similar to those in other agriculture-dominated streams in several US states (Berg and Hellenthal 1991; Shieh *et al.* 2003; Johnson *et al.* 2013b). Compared to other forest-dominated streams, the biomass we estimated were four times greater for all taxa (combined) than in a third order stream in China (Yuen and Dudgeon 2016), but five times smaller for Chironomidae production than in a second order stream in Alabama (US) (Reynolds and Benke 2012).

The influence of water temperature on benthic invertebrate production and emergence (Huryn and Wallace 2000) was confirmed in our study by its positive correlation with Ephemeroptera and Trichoptera emergence, but not that of Chironomidae. Since Chironomidae species tolerate variations in water temperature better (Sponseller *et al.* 2001), the temperature range observed in the study may not have been wide enough to influence their biomass. This study confirmed that several agriculture-related variables can regulate the biomass of emerging stream insects (Allan *et al.* 1997). Indeed, proportion of agricultural land in catchment is often

associated with a decrease of emerging biomass of more sensitive taxa such as Ephemeroptera and Trichoptera (Piscart *et al.* 2009, 2011) and the enhancement of tolerant taxa such as Chironomidae (Lemly 1982). Sponseller *et al.* (2001) also reported that such pattern is correlated with a higher algal biomass in agricultural catchments of second to third order streams. At site scale in our study, the alteration of channel morphology by intensive agriculture practices, approximated by stream width and embankment score, was detrimental for Ephemeroptera and Trichoptera, while favoring Chironomidae biomass as reported in previous studies (Quinn and Hickey 1990, Kennedy and Turner 2011). Accumulation of silt is commonly reported in such altered streams (Wagenhoff *et al.* 2011). Filter-feeding taxa (*i.e.* Chironomidae and some Trichoptera) usually take advantage of fine sediment on the river bed, while shredders and scrapers (*i.e.* most Ephemeroptera and some Trichoptera) are hindered by these less favorable trophic conditions (Quinn and Hickey 1990, Compin and Céréghino 2007). Conversely, we observed that biomass of emerging Ephemeroptera and Trichoptera increased with increasing water conductivity. High conductivity is detrimental to benthic macroinvertebrate biomass and diversity (Johnson *et al.* 2013b), but high nutrient loads promote biofilm growth on stream substrate. Since biofilm is a major food source for Ephemeroptera and some Trichoptera, their biomass may have increased at sites with both high nutrient load and conductivity (Piscart *et al.* 2009). The positive correlation between channel openness and emergence further corroborates this hypothesis. Incident light enhances primary production in streams, favoring taxa that feed on algae and diatoms (Dance and Hynes 1980) in each taxonomic groups (e.g. *Baetis* or *Serratella* mayflies, Glossomatid caddisflies and many chironomids).

While Trichoptera emerged from early spring to summer, Ephemeroptera emerged only in spring. When sorting samples in the lab, we observed at least 15 morphospecies of Trichoptera (not taxonomically identified), suggesting that it had higher diversity than

Ephemeroptera. Since each species has its own timing of emergence, the longer emergence period for Trichoptera could have resulted simply from higher specific diversity. Chironomidae were caught almost continuously except in the coldest period in December, indicating that they emerged throughout the year, and were dominant taxa of emerging insects in fall, winter and early spring. These temporal patterns suggest that stream insects can subsidize surrounding agroecosystems for almost the entire year.

For accurate estimation of aquatic insect deposition on land, it is necessary to take into account the flux of winged aquatic insects returning to streams. Notably, females of several taxa lay their eggs at the surface or in water and died by drowning afterward (Baxter *et al.* 2017). Nonetheless, several studies estimated that terrestrial mortality of female aquatic insects before oviposition is very high and exceeding 95% on average (reviewed by Huryn and Wallace 2000). This was reported for caddisfly, mortality of adult females reaching up to 80% for Limnephilidae (Tricoptera, Enders and Wagner 1996) and 98.8% for Baetidae (Ephemeroptera, Werneke and Zick 1992), two families commonly found in agricultural streams (Friberg *et al.* 2009). These observations confirm other investigations on the low percentage of aquatic insects that could ultimately return to the stream (1-3%, Jackson and Fisher 1986, Gray 1989).

Based on the range of invertebrate production in our study, a stream section 100 m long $\times$ 6 m wide could produce 0.9-4.5 kg DM y^{-1} of emerging insects. Assuming that most winged aquatic insects disperse up to 50 m from the stream on each bank, aquatic insect deposition on land could reach 0.9-4.5 kg DM $ha^{-1} y^{-1}$. Using conversion factors of Evans-White *et al.* (2005), this could result in accumulation of 0.5-2.3, 0.1-0.5 and 0.005-0.03 kg $ha^{-1} y^{-1}$ of carbon (C), nitrogen (N) and P on land, respectively, mainly in spring and summer. These subsidies are similar to reciprocal fluxes reported for other ecosystems (see Landry and Parrott 2016), notably the subsidies that carnivorous birds provide to freshwater or that deer

provide from fields to forests. In addition, terrestrial net secondary production can reach 1.9-4.0 kg C ha⁻¹ y⁻¹ in temperate grasslands (Gratton and Zanden 2009), *i.e.* approximately twice that expected along a stream 6 m wide. No estimate of secondary production exists for temperate cropland, but some studies highlighted that terrestrial insect communities are less diverse and abundant in agricultural areas (Benton *et al.* 2002; Batáry *et al.* 2012).

Taken together, these aspects suggest that aquatic subsidies provided by winged aquatic insects could play a significant role in agroecosystem functioning near streams. Chironomidae emerge throughout the year and can easily disperse over land (Muehlbauer *et al.* 2014), potentially providing a valuable source of nutrients (C, N, P) to receiving agroecosystems at critical times of the year. Recent studies highlighted the importance of aquatic insects in providing essential fatty acids to terrestrial consumers (Martin-Creuzburg *et al.* 2017; Popova *et al.* 2017). Many terrestrial predators (e.g. birds, Nakano and Murakami, 2001; spiders and carabids, Stenroth *et al.*, 2015) likely feed on aquatic prey and could later shift to terrestrial prey, including crop pests, as previously observed between fields and uncultivated areas (Rand *et al.* 2006).

5 Conclusion

Multiple influences on aquatic insect emergence were identified at the local and watershed scales, and some were directly related to agricultural practices. Our results suggest that emergence and dispersal of aquatic insects could substantially influence terrestrial ecosystem functioning in landscapes with a dense waterway network. More studies are required on the dispersal of aquatic winged insects and their deposition in terrestrial ecosystems to better understand and quantify the ecological processes involved. This will help to assess effects of the aquatic subsidies that streams provide on ecosystem services supplied to agriculture, such as fertilization, biological control and pollination.

369 *Acknowledgement*

370 This work received financial support from the Metaprogramm EcoServ of the French National
371 Institute for Agronomical Research (INRA) to JM Roussel, and from the French Ministry for
372 Reseach (PhD grant 2015-2018) to J Raitif. We thank two anonymous reviewers for their
373 constructive comments on the first version of the manuscript.

374 References

- 375 Agence de l'eau Loire-Bretagne (2017) Base de données de bassin : OSUR. [http://osur.eau-](http://osur.eau-loire-bretagne.fr/exportosur/Accueil)
376 [loire-bretagne.fr/exportosur/Accueil](http://osur.eau-loire-bretagne.fr/exportosur/Accueil). Accessed 1 Oct 2017
- 377 Allan D, Erickson D, Fay J (1997) The influence of catchment land use on stream integrity
378 across multiple spatial scales. *Freshw Biol* 37:149–161. doi: 10.1046/j.1365-
379 2427.1997.d01-546.x
- 380 Arnold TW (2010) Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's
381 Information Criterion. *J Wildl Manag* 74:1175–1178. doi: 10.1111/j.1937-
382 2817.2010.tb01236.x
- 383 Bartels P, Cucherousset J, Steger K, et al (2012) Reciprocal subsidies between freshwater and
384 terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology* 93:1173–1182
- 385 Barton K. (2016) MuMIn: multi-model inference. R package version 1.15.6. [http://cran.r-](http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html)
386 [project.org/web/packages/MuMIn/index.html](http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html)
- 387 Batáry P, Holzschuh A, Orci KM, et al (2012) Responses of plant, insect and spider
388 biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and
389 grasslands. *Agric Ecosyst Environ* 146:130–136. doi: 10.1016/j.agee.2011.10.018
- 390 Bates D, Maechler M., Bolker B., Walker S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models
391 Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- 392 Baxter CV, Kennedy TA, Miller SW, et al (2017) Macroinvertebrate Drift, Adult Insect
393 Emergence and Oviposition. In: *Methods in Stream Ecology*, Volume 1. Elsevier, pp
394 435–456
- 395 Beketov MA, Kefford BJ, Schafer RB, Liess M (2013) Pesticides reduce regional biodiversity
396 of stream invertebrates. *Proc Natl Acad Sci* 110:11039–11043. doi:
397 10.1073/pnas.1305618110
- 398 Benton TG, Bryant DM, Cole L, Crick HQP (2002) Linking agricultural practice to insect and
399 bird populations: a historical study over three decades: Farming, insect and bird
400 populations. *J Appl Ecol* 39:673–687. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x
- 401 Berg MB, Hellenthal RA (1991) Secondary production of Chironomidae (Diptera) in a north
402 temperate stream. *Freshw Biol* 25:497–505. doi: 10.1111/j.1365-2427.1991.tb01392.x
- 403 Burnham KP, Anderson DR (2003) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical*
404 *Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media
- 405 Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK (2016) Strong land-use effects on the
406 dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic
407 subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology* 61:848–861. doi:
408 10.1111/fwb.12745
- 409 CLC (2012) Copernicus land monitoring services. [http://land.copernicus.eu/pan-](http://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2012)
410 [european/corine-land-cover/clc-2012](http://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2012). Accessed 13 Jul 2016

- 411 Compin A, Céréghino R (2007) Spatial patterns of macroinvertebrate functional feeding
412 groups in streams in relation to physical variables and land-cover in Southwestern
413 France. *Landscape Ecology* 22:1215–1225. doi: 10.1007/s0980-007-9101-y
- 414 Corbet PS (1964) Temporal Patterns of Emergence in Aquatic Insects. *Can Entomol* 96:264–
415 279. doi: 10.4039/Ent96264-1
- 416 Cross WF, Wallace JB, Rosemond AD, Eggert SL (2006) Whole-system nutrient enrichment
417 increases secondary production in a detritus-based ecosystem. *Ecology* 87:1556–1565.
418 doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1556:WNEISP]2.0.CO;2
- 419 Cummins KW (1962) An Evaluation of Some Techniques for the Collection and Analysis of
420 Benthic Samples with Special Emphasis on Lotic Waters. *Am Midl Nat* 67:477–504.
421 doi: 10.2307/2422722
- 422 Dance KW, Hynes HBN (1980) Some effects of agricultural land use on stream insect
423 communities. *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological* 22:19–28.
424 doi: 10.1016/0143-1471(80)90078-1
- 425 Davis JM, Rosemond AD, Eggert SL, et al (2010) Nutrient enrichment differentially affects
426 body sizes of primary consumers and predators in a detritus-based stream. *Limnol*
427 *Oceanogr* 55:2305–2316. doi: 10.4319/lo.2010.55.6.2305
- 428 Deegan BM, Ganf GG (2008) The loss of aquatic and riparian plant communities:
429 Implications for their consumers in a riverine food web. *Austral Ecol* 33:672–683. doi:
430 10.1111/j.1442-9993.2008.01834.x
- 431 Dreyer J, Townsend PA, Hook JC III, et al (2015) Quantifying aquatic insect deposition from
432 lake to land. *Ecology* 96:499–509. doi: 10.1890/14-0704.1
- 433 Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al (2006) Freshwater biodiversity: importance,
434 threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163-182. doi:
435 10.1017/s464793105006950
- 436 Enders G, Wagner R (1996) Mortality of *Apatania fimbriata* (Insecta: Trichoptera) during
437 embryonic, larval and adult life stages. *Freshwater Biology* 36:93–104. doi:
438 10.1046/j.1365-2427.1996.00081.x
- 439 Evans-White MA, Stelzer RS, Lamberti GA (2005) Taxonomic and regional patterns in
440 benthic macroinvertebrate elemental composition in streams. *Freshw Biol* 50:1786–
441 1799. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01455.x
- 442 Friberg N, Skriver J, Larsen SE, et al (2009) Stream macroinvertebrate occurrence along
443 gradients in organic pollution and eutrophication: Macroinvertebrate response to
444 organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology* 55:1405–1419. doi:
445 10.1111/j.1365-2427.2008.02164.x
- 446 Gelman A., Hill J. (2007) *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical*
447 *Models*. Cambridge University Press
- 448 Gratton C, Zanden MJV (2009) Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of
449 lentic and lotic ecosystems. *Ecology* 90:2689–2699. doi: 10.1890/08-1546.1

- 450 Gray LJ (1989) Emergence Production and Export of Aquatic Insects from a Tallgrass Prairie
451 Stream. *The Southwestern Naturalist* 34:313–318. doi: 10.2307/36721588
- 452 Gray LJ (1993) Response of Insectivorous Birds to Emerging Aquatic Insects in Riparian
453 Habitats of a Tallgrass Prairie Stream. *Am Midl Nat* 129:288–300. doi:
454 10.2307/2426510
- 455 Greenwood MJ, Booker DJ (2016) Influence of hydrological regime and land cover on traits
456 and potential export capacity of adult aquatic insects from river channels. *Oecologia*
457 180:551–566. doi: 10.1007/s00442-015-3462-8
- 458 Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG (2011) Multimodel inference in ecology
459 and evolution: challenges and solutions: Multimodel inference. *J Evol Biol* 24:699–
460 711. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- 461 Gücker B, Brauns M, Solimini AG, et al (2011) Urban stressors alter the trophic basis of
462 secondary production in an agricultural stream. *Can J Fish Aquat Sci* 68:74–88. doi:
463 10.1139/F10-126
- 464 Hanna DEL, Tomscha SA, Ouellet Dallaire C, Bennett EM (2017) A review of riverine
465 ecosystem service quantification: research gaps and recommendations. *J Appl Ecol*.
466 doi: 10.1111/1365-2664.13045
- 467 Havik G, Catenazzi A, Holmgren M (2014) Seabird Nutrient Subsidies Benefit Non-Nitrogen
468 Fixing Trees and Alter Species Composition in South American Coastal Dry Forests.
469 *PLoS ONE* 9:e86381. doi: 10.1371/journal.pone.0086381
- 470 Hering D, Plachter H (1997) Riparian ground beetles (Coeloptera, Carabidae) preying on
471 aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111:261–270.
472 doi: 10.1007/s004420050234
- 473 Huryn AD, Wallace JB (2000) Life History and Production of Stream Insects. *Annu Rev*
474 *Entomol* 45:83–110. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.83
- 475 Jackson JK, Fisher SG (1986) Secondary Production, Emergence, and Export of Aquatic
476 Insects of a Sonoran Desert Stream. *Ecology* 67:629–638. doi: 10.2307/1937686
- 477 Johnson BR, Fritz KM, Price R (2013a) Estimating benthic secondary production from
478 aquatic insect emergence in streams affected by mountaintop removal coal mining,
479 West Virginia, USA. *Fundam Appl Limnol Arch Für Hydrobiol* 182/3:191–204. doi:
480 10.1127/1863-9135/2013/0403
- 481 Johnson RC, Jin H-S, Carreiro MM, Jack JD (2013b) Macroinvertebrate community structure,
482 secondary production and trophic-level dynamics in urban streams affected by non-
483 point-source pollution. *Freshw Biol* 58:843–857. doi: 10.1111/fwb.12090
- 484 Kennedy TL, Turner TF (2011) River channelization reduces nutrient flow and
485 macroinvertebrate diversity at the aquatic terrestrial transition zone. *Ecosphere*
486 2:art35. doi: 10.1890/ES11-00047.1
- 487 Landry J-S, Parrott L (2016) Could the lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead
488 to consequential landscape-scale effects? *Ecosphere* 7:e01265. doi: 10.1002/ecs2.1265

- 489 Lemly AD (1982) Modification of benthic insect communities in polluted streams: combined
490 effects of sedimentation and nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 87:229–245. doi:
491 10.1007/BF00007232
- 492 Liess M, Von Der Ohe PC (2005) Analysing effects of pesticides on invertebrate communities
493 in streams. *Environ Toxicol Chem* 24:954–965. doi: 10.1897/03-652.1
- 494 Magbanua FS, Townsend CR, Hageman KJ, et al (2016) Individual and combined effects of
495 fine sediment and glyphosate herbicide on invertebrate drift and insect emergence: a
496 stream mesocosm experiment. *Freshw Sci* 35:139–151. doi: 10.1086/684363
- 497 Martin-Creuzburg D, Kowarik C, Straile D (2017) Cross-ecosystem fluxes: Export of
498 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects.
499 *Sci Total Environ* 577:174–182. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.10.156
- 500 Météo France (2017) Données Climatiques de la station de Rennes. source :
501 <http://www.meteofrance.com/climat/france/rennes/35281001/normales>. Accessed 13
502 Nov 2017
- 503 Motoda, S. 1959. Devices of simple plankton apparatus. *Memoirs of the Faculty of Fisheries,*
504 *Hokkaido University*, 1:73–94.
- 505 Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K (2014) How wide is a stream? Spatial
506 extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis.
507 *Ecology* 95:44–55. doi: 10.1890/12-1628.1
- 508 Nagasaka A, Nakamura F (1999) The influences of land-use changes on hydrology and
509 riparian environment in a northern Japanese landscape. *Landsc Ecol* 14:543–556. doi:
510 10.1023/A:1008164123102
- 511 Naiman RJ and Décamps H (1997) THE ECOLOGY OF INTERFACES: Riparian Zones.
512 *Annu Rev Ecol Syst* 28:621–658. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.621
- 513 Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from
514 generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133–
515 142. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- 516 Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between
517 terrestrial and aquatic food webs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:166–170
- 518 Paetzold A, Schubert CJ, Tockner K (2005) Aquatic Terrestrial Linkages Along a Braided-
519 River: Riparian Arthropods Feeding on Aquatic Insects. *Ecosystems* 8:748–759. doi:
520 10.1007/s0021-005-0004-y
- 521 Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N. 2012. Le réseau hydrographique théorique (RHT) français
522 et ses attributs environnementaux, *Géomorphologie : relief, processus, environnement*
- 523 Piscart C, Genoel R, Doledec S, et al (2009) Effects of intense agricultural practices on
524 heterotrophic processes in streams. *Environ Pollut* 157:1011–1018. doi:
525 10.1016/j.envpol.2008.10.010

526 Piscart C, Navel S, Maazouzi C, et al (2011) Leaf litter recycling in benthic and hyporheic
527 layers in agricultural streams with different types of land use. *Sci Total Environ*
528 409:4373–4380. doi: 10.1016/j.scitotenv.2011.06.060

529 Poepperl R (2000) Benthic secondary production and biomass of insects emerging from a
530 northern German temperate stream. *Freshw Biol* 44:199–211. doi: 10.1046/j.1365-
531 2427.2000.00558.x

532 Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web
533 ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual review of ecology*
534 and systematics 289–316

535 Popova ON, Haritonov AY, Sushchik NN, et al (2017) Export of aquatic productivity,
536 including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. *Sci*
537 *Total Environ* 581-582:40–48. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.01.017

538 QGIS Development Team, 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source
539 Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>

540 Quinn JM, Hickey CW (1990) Characterisation and classification of benthic invertebrate
541 communities in 88 New Zealand rivers in relation to environmental factors. *New*
542 *Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 24:387–409. doi:
543 10.1080/00288330.1990.9516432

544 Rabení CF, Doisy KE, Zweig LD (2005) Stream invertebrate community functional responses
545 to deposited sediment. *Aquat Sci* 67:395–402. doi: 10.1007/s00027-005-0793-2

546 Raitif J, Plantegenest M, Piscart C, Roussel J-M (in revision) From stream to land: ecosystem
547 services provided by stream insects to agriculture. *Agric Ecosyst Environ*

548 Rand TA, Tylianakis JM, Tscharntke T (2006) Spillover edge effects: the dispersal of
549 agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol*
550 *Lett* 9:603–614. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x

551 R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
552 for Statistical Computing, Vienna, Austria

553 Reynolds SK, Benke AC (2012) Chironomid production along a hyporheic gradient in
554 contrasting stream types. *Freshw Sci* 31:167–181. doi: 10.1899/11-017.1

555 Richardson JS, Zhang Y, Marczak LB (2010) Resource subsidies across the land-freshwater
556 interface and responses in recipient communities. *River Res Appl* 26:55–66. doi:
557 10.1002/rra.1283

558 Sallenave RM, Day KE (1991) Secondary production of benthic stream invertebrates in
559 agricultural watersheds with different land management practices. *Chemosphere*
560 23:57–76. doi: 10.1016/0045-6535(91)90116-U

561 Shieh S-H, Ward JV, Kondratieff BC (2003) Longitudinal changes in macroinvertebrate
562 production in a stream affected by urban and agricultural activities. *Arch Für*
563 *Hydrobiol* 157:483–503. doi: 10.1127/0003-9136/2003/0157-0483

- 564 Sponseller RA, Benfield EF, Valett HM (2001) Relationships between land use, spatial scale
565 and stream macroinvertebrate communities. *Freshw Biol* 46:1409–1424. doi:
566 10.1046/j.1365-2427.2001.00758.x
- 567 Statzner B, Resh VH (1993) Multiple-site and-year analyses of stream insect emergence: a
568 test of ecological theory. *Oecologia* 96:65–79. doi: 10.1007/BF00318032
- 569 Stenroth K, Polvi LE, Fältström E, Jonsson M (2015) Land-use effects on terrestrial
570 consumers through changed size structure of aquatic insects. *Freshw Biol* 60:136–149.
571 doi: 10.1111/fwb.12476
- 572 Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2010) Invertébrés d’eau douce
573 systématique, biologie, écologie. CNRS éd., Paris
- 574 Wagenhoff A, Townsend CR, Phillips N, Matthaei CD (2011) Subsidy-stress and multiple-
575 stressor effects along gradients of deposited fine sediment and dissolved nutrients in a
576 regional set of streams and rivers: Sediment and nutrients in streams. *Freshw Biol*
577 56:1916–1936. doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02619.x
- 578 Werneke U, Zwick P (1992) Mortality of the terrestrial adult and aquatic nymphal life stages
579 of *Baetis vernalis* and *Baetis rhodani* in the Breitenbach, Germany (Insecta:
580 Ephemeroptera). *Freshwater Biology* 28:249–255. doi: 10.1111/j.1365-
581 2427.1992.tb00581.x
- 582 Whittingham MJ, Stephens PA, Bradbury RB, Freckleton RP (2006) Why do we still use
583 stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* 75:1182–
584 1189. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01141.x
- 585 Yuen EYL, Dudgeon D (2016) The magnitude and seasonality of aquatic insect subsidies to
586 tropical stream riparia in Hong Kong. *Aquat Sci* 78:655–667. doi: 10.1007/s00027-
587 015-0455-y
- 588 Zuur A, Ieno EN, Walker N, et al (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology*
589 with R. Springer-Verlag, New York

Table 1. Comparison of temporal and spatial fitted mix-models for each taxon. Summarizing statistics are: Akaike Information Criterion score corrected for small sample size (AIC_c), the variance explained by fixed parameters (marginal R^2) and both fixed and random parameters (conditional R^2) of the model. Null models are intercept-only models, which have no fixed parameter and the same random structure as fitted models. They are used as bases of comparison against fitted models for AIC_c and R^2 . For a given taxon and scale (*i.e.* temporal or spatial), lower AIC_c indicates a better fit of the model to the data, higher marginal/conditional R^2 indicate greater goodness-of-fit (the amount of variance explained).

Taxon	Statistic	Temporal model		Spatial models		
		Null	Sampling campaign	Null	Watershed	Site
Chironomidae	AIC_c	305.1	298.6	301.8	294.9	293.5
	Marginal/conditional R^2	0.0/22.0	10.9/34.9	0.0/32.7	21.4/32.5	15.9/41.9
Trichoptera	AIC_c	323.6	285.4	294.3	292.2	272.0
	Marginal/conditional R^2	0.0/13.3	34.1/52.4	0.0/52.5	11.6/50.5	23.9/57.2
Ephemeroptera	AIC_c	225.3	196.1	204.2	195.7	201.7
	Marginal/conditional R^2	0.0/11.4	33.9/52.1	0.0/51.8	18.8/50.9	11.9/43.5

Table 2. Mean annual dry mass (with range of values in brackets when available) of emerging aquatic insect or secondary production. Values in italics correspond to estimates based on the Poepperl (2000) Emergence:Production ratio. EPT = Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera.

References	Location	Stream order or width	Landscape	Annual emergence g m ⁻²	Annual secondary production g m ⁻²	Taxa
Jackson & Fisher 1986	Arizona, USA	3-4 m	Desert	13.8	58.3	Chironomidae
				4.4	55.5	Ephemeroptera
				2.9	3.6	Trichoptera
Berg & Hellenthal 1991	Indiana, USA	third order	Agriculture/Forest	5.4	29.7	Chironomidae
Sallenave et Day, 1991	Ontario, Canada	2-4 m	Agriculture/Forest	2.9 [1.1-4.7]	15.6 [5.8-25.4]	Trichoptera
Poepperl 2000	Schleswig-Holstein, Germany	6 m	Agriculture	1.1 [0.6-1.3]	5.3 [3-6.1]	Diptera
				0.1 [0.01-0.1]	0.6 [<0.1-0.9]	Ephemeroptera
				0.5 [0.3-0.6]	1.9 [1-2.1]	Trichoptera
Shieh <i>et al.</i> 2003	Colorado, USA	fifth order	Agriculture	4.2 [3.3-5]	23.2 [17.9-27.2]	Chironomidae
				0.4 [0-0.7]	2.4 [0.02-3.7]	Ephemeroptera
				1.7 [0.4-2.2]	9.5 [2.3-12]	Trichoptera
Gücker <i>et al.</i> 2011	Berlin, Germany	3-4 m	Agriculture	-	3.9 [0.4-70.9]	EPT + Chironomidae + other taxa
Reynolds & Benke 2012	Alabama, USA	second order	Forest	5.3 [1.4-12.5]	29.2 [7.8 - 68.3]	Chironomidae
Johnson <i>et al.</i> 2013	Kentucky, USA	6 m	Agriculture/Forest	-	21.8	EPT + Chironomidae + other taxa
		6 m	Agriculture/Forest	1.4	7.5	EPT
Yuen & Dudgeon 2016	Hong Kong, China	third or fourth order	Forest	0.9 [0.7-1.2]	4.9 [3.8-6.6]	EPT + Chironomidae + other taxa
This study	Brittany, France	third order	Agriculture	3.8 [1.4-7.4]	21 [7.9-40.2]	EPT + Chironomidae
				1.1 [0.2-2.2]	6.1 [1.3-11.8]	Chironomidae
				0.7 [0.1-1.6]	3.7 [0.4-7.6]	Ephemeroptera
				2.1 [0.7-4.9]	11.2 [2.9-24.8]	Trichoptera

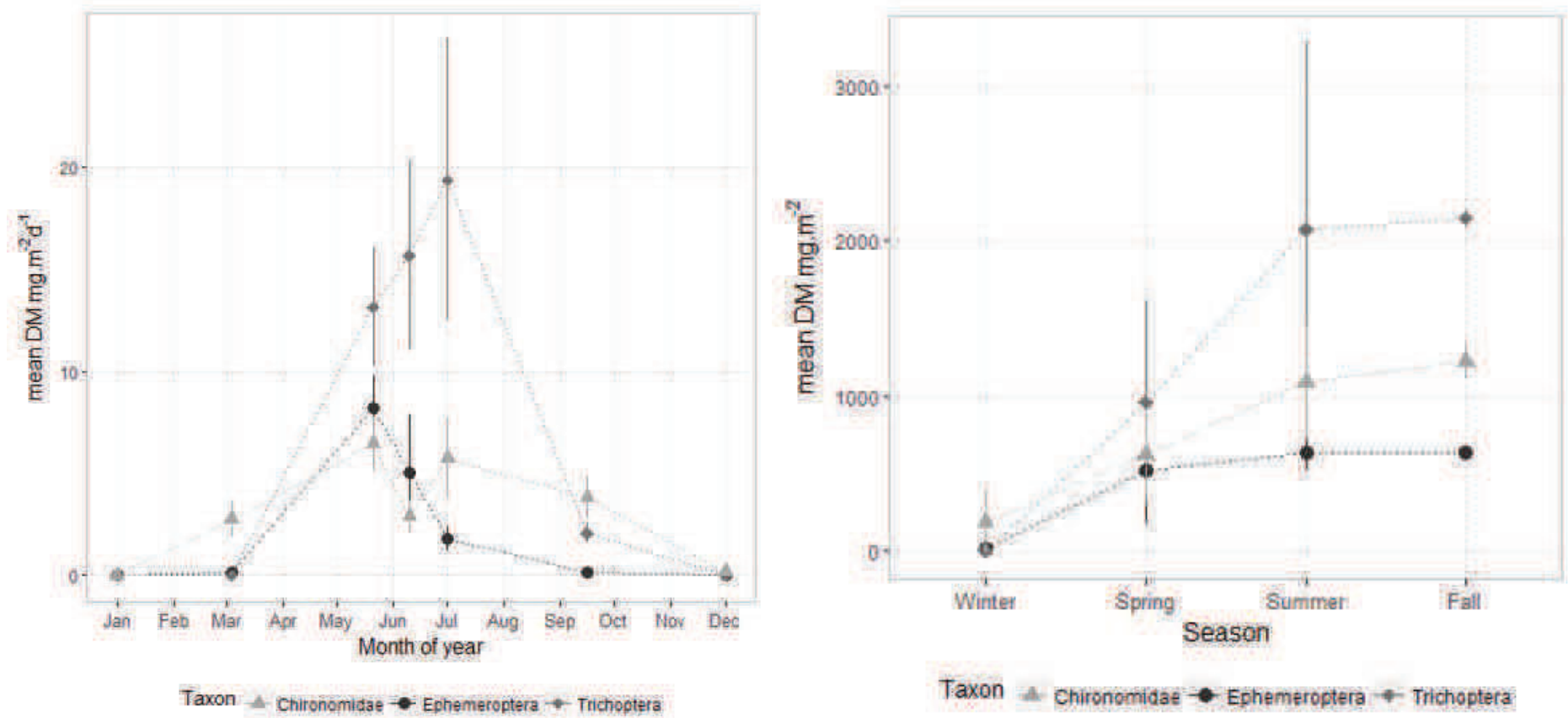


Figure 1. Emergence of aquatic insects dry mass (DM) all sites combined. Left panel shows mean (± 1 standard deviation SD) daily values for each sampling date and taxonomic group. Right panel shows the mean (± 1 SD) cumulative emergence by season (see text for details).

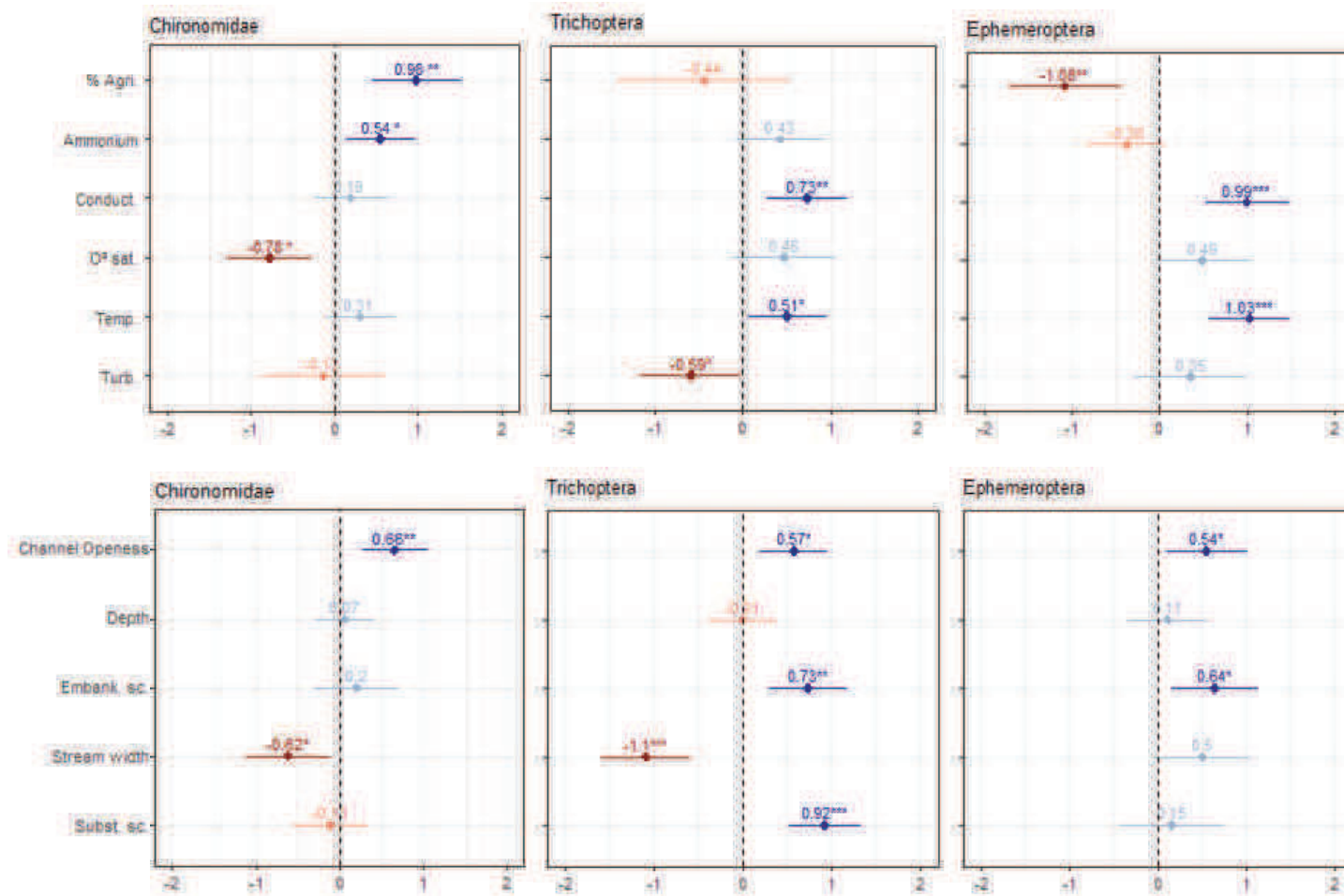


Figure 2. Standardized effect of environmental variables (mean effect size $\pm$ 90% confidence interval) at watershed and site scales on emerging biomass of Chironomidae (left), Trichoptera (middle) and Ephemeroptera (right). Upper panel: Watershed-scale variables; % Agri = Percentage of watershed area covered by agriculture (cropland and pasture), Ammonium = Ammonium (NH₄⁺) concentration in water, Conductivity =

Water conductivity, O² Sat. = Oxygen saturation, Temp. = Water temperature, Turb. = Water turbidity. Lower panel: Site-scale variables;

Channel Openness = Proportion of non-canopy cover over the stream channel, Depth = Water depth, Embank. Sc. = Stream width divided by bank height, Stream width = channel width, Subst. sc. = Substratum score, based on modified Wenworth classification (Cummins, 1962).

Colors indicate degree of positive or negative effect. ° = $p < 0.10$, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$

S1: Stream parameters at the watershed scale (with coefficients of variations)

Watershed	Flume	Garun	Illet	Ise	Serein	Vaunoise	Veuvre	Yaigne
Sites	Champagne	Roncelinais	Jardière Rocher	Tertre Ourmais Bray	Ormal	Moulin	Fèvre Vallée	Sauvagère
Area (km ²)	136	126	168	110	64	115	180	62
Semi-natural (%)	1	6	27	3	16	1	11	1
Artificial (%)	11	6	4	9	2	7	4	9
Agricultural (%)	88	88	69	88	82	92	85	89
Discharge (m ³ /s)	0.9	0.9	1.4	0.7	0.4	0.7	1.5	0.4
Water temperature (°C)	11.6 (0.4)	11.0 (0.5)	10.5 (0.5)	12.1 (0.4)	11.2 (0.5)	11.1 (0.4)	12.9 (0.5)	10.2 (0.4)
Turbidity (FNU)	9.7 (0.7)	8.3 (0.7)	13.4 (0.5)	9.8 (0.5)	9.8 (0.7)	12.9 (0.4)	9.2 (0.4)	5.7 (0.5)
Conductivity (µS/cm)	430 (0.3)	1,126 (0.9)	358 (0.3)	378 (0.1)	276 (0.2)	807 (0.6)	533 (0.6)	518 (0.2)
Nitrates (mg NO ₃ ⁻ /L)	25.7 (0.2)	25.0 (0.2)	11.1 (0.6)	28.1 (0.2)	17.6 (0.6)	17.1 (0.4)	11.5 (0.4)	30.1 (0.5)
Ammonium (mg NH ₄ ⁺ /L)	0.25 (0.7)	0.13 (0.6)	0.17 (1.1)	0.09 (0.2)	0.23 (0.6)	0.23 (0.6)	0.17 (0.4)	0.10 (0.9)
Phosphores (mg total P/L)	0.28 (1.2)	0.20 (0.3)	0.19 (0.6)	0.11 (0.3)	0.21 (0.7)	0.22 (0.5)	0.12 (0.3)	0.14 (0.4)
Suspended matter (mg DM/L)	19 (1.1)	7 (0.5)	15 (0.6)	10 (0.5)	10 (0.6)	16 (0.4)	10.2 (0.5)	9 (0.8)
Oxygen saturation (%)	95 (0.1)	89 (0.1)	84 (0.2)	94 (0.1)	84 (0.2)	88 (0.1)	87 (0.2)	85 (0.2)

S1 (continued): Habitat parameters at the site scale (one set of parameters for each tent)

Sites	Champagne		Roncinelais		Jardière		Rocher		Bray		Ourmais		Tertre		Ormal		Moulin		Vallée		Fèvre		Sauvagère	
Substrat score	2.72	2.94	1.99	1.52	0.69	2.74	1.28	0.19	2.40	2.88	1.10	1.27	0.35	0.07	1.48	1.52	0.85	1.07	2.89	2.42	2.24	1.64	1.88	1.11
Substrat index	1.16	1.14	1.61	1.42	0.84	1.62	1.20	0.38	1.18	1.14	1.18	1.20	0.56	0.19	1.37	1.23	0.97	1.05	1.06	1.48	1.47	1.33	1.48	1.23
Channel openness (%)	54	64	92	51	41.2	12	34	34	32	51	6	6	12	13	24	11	30	80	51	12	52	16	17	2
Bank height (cm)	162	138	50	62	138	90	132	136	154	150	100	120	100	92	166	150	140	136	126	82	96	130	152	130
Stream width (cm)	560	490	430	450	750	710	540	570	450	640	700	700	360	410	420	370	600	600	720	710	760	910	470	440
Embankment score	3.5	3.6	8.6	7.5	5.5	8.2	5.8	4.2	3.0	4.3	7.0	5.8	3.6	4.5	2.6	2.5	4.3	4.4	5.9	9.2	9.5	7.0	3.2	3.4
Water depth (cm)	39	38	23	32	34	27	30	35	50	19	54	39	15	38	33	24	31	26	26	29	43	34	19	28
Silt depth (cm)	0	0	0	1	10	1	41	14	1	0	5	2	11	28	3	2	7	2	0	0	0	2	0	8
Current velocity (m/s)	0.12	0.10	0.17	0.17	0.14	0.22	0.11	0.11	0.11	0.27	0.05	0.06	0.10	0.04	0.02	0.02	0.13	0.13	0.19	0.19	0.12	0.11	0.17	0.12

S2: Total dry mass (mg DM) of emerging insects caught at each site, summed from all 6 campaigns

	Champagne	Roncelinais	Jardière	Rocher	Bray	Ourmais	Tertre	Ormal	Moulin	Vallée	Fèvre	Sauvagere
Ephemeroptera	66.8	170.2	198.0	185.7	147.4	682.9	133.6	39.5	111.5	352.0	306.0	21.8
Trichoptera	769.4	1,326.1	184.5	222.3	577.4	336.1	518.8	734.5	364.1	1107.4	872.6	302.5
Chironomidae	198.4	250.7	52.6	175.1	151.0	93.1	307.6	497.3	440.6	632.3	358.8	220.3
Total	1,034.6	1,747.0	435.1	583.1	875.8	1,112.1	960.0	1,271.3	916.2	2,091.7	1,537.4	544.6

S3: Daily dry mass (mg DM/m²/d) of emerging insects caught for each site (mean of the two tents) and campaign

[illegible]

Annexe 3

Article 3

Evidence of spatial deposit
of aquatic subsidies through
dispersal of adult aquatic
insects emerging from
agricultural streams

Evidence of spatial deposit of aquatic subsidies through dispersal of adult aquatic insects emerging from agricultural streams

Julien Raitif^{1,2}, Jean-Marc Roussel^{2,3}, Manuel Plantegenest¹

¹ IGEPP, Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes, Agrocampus Ouest, 65 rue de Saint Briec, F-35042 Rennes, France

² INRA, Agrocampus-Ouest, Ecology and Ecosystem Health, 65 rue de Saint-Briec, F-35042 Rennes, France

³ Management of aquatic ecosystems in agricultural watersheds, INRA, Agence Française pour la Biodiversité, Rennes, France

Abstract

Numerous studies highlighted that cross-habitat linkages significantly influence functioning of recipient ecosystems. The importance of the dispersal of winged adult aquatic insects emerging from streams has notably been studied for many terrestrial predators in riparian habitats. While a great amount of studies exists to assess this topic of research in natural or semi-natural landscapes, few works have been led in agricultural landscapes. By altering the emerging biomass and the dispersal pattern of adult aquatic insects, agriculture practices could modify the magnitude and extent of aquatic subsidies depositing on land. We investigated the fate of adult aquatic drymass (DM) emerging from third-order agricultural streams in northwestern France. Our results highlighted that all taxa dispersed much farther in agricultural landscapes than in natural settings. We estimated that $1.4 \text{ kg DM ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ of emerging aquatic insects fell between 0 and 10 meters from stream hedges. This near-stream deposit is insured mainly by Ephemeroptera and Trichoptera. We further calculated that more than 45% of this aquatic biomass, approximately $1 \text{ kg DM ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, dispersed and eventually dropped on the ground between 10 and 100 meters from the stream, notably through Chironomidae dispersal. Agriculture intensification could notably promote the dispersal of aquatic insect taxa by increasing landscape permeability to winged insect movement. By delivering pulses of resources to agricultural lands at critical time of year (*e.g.* early spring and fall) and at great range of distances from streams (up to 100 meters), subsidies flowing from agricultural streams may well support many terrestrial predators useful for agriculture.

Keywords: agroecosystems; winged stream insects; emergence; dispersal; aquatic subsidies; deposition on land

1 Introduction

Cross-habitat linkages have greatly aroused ecologist interest over the last decades. In their review, Polis et al. (1997) highlighted the significant contribution of flux of matter, energy and nutrients flowing from water to land with the dispersal of winged adult aquatic insects. Since then, many studies assessed the importance of aquatic subsidies for the functioning of terrestrial ecosystems. By entering terrestrial food-webs early in the season when secondary production is low (Larsen et al. 2016), aquatic subsidies are notably very important to sustain community of terrestrial predators. For example in riparian area, strong aquatic prey-terrestrial predator interactions have been observed for birds (Iwata et al. 2003), lizards (Sabo and Power 2002) and bats (Hagen and Sabo 2011). Instream dispersal of larvae and adult aquatic invertebrates has long been studied (Williams and Hynes 1976; Hershey et al. 1993), but inland dispersal of adult aquatic insects is a much lesser known process. Similarly, whereas temporal variability of subsidies provided by emergence of aquatic insects has been studied thoroughly (*e.g.* Nakano and Murakami 2001; Larsen et al. 2016), fewer studies have considered the spatial extent of aquatic insect deposition on land (but see Sanzone et al. 2003; Briers et al. 2005; Dreyer et al. 2015). Muehlbauer et al. (2014) estimated that the most dominant groups of aquatic insect emerging from stream (*i.e.* Ephemera, Plecoptera, Trichoptera – EPT – and Chironomidae) could disperse in significant amounts to great distances, up to 100 m or more from the stream. With this work, Muehlbauer and colleagues provided useful data showing that spatial extent of stream influence must be taking into account. But with only 1 study in an agricultural landscape out of 31 studies included, this review highlighted that deposition of aquatic insects in agricultural landscape still has to be quantified.

The effect of agriculture pressure on both magnitude of emergence and dispersal of winged adult stream insects has recently been reviewed by Raitif et al. (2019). Notably, the magnitude

and extent of aquatic subsidies could be significantly modified under agriculture pressure. Indeed, the density of small stream insects with winged adult stage tends to be greater in agricultural watershed (Stenroth et al. 2015; Greenwood and Booker 2016). Further, Carlson et al. (2016) found that Chironomidae and Trichoptera dispersed farther inland in agricultural landscapes than in forested ones, and that dispersion depended on local abiotic conditions (temperature, wind, topography). Raitif et al. (2019) outlined the potential implications of such aquatic subsidies as ecosystem services to agriculture, including pollination, fertilization and pest control. Filling this gap of knowledge about the quantity of stream aquatic deposition in agricultural landscape is not an easy task however, since it requires estimating simultaneously aquatic emergence and terrestrial dispersion of aquatic winged insects.

The present work relies on companion study on aquatic insect biomass emerging (Raitif et al. 2018). By using floating traps set up on twelve agricultural streams, Raitif et al. (2018) estimated that the dry mass of aquatic insects ranged between 1445 and 7374 mg m⁻² y⁻¹. The fate of the aquatic biomass into agricultural landscape was monitored using passive intercept traps installed in crop fields in the vicinity of the same agricultural streams. Our objectives were (i) to measure the temporal and spatial variation of inland dispersal of adult stream insects and to (ii) estimate the deposit of aquatic insect biomass in agricultural land. We hypothesized that under agriculture intensification both magnitude and extent of aquatic insect deposition is stronger than in forested landscape. We also expected that both dispersal and deposition patterns vary according to dominant taxonomic groups.

2 *Material & Methods*

2.1 *Site selection*

Study was carried out in the Ille-et-Vilaine county (Brittany), France. The climate is temperate with mean annual temperature ranging from 10.5 to 12.5 °C and cumulative annual rainfall reaching approximately 700mm (Météo France, 2017). Landscape is dominated by intensive farming, relying on large amount of inputs (fertilizers, pesticides) and resulting in a strong alteration of landscape (*e.g.* clear-cut of riparian vegetation and forests). We selected 12 sites in 8 watersheds. Each site consists of a small-grain cereal field bordered by a third-order permanent stream of approximately 6 meters wide. In each field, a grass-strip (5 to 12 meters wide) separates stream from crop field. A complete description of water chemistry of each watershed and landscape parameters can be found in (Raitif et al. 2018).

2.2 *Aquatic insect sampling on field*

2.2.1 *Emergence*

We monitored aquatic insect emergence with two emergence traps per site. Traps consisted of a floating pyramidal tent (1 m² at its base) made of nylon mesh and anchored to shorelines with ropes. One trap was set in a deep and silty habitat and the other in a shallow gravel-pebble habitat to cope with the influence of natural habitat heterogeneity on aquatic insects (Tachet et al. 2010). Adult insects were collected in a plastic bottle placed at the top of the trap and filled with a mix of water, concentrated detergent and propylene glycol (approx. 20%) to preserve insects. Upon collection, aquatic insects were stored in alcohol (70%). Methods are thoroughly described in Raitif et al. (2018).

2.2.2 *Dispersal on land*

Passive intercept traps were used to monitor terrestrial dispersal of winged stream insects. There are several methods to quantify the dispersal of adult flying insects (Usseglio-Polatera 1987; Collier and Smith 1994; Petersen et al. 2004). Sticky traps are commonly used because they are cheap, robust against harsh weather and require relatively less work on field than the other methods. By using translucent material, sticky traps can be considered as not attractive and not influencing insects movement (Smith et al. 2014). Each sticky trap consisted of an A3 transparent film (29.7*42 cm, 1250 cm²) coated with a non-drying, odorless and colorless adhesive (Tangle-trapTM, The Tanglefoot Company, Grand Rapids, MI, U.S.A.). The coated transparent sheets were attached to an A3 plexiglass plate and fixed to a pole at 1 meter above the ground. We settled 2 transects of 5 sticky traps at each site. Each transect was perpendicular to the river channel, facing the corresponding emergence trap set up in the river. At each transect the first trap was on the riverbank, at approximately 1 meter from stream edge. The 4 next sticky traps were randomly settled within 4 ranges of distances (in meters): [2-7], [8-15], [16-30], and [31-50]. We chose a maximum distance of 50 meters to reduce the possible influence of other aquatic and terrestrial ecosystems. For instance, ditches and hedges are known to provide suitable habitat for aquatic or semi-aquatic insects (Delettre and Morvan 2000; Herzon and Helenius 2008). Further, the great majority of adult aquatic insects disperse less than 50 meters, except for chironomids (Muehlbauer et al. 2014). After collection, each A3 transparent film was detached, wrapped in plastic foil and frozen at -20°C upon analysis. At laboratory, insects collected on each A3 sample were counted and sorted in three categories, Ephemeroptera, Trichoptera and Chironomidae.

2.2.3 *Period of sampling*

Our objective was to estimate simultaneously emergence and dispersal patterns of adult aquatic insects. Due to logistic constraints or farmers' work at fields, the work was done from April 2016 to February 2017 (Table 1). At each site, emergence and sticky traps were collected after 7 consecutive days of trapping. Ten days per campaign were necessary to proceed the 12 sites because of travel time between sites. The timeline was designed to match main periods of aquatic insect emergence, which occurs mainly in spring (March to June) and to a lesser extent in summer and early fall (July to October), and almost stops during cold and high-discharge winter months (Corbet 1964). An additional emergence trapping session was carried out in December 2016 at one site only to avoid damage on equipment in windy and flooded conditions. It confirmed that insects neither emerge nor disperse in coldest times at the end of fall or during winter. A total of 111 emergence samples, totalizing 777 days of aquatic insect emergence, were collected (11 samples were lost due to strong winds, flash floods or vandalism). A total of 590 sticky traps were collected, 20 traps were lost because of strong winds, vandalism or collision with agricultural machinery.

2.3 *Estimation of aquatic insect deposition rate on land*

2.3.1 *Fitting decay function of aquatic insects dispersal*

To assess the rate of deposition of adult aquatic insects as a function of distance from the stream, we combined results from emergence traps and sticky traps. We first quantified the dry mass (DM) of aquatic insects emerging from the studied streams per unit of water area and time ($\text{mg DM m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $\text{mg DM m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). We then estimated the dispersal decay function for each emerging group (Ephemeroptera, Trichoptera and Chironomidae). We

finally assessed the terrestrial annual deposition of aquatic insects at different distances from streams. We multiplied the area under the curve of the decay function at these distances by the annual emerging DM from a stream section of 100 meters and 6 meters wide at each site. We observed two different patterns of dispersal. The first was a typical exponential decay of abundance with distance (Briers et al. 2002; Petersen et al. 2004), for Ephemeroptera and Trichoptera dispersal data. A different pattern was observed for Chironomidae, including a decrease at the vicinity of the river edge, followed by an increase and a decline with rising distances. This pattern is less common but has already been noticed by Dreyer et al. (2015) for chironomids deposit from lake to land. We chose thus to fit an exponential model to Ephemeroptera and Trichoptera data and a local-maximum model to Chironomidae data.

The exponential model (1) was defined by:

$$Abundance = a \cdot \exp^{-b \cdot X} \quad (1)$$

and the “local-maximum” model (2) by

$$Abundance = a \cdot \exp^{-b \cdot X} + c \cdot X \cdot \exp^{-d \cdot X} \quad (2)$$

where a, b, c, d were parameters to be estimated. Parameter a described the trapped abundance at distance $X=0$ from the stream (*i.e.* estimation of abundance above the stream), b the decay with distance at stream vicinity, c the shape of the rebound and d the decay with increasing distance from stream.

The Poisson distribution did not accommodate well with overdispersed data of Chironomidae and excess of zeros for Trichoptera and Ephemeroptera. We thus used a zero-inflated negative binomial distribution to model the random variation in observed abundance for Trichoptera and Ephemeroptera, which performed better than Poisson or zero-inflated Poisson models, and a negative binomial distribution for Chironomidae. To account for the variation of dispersal process parameters across sites and time, we implemented a Hierarchical Bayesian

Model (HBM). HBM allows improving inference quality by borrowing strength from data rich to data poor samples, to extrapolate, for instance, results when dispersal data are missing (Parent and Rivot 2013). Various schemes of HBMs embedding were fitted and compared (Table 2).

2.3.2 *Calculation of deposition amount on land*

To calculate the amount of deposition of studied taxa on land we first computed the predicted insect abundance between 0 and 150 meters away from the stream with the Bayesian posterior distribution provided by the best fitted model for each group of insects. Models predicted an abundance close to zero for the corresponding aquatic taxa farther inland. We then calculated deposition proportion as a function of distance X from the stream by computing the area under the fitted curve, using the trapezoidal rule estimate, divided by the total area under the curve (from 0 to 150m). The result provided an estimate of the cumulative proportion of aquatic insects that fell between stream and X meter(s) away from stream. We also calculated the deposit proportion in several distance intervals: [0-1],]1-5],]5-10],]10-20],]20-50],]50-100],]100-150]. We finally multiplied annual emergence data with deposit proportion estimates to calculate annual dry mass deposition on land as a function of distance for each site. We thus obtained deposit estimation for each site at each distance or interval of distances considering a stream width of 6 meters and 100 meters long (in g DM for each distance or g DM intervals⁻¹ yr⁻¹).

2.4 *Statistical analysis*

Model fitting was carried out using Bayesian Monte Carlo Markov Chain (MCMC). Uninformative prior were used for each parameter. As abundance of Chironomidae were far greater and more variable than that of Trichoptera or Ephemeroptera across sites and dates of sampling, we used wider range of uninformative prior for modelling Chironomidae dispersal.

Convergence of the MCMC chain was verified by running 3 chains with different starting values for parameters, for 1,000,000 iterations keeping only 1 out of 100 iterations (*i.e.* thinning to 100). Convergence was assessed using Gelman-Rubin shrink factor diagnostics (Brooks & Gelman, 1998). To assess prediction accuracy we calculated Bayesian *P-values* (Gelman, Meng, & Stern, 1996). These values are obtained by comparing differences between observed, or predicted data, and model expectation. The proportion of observed residuals greater than predicted residuals is expected to be close to 0.5, with a commonly accepted range of values laying between 0.1 and 0.9. We calculated Bayesian *P-values* for each taxon and hierarchy (site or site/date) model. The best model was chosen using Watanabe-Akaike information criterion (WAIC, Hooten and Hobbs 2015). We performed all analysis using R software (R Core Team, 2013). We used *Rjags* package (Plummer, 2016) for MCMC simulations, posterior predictive checking and WAIC computation and *pracma* package (Brochers, 2018) to estimate areas under curve.

3 Results

3.1 Aquatic insect emergence

We caught 64,027 insects in emergence traps during the study. The overall relative abundance of studied taxa were 91% of Chironomidae, 6% of Trichoptera and 3% of Ephemeroptera. Other taxa, including Plecoptera were rare (< 0.1%) and discarded for further analysis. Emergence of Chironomidae occurred all year long, except in winter when it collapsed. Conversely, Trichoptera and Ephemeroptera peaked in spring and decreased sharply during summer. Daily emergence values at each sampling date are given in Supplementary Material S1. Trichoptera contributed the most to annual emergence with $2.1 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, followed by Chironomidae with $1.1 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ and Ephemeroptera with $0.7 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. Estimated total annual

emergence dry mass ranged between 1.4 to 7.4 g m⁻² y⁻¹ across studied sites for an average of 3.8 g m⁻² y⁻¹.

3.2 Inland dispersal of adult aquatic insects

We captured 416783 insects on sticky traps during the study. A large proportion of caught insects (> 90%) belonged to terrestrial taxa (Diptera, Hymenoptera, Coleoptera) and were ignored. Adult aquatic insects accounted for approximately 8% of the captures with 32406 insects, among which 7% were Chironomidae (30141 ind.), 0.1% were Ephemeroptera (703 ind.), 0.2% were Trichoptera (824 ind.). We also captured significant numbers of Megaloptera (0.2%, 704 ind.). Plecoptera were extremely rare (< 0.01%). Megaloptera and Plecoptera usually emerged by crawling on land (Hynes 1976; Elliott 1996), therefore their emerging flux was not quantified by floating emergence traps. They were thus ignored for further analysis. Chironomidae dispersal occurred at all sampling dates and was high in April (sampling 1), when 48% of all Chironomidae were captured. Ephemeroptera dispersed mostly in May (sampling 2) with 67% of the captures observed at this date and to a lesser extent in April (sampling 1) with 19% of the captures. Peak of Trichoptera captures occurred in May (sampling 2) with 42% of captures but they remained abundant in June and early-July (samplings 3 and 4) with respectively 20% and 23% of captures. We observed a great range of capture numbers between studied sites. Depending on the site, total annual captures ranged from 706 to 5125 for Chironomidae, 23 to 131 for Ephemeroptera and 19 to 298 for Trichoptera.

For statistical consideration, sampling sessions (*i.e.* all sites combined for one campaign) totalizing less than 100 captured insects of a given taxon were discarded. Similarly, if total captures during a sampling campaign at a given site equaled or were lower than 5 individuals, the whole sample was discarded. For Chironomidae, we observed a continuous increase of

captures with rising distances from stream at few specific sites and dates (6 out of 60). We assumed these observations were due to exceptional events of unknown source and discarded them for further analysis. Consequently, dispersal data were available for sampling campaigns 1 to 5 for Chironomidae, 1 and 2 for Ephemeroptera and 2 to 4 for Trichoptera. Decay functions and deposit rates were fitted on 530, 190 and 300 samples in Chironomidae, Ephemeroptera and Trichoptera respectively.

3.3 Dispersal functions

Results of the fitting procedure for the best models are presented in Table 2. Complete results obtained for posterior checking are provided in Supplementary Material S2. For both Ephemeroptera and Trichoptera dispersal data, the best model was an exponential HBM with parameters depending on the site. Analysis of all *Pvalues* plotted against distance from stream (Supplementary Material S2) revealed that the best models exhibited a lack of fit for several distances to river superior to 20 meters (~ 7.5 % and 6.5 % of *Pvalues* inferior to 0.05, for Trichoptera and Ephemeroptera respectively). However, mean *Pvalues* for both Trichoptera (*Pvalue* = 0.29) and Ephemeroptera (*Pvalue* = 0.38) confirmed that models accurately accommodated the data.

We estimated that abundance of Ephemeroptera was at 50% of its near-stream abundance from 3 to 25 meters away from the stream, 8 meters on average (Figure 1). It was at 10% at a distance ranging from 10 to 78 meters for an average of 35 meters. The averaged maximal dispersal distance, defined as the distance at which less than 1% Ephemeroptera was still captured, was estimated at 86 meters, ranging from 27 to 130 meters. The corresponding distance for Trichoptera were on average 5 meters (ranging from 2 to 11 meters) and 22 meters (ranging from 5 to 36 meters) respectively (Figure 1) with an average maximal distance of dispersal of 51 meters (ranging from 10 to 71 meters).

The decay function of Chironomidae dispersal was best explained by a local-maximum HBM including Site and Date influences on parameters (Table 2). Mean *Pvalue* was estimated at 0.5 (± 0.2) which confirms that model accommodated accurately the observed data. The distance at which Chironomidae were at 50% and 10% of the near-stream abundance were 25 meters (ranging from 6 to 34 meters) and 66 meters (ranging from 49 to 71 meters) respectively (Figure 1). The average maximal dispersal was estimated at 114 meters, ranging from 98 to 117 meters.

3.4 Estimation of annual aquatic insect deposition rate on land

Variation of inland dry mass deposition of aquatic insects are presented in Figure 2 and Table 3. On average, we estimated that 2303 g DM ha⁻¹ yr⁻¹ of adults of Ephemeroptera, Trichoptera and Chironomidae were deposited on a strip width of 100 meters along the streams. This deposition rate ranged from 867 to 4423 g DM ha⁻¹ yr⁻¹. Approximately 55% of this aquatic dry mass dropped between 0 and 10 meters away from the stream, and less than 1% farther than 100 meters from the stream. Spatial pattern of deposition also varied across our site (see range of values in Table 3). At 5 sites, deposit was almost equally distributed between 0-10m and 10-100m ranges. At 3 sites, 62% to 72% of deposit occurred before 10 meters away from the stream. At these sites, Trichoptera, which contributed for a great part of the total emergence, were mostly captured in the close vicinity of the stream (92% before 10 meters on average). Finally, more than 50% of deposition occurred farther than 10 meters at 3 sites where the greatest amount of emerging Chironomidae were reported.

4 Discussion

To our knowledge, this is the first study to provide estimates of inland deposition of winged adult aquatic insects as a function of distance from streams in an intensive agricultural landscape. We estimated the mean annual inland deposit at approximately 2.3 kg DM ha⁻¹ yr⁻¹

ranging from 0.9 to 4.4 kg DM ha⁻¹ yr⁻¹. We calculated that more than 45% of this aquatic biomass dispersed and eventually dropped on the ground between 10 and 100 meters from the stream sources. Reviewing literature based on forest streams mostly, Muehlbauer et al. (2014) estimated that 50% of aquatic insects emerging from streams dispersed at 1 m (for Trichoptera and Ephemeroptera) or 13 m (Chironomids) from stream hedge. Our results highlighted that all taxa were at 50% of their near-stream abundance much farther in agricultural landscapes than in the studies reviewed by Muehlbauer et al. (2014). More recently, Carlson et al. (2016) observed a similar pattern in a selection of Swedish rivers. They notably showed that dispersal of small aquatic dipterans and caddisflies was stronger at the vicinity of agricultural stream but decreased more sharply with rising distances from stream in agricultural landscapes than in forested landscaped. However, in our study, dispersal of Chironomidae and Trichoptera was at greater distances than Carlson's estimations. In their study, 55% of Chironomidae and 80% of Trichoptera were captured at less than 5 meters away from 2nd to 3rd order agricultural streams. In our study, only 15% of Chironomidae and 50% of Trichoptera were captured at less than 5 meters away from 3rd order agricultural streams. Compared to our study, Carlson and colleagues performed their study in relatively low intensive agricultural watersheds, and their sites were characterized by a high proportion of forests in the surrounding landscape (49% ± 10%) as well as large stripes of riparian vegetation (26 m ± 23m). In our study, proportion of forests was 8% (± 9%) only, and riparian vegetation stripes was often absent or never exceeded 3 meters. These results suggest that agriculture intensification can promote the dispersal of aquatic insect taxa by increasing landscape permeability to winged insect movement. This effect of vegetation on adult aquatic insects dispersal at both site and landscape scales has been discussed by Delettre and Morvan (2000), who showed that riparian hedge density and structural complexity (*i.e.* considering herbaceous, shrub and tree strata) strongly restricted dispersal of Chironomidae to the stream

corridor. They further observed a seasonal pattern of dispersion, with a decrease of long-distance dispersal of Chironomidae in summer, suggesting that riparian vegetation (notably tree leaves) acted as a natural barrier.

In our study, we observed a notable amount of Megaloptera on the interception traps located close to streams (Supplementary material S3). However, we were not able to estimate their contribution to aquatic biomass deposit in land as we didn't captured them in emergence trap (they emerge by crawling on stream bank, Elliott 1996). Considering that their abundance on sticky traps was comparable to that of Ephemeroptera, it is likely that terrestrial deposition of aquatic biomass was underestimated in the present work.

Raitif et al. (2018) previously observed a strong influence of agriculture related parameters on aquatic insect emergence. They notably highlighted that the proportion of agricultural in catchment, ammonium concentration in water and incision of stream bank and channel openness could significantly promote the production of small winged insects like Chironomidae. On the contrary, emerging biomass of Ephemeroptera and Trichoptera tended to decrease under such conditions. A similar effect of proportion of agriculture in landscape on emergence of Chironomidae was outlined by Stenroth et al. (2015). Chironomidae are frequently associated with great dispersal distances (Smith et al. 2009; Muehlbauer et al. 2014). This is notably due to their low weight and their ability to disperse passively with the wind (Delettre and Morvan 2000; Smith et al. 2009). By enhancing the emergence of Chironomidae, agriculture could thus promote long distance deposition of aquatic biomass into terrestrial landscapes. In the present study, we estimated that Chironomids mainly provided such depositions 20 meters away and farther from agricultural streams. On the contrary, when emergence of Ephemeroptera and Trichoptera is enhanced, a great part of deposition occurred within the first 10 meters.

Between-site variations in dispersal pattern were clearly observed for all groups of aquatic insects, suggesting that dispersal process was under the influence of environmental parameters at local scale. Chironomidae (Frouz and Paoletti 2000) and other taxa (*e.g.* Trichoptera, Petersen et al. 1999) are known to use riparian hedges as shelter during their adult stage which restrict their inland dispersal. It is then very likely that the observed variation in dispersal pattern results from variation in the riparian vegetation structure in studied sites. We notably observed a strong reduction of the dispersal distance at 3 sites during the third campaign, suggesting a consequence of changes in the structure and quality of riparian and inland vegetation during the year as proposed by Delettre & Morvan (2000).

In addition, an influence of weather conditions is also likely to be considered. Indeed, Chironomidae are mostly passive dispersers (Smith et al. 2009) that could be blown farther when the wind is strong (Sabo and Hagen 2012). Conversely, Sabo and Hagen (2012) also highlighted that local wind could greatly decrease Chironomidae dispersal when it blows longitudinally along the stream corridor. Carlson et al. (2016) further observed that steeper land and local strong wind significantly reduced dispersal Chironomidae. At our sites, local wind could have influenced Chironomidae dispersal. Finally, composition of Chironomidae community could change with time of year because of variation of abiotic conditions in water and on land. Several subfamilies of Chironomidae differ in their period of emergence in relation to preferences in water temperature (*e.g.* Orthocladiinae in spring and fall, Chironominae and Tanyponidae in summer, Eggermont and Heiri 2012). The temporal variability of Chironomidae dispersal could change community composition and dispersal capabilities, notably in relation to individual size, and especially wings size (Delettre 1988; Kovats et al. 1996).

In this study, we confirmed that intensive agricultural land are significantly subsidized by inland dispersal of winged adult aquatic insects. Aquatic subsidies provided by adult aquatic

353 insects can be classified in two different groups according to their temporal and spatial
354 patterns of availability. The first group, including Chironomidae, disperse at long distance and
355 has a wide period of emergence all over the year (except in the heart of winter). Chironomidae
356 are small and abundant preys for several terrestrial predators including ground beetles (Hering
357 and Plachter 1997) and spiders (Stenroth et al. 2015). Conversely, emergence of Trichoptera
358 and Ephemeroptera provides a great amount of biomass that falls into a narrow strip of land
359 close to the stream (0 to 10 meters) and during a shorter period of time. Availability of
360 resources across space and time have a critical influence on ecosystems functioning (Polis and
361 Strong 1996). Notably, pulses of resources, which could be described as inputs of great
362 magnitude in a narrow period of time, have important effects (Odum 1969) even in mature
363 ecosystems (Connell 1978). Effects of pulses have been described in many ecosystems
364 including desert (Noy-Meir 1973) or forested landscape (Nakano and Murakami 2001).
365 Several studies pointed out that outbreaks of emerging insects can strongly stimulate soil
366 decomposing community (Lovett and Ruesink 1995) and activity-density of polyphagous
367 detritivore ground beetles (Yang 2006). Effect of pulse of resources is further enhanced when
368 it provides regulating nutrients to the recipient ecosystem. In their review, Bartels et al. (2012)
369 highlighted that despite the relatively low amount of matter provided by dispersal of adult
370 aquatic insects to land, their contribution to terrestrial ecosystem functioning is highly
371 significant. Differences in the quality of subsidies provided by aquatic insects could explain
372 this result. Indeed, several recent studies have shown that winged adult aquatic insects provide
373 essential fatty acids to terrestrial food webs (Twining et al. 2016; Martin-Creuzburg et al.
374 2017; Popova et al. 2017). Accordingly, deposition of Ephemeroptera and Trichoptera could
375 be considered as pulse of resources in agricultural landscapes, and be of great importance to
376 sustain many predators foraging in the riparian zone (*e.g.* for birds and bats, Harvey et al.
377 2006; spiders and ground beetles Stenroth et al. 2015). Moreover, the deposition of small

insects (Chironomids) and bigger ones (*e.g.* Ephemeroptera and Trichoptera) provides an abundant and diversified source of prey of different sizes. This could enhance predator/prey food-webs stability and complexity as insect predator-prey interactions are strongly determined by well-defined body size matching (Woodward et al. 2005). By delivering pulses of resources to agricultural lands at critical time of year (*e.g.* early spring and fall) and at great range of distances from streams (up to 100 meters), agricultural streams subsidies may well support many terrestrial predators useful for agriculture. For instance, spiders (Riechert and Lockley 1984), carabids (Symondson et al. 2006) and bats or birds (Maas et al. 2013) that feed on aquatic insects in riparian stripes are also known to participate to the regulation of pests in crops.

5 Conclusion

We analyzed a unique dataset of emergence and dispersal distances of three dominant groups of aquatic insects in an intensive agricultural landscape. We notably highlighted that spatial and temporal variation of aquatic insect deposition on land could exert a great influence on terrestrial food web by providing abundant, diverse and valuable source of energy to many terrestrial predators. Some relevant taxonomic groups such as Megaloptera were not included into our estimations of insects emerging from streams. We therefore certainly underestimated the deposition of aquatic insects in agroecosystems. This overall deposition of aquatic biomass could benefit agriculture by enhancing the provision of ecosystem services such as biological control of crop pests or fertilize soils with labile organic matters that stimulate microbial soil activity. More studies are now needed to assess these services. In agricultural landscapes, a rich and diverse association of insect communities is necessary to promote sustainable practices, and we believe the role of aquatic subsidies in providing ecosystem services to agriculture is a new and promising field of research.

402 *Acknowledgement*

403 This work received financial support from the Metaprogramm EcoServ of the French National
404 Institute for Agronomical Research (INRA) to M Plantegenest and JM Roussel, and from the
405 French Ministry for Reseach (PhD grant 2015-2018) to J Raitif.

Table 1: Sampling periods for aquatic insect emergence and dispersal

Sampling	Emergence	Dispersal
1	-	25 April – 4 May 2016
2	17 May - 26 May 2016	17 May - 26 May 2016
3	6 Jun - 15 Jun 2016	6 Jun - 15 Jun 2016
4	27 Jun - 6 Jul 2016	27 Jun - 6 Jul 2016
5	12 Sep - 21 Sep 2016	12 Sep - 21 Sep 2016
6	28 Nov - 05 Dec 2016	28 Nov - 05 Dec 2016
7	27 Feb - 9 Mar 2017	-

Table 2: Summary results of model checking and fitting procedure. Ephemeroptera and Trichoptera data were fitted with an exponential model, Chironomidae with a local-maximum model. Best models (*i.e.* lower WAIC) are in bold characters. See text and Supplementary Material S2 for further details on model checking parameters.

Taxon	Model	Hierarchy level	Gelman-Rubin index	WAIC	Mean Pvalue (with std deviation)
Ephemeroptera	Exp.	None	1.00	761	0.39 ($\pm$ 0.26)
		Site	1.00	728	0.38 ($\pm$ 0.25)
		Date	1.00	752	0.38 ($\pm$ 0.25)
		Site & Date	1.00	740	0.37 ($\pm$ 0.24)
Trichoptera	Exp.	None	1.00	913	0.32 ($\pm$ 0.29)
		Site	1.00	886	0.29 ($\pm$ 0.25)
		Date	1.00	905	0.31 ($\pm$ 0.28)
		Site & Date	1.00	892	0.29 ($\pm$ 0.25)
Chironomidae	Local Max.	None	1.02	5072	0.49 ($\pm$ 0.26)
		Site	1.00	4949	0.46 ($\pm$ 0.24)
		Date	1.01	4784	0.50 ($\pm$ 0.25)
		Site & Date	1.01	4373	0.50 ($\pm$ 0.20)

Table 3: Annual deposition rates of total aquatic insects dry mass (Ephemeroptera, Trichoptera and Chironomidae) for each distance intervals away from the stream. Deposition rates are averaged across all sites. Range of values are presented into brackets.

Distance ranges (m)	Deposition rate (%) with range of values
0-1	11 [7-24]
2-5	27 [20-37]
6-10	17 [11-0,20]
11-20	18 [9-23]
21-50	20 [14-28]
51-100	6 [4-11]
101-150	1 [0-1]

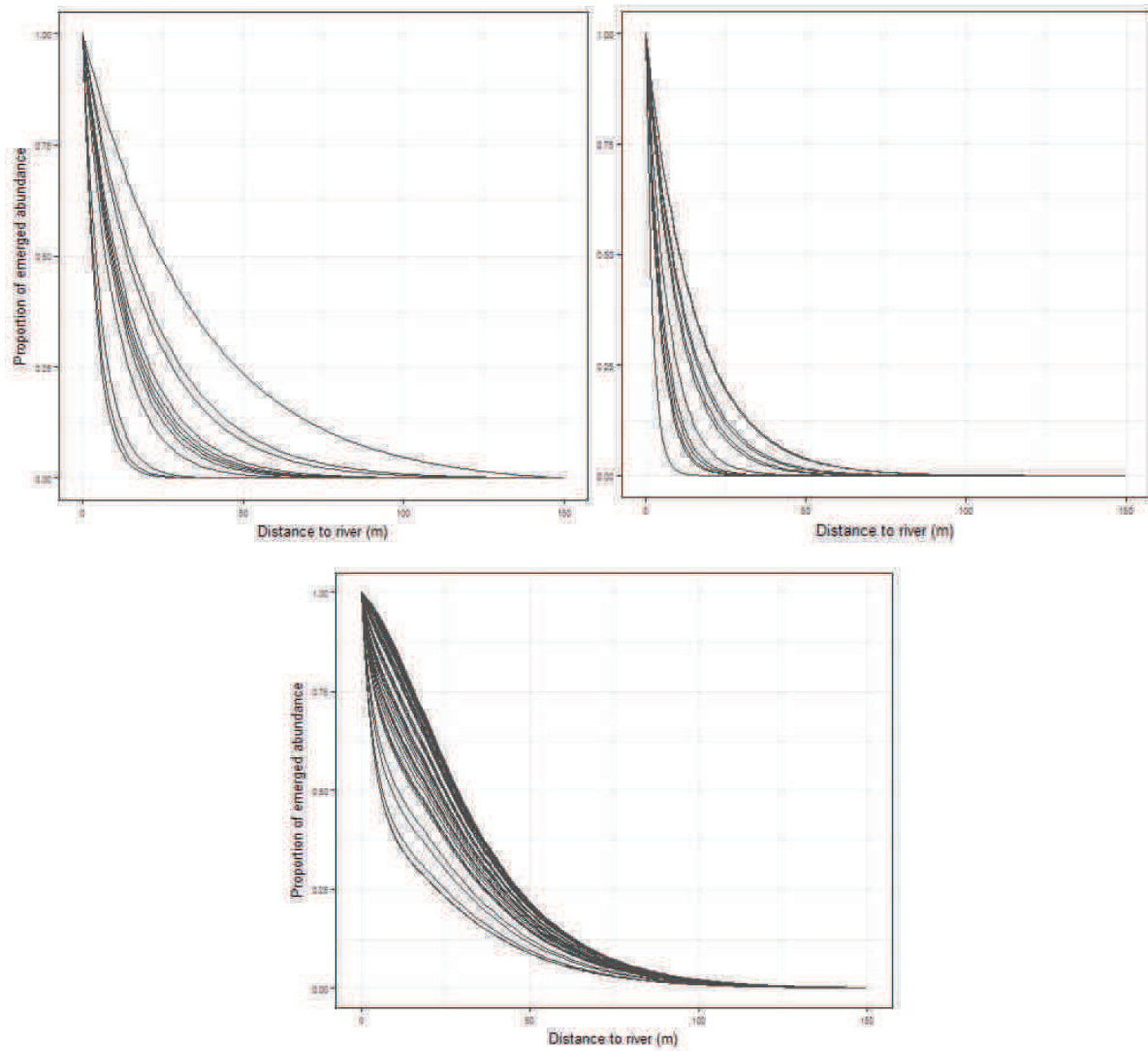


Figure 1: Decay functions of (from top left to bottom) Ephemeroptera, Trichoptera and Chironomidae as a function of the distance from the stream. Each curve is for a specific site (for Ephemeroptera and Trichoptera) or site/date combination (for Chironomidae)

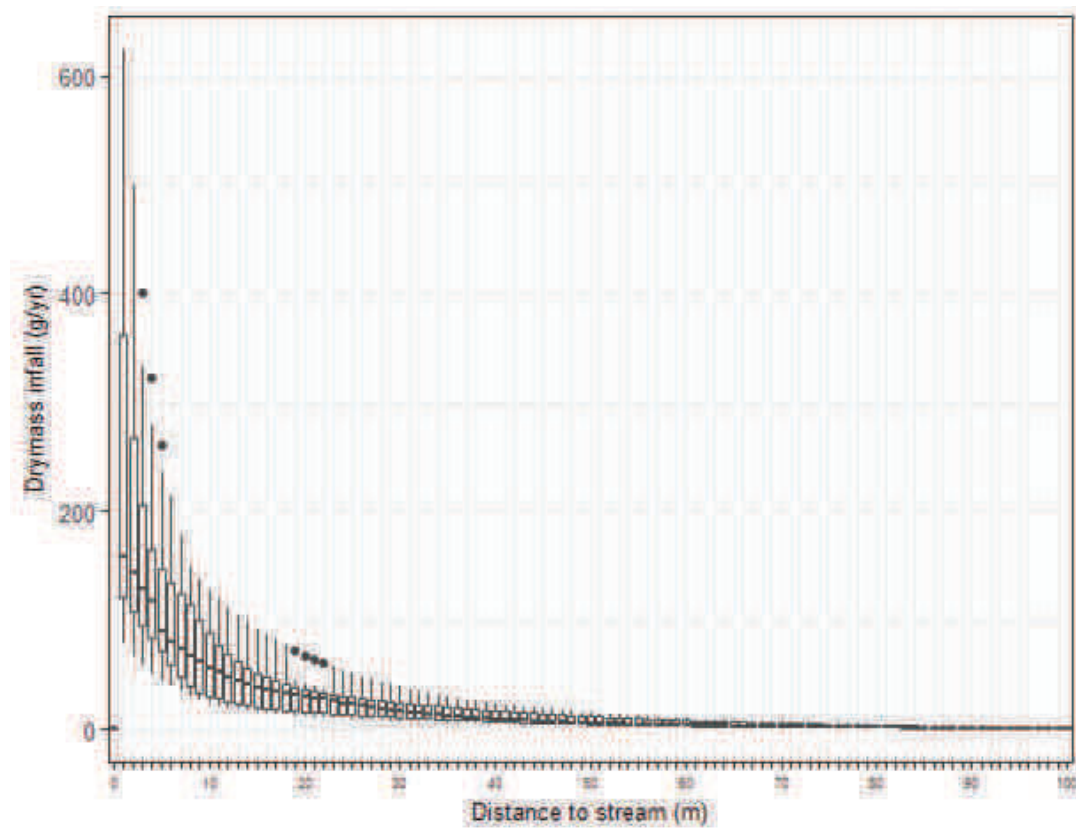


Figure 2: Estimate of the total dry mass (Ephemeroptera + Trichoptera + Chironomidae) deposited as a function of distance. Values are calculated from a section of 3rd order stream of 100 meters long and 6 meters wide flowing in a field of 1 ha (100 m * 100 m). At each distance, boxplot are plotted for all sites. Circles represented outliers.

429 *References*

- 430 Bartels P, Cucherousset J, Gudasz C, et al (2012) Terrestrial subsidies to lake food webs: an
431 experimental approach. *Oecologia* 168:807–818. doi: 10.1007/s00442-011-2141-7
- 432 Briers RA, Cariss HM, Gee JHR (2002) Dispersal of adult stoneflies (Plecoptera) from upland
433 streams draining catchments with contrasting land-use
- 434 Briers RA, Cariss HM, Geoghegan R, Gee JHR (2005) The lateral extent of the subsidy from
435 an upland stream to riparian lycosid spiders. *Ecography* 28:165–170. doi:
436 10.1111/j.0906-7590.2005.04020.x
- 437 Brochers HW (2018) pracma: Practical Numerical Math Functions. R package version 2.1.5.
- 438 Brooks SP, Gelman A (1998) General Methods for Monitoring Convergence of Iterative
439 Simulations. *J Comput Graph Stat* 7:434–455. doi: 10.1080/10618600.1998.10474787
- 440 Carlson PE, McKie BG, Sandin L, Johnson RK (2016) Strong land-use effects on the
441 dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic
442 subsidies to terrestrial consumers. *Freshw Biol* 61:848–861. doi: 10.1111/fwb.12745
- 443 Collier K, Smith B (1994) Sticky trapping of adult mayflies, stoneflies and caddisflies along
444 three contrasting streams near Hamilton, New Zealand. 9
- 445 Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199:1302–
446 1310. doi: 10.1126/science.199.4335.1302
- 447 Corbet PS (1964) Temporal Patterns of Emergence in Aquatic Insects. *Can Entomol* 96:264–
448 279. doi: 10.4039/Ent96264-1
- 449 Delettre YR (1988) Chironomid wing length, dispersal ability and habitat predictability.
450 *Ecography* 11:166–170. doi: 10.1111/j.1600-0587.1988.tb00796.x
- 451 Delettre YR, Morvan N (2000) Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in
452 agricultural landscapes. *Freshw Biol* 44:399–411. doi: 10.1046/j.1365-
453 2427.2000.00578.x
- 454 Dreyer J, Townsend PA, Hook JCI, et al (2015) Quantifying aquatic insect deposition from
455 lake to land. *Ecology* 96:499–509. doi: 10.1890/14-0704.1
- 456 Eggermont H, Heiri O (2012) The chironomid-temperature relationship: expression in nature
457 and palaeoenvironmental implications. *Biol Rev* 87:430–456. doi: 10.1111/j.1469-
458 185X.2011.00206.x
- 459 Elliott JM (1996) British freshwater Megaloptera and Neuroptera: a key with ecological notes.
460 Freshwater Biological Association, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria
- 461 Frouz J, Paoletti MG (2000) Spatial distribution of different life stages of one Dipteran
462 community along hedgerow and field margin. *Landsc Urban Plan* 48:19–29. doi:
463 10.1016/S0169-2046(99)00074-2

- 464 Gelman A, Meng X-L, Stern H (1996) Posterior predictive assesment of model fitness via
465 realized discrepancies. *Stat Sin* 6:733–760
- 466 Greenwood MJ, Booker DJ (2016) Influence of hydrological regime and land cover on traits
467 and potential export capacity of adult aquatic insects from river channels. *Oecologia*
468 180:551–566. doi: 10.1007/s00442-015-3462-8
- 469 Hagen EM, Sabo JL (2011) A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers:
470 does channel confinement and insect availability influence the response of bats to
471 aquatic resources in riverine landscapes? *Oecologia* 166:751–760. doi:
472 10.1007/s00442-011-1913-4
- 473 Harvey CA, Medina A, Sánchez DM, et al (2006) Patterns of Animal Diversity in Different
474 Forms of Tree Cover in Agricultural Landscapes. *Ecol Appl* 16:1986–1999. doi:
475 10.1890/1051-0761(2006)016[1986:POADID]2.0.CO;2
- 476 Hering D, Plachter H (1997) Riparian ground beetles (Coeloptera, Carabidae) preying on
477 aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111:261–270.
478 doi: 10.1007/s004420050234
- 479 Hershey AE, Pastor J, Peterson BJ, Kling GW (1993) Stable Isotopes Resolve the Drift
480 Paradox for Baetis Mayflies in an Arctic River. *Ecology* 74:2315–2325. doi:
481 10.2307/1939584
- 482 Herzon I, Helenius J (2008) Agricultural drainage ditches, their biological importance and
483 functioning. *Biol Conserv* 141:1171–1183. doi: 10.1016/j.biocon.2008.03.005
- 484 Hooten MB, Hobbs NT (2015) A guide to Bayesian model selection for ecologists. *Ecol*
485 *Monogr* 85:3–28. doi: 10.1890/14-0661.1
- 486 Hynes HBN (1976) Biology of Plecoptera. *Annu Rev Entomol* 21:135–153. doi:
487 10.1146/annurev.en.21.010176.001031
- 488 Iwata T, Nakano S, Murakami M (2003) Stream Meanders Increase Insectivorous Bird
489 Abundance in Riparian Deciduous Forests. *Ecography* 26:325–337
- 490 Kovats Z, Ciborowski J, Corkum L (1996) Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshw*
491 *Biol* 36:265–276. doi: 10.1046/j.1365-2427.1996.00087.x
- 492 Larsen S, Muehlbauer JD, Marti E (2016) Resource subsidies between stream and terrestrial
493 ecosystems under global change. *Glob Change Biol* 22:2489–2504. doi:
494 10.1111/gcb.13182
- 495 Lovett GM, Ruesink AE (1995) Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy
496 moth frass. *Oecologia* 104:133–138. doi: 10.1007/BF00328577
- 497 Maas B, Clough Y, Tschardt T (2013) Bats and birds increase crop yield in tropical
498 agroforestry landscapes. *Ecol Lett* 16:1480–1487. doi: 10.1111/ele.12194
- 499 Martin-Creuzburg D, Kowarik C, Straile D (2017) Cross-ecosystem fluxes: Export of
500 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects.
501 *Sci Total Environ* 577:174–182. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.10.156

502 Muehlbauer JD, Collins SF, Doyle MW, Tockner K (2014) How wide is a stream? Spatial
503 extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis.
504 Ecology 95:44–55. doi: 10.1890/12-1628.1

505 Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between
506 terrestrial and aquatic food webs. Proc Natl Acad Sci U S A 98:166–170

507 Noy-Meir I (1973) Desert Ecosystems: Environment and Producers. Annu Rev Ecol Syst
508 4:25–51. doi: 10.1146/annurev.es.04.110173.000325

509 Odum EP (1969) The Strategy of Ecosystem Development. Science 164:262–270. doi:
510 10.1126/science.164.3877.262

511 Parent E, Rivot E (2013) Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data.
512 Taylor and Francis, Hoboken

513 Petersen I, Masters Z, Hildrew AG, Ormerod SJ (2004) Dispersal of adult aquatic insects in
514 catchments of differing land use: Dispersal of adult aquatic insects. J Appl Ecol
515 41:934–950. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00942.x

516 Petersen I, Winterbottom JH, Orton S, et al (1999) Emergence and lateral dispersal of adult
517 Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. Freshw Biol 42:401–416.
518 doi: 10.1046/j.1365-2427.1999.00466.x

519 Plummer M (2016) rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. R package version 4-6.

520 Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web
521 ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. Annu Rev Ecol Syst 289–
522 316

523 Polis GA, Strong DR (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. Am Nat
524 147:813–846. doi: 10.1086/285880

525 Popova ON, Haritonov AY, Sushchik NN, et al (2017) Export of aquatic productivity,
526 including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. Sci
527 Total Environ 581-582:40–48. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.01.017

528 Raitif J, Plantegenest M, Agator O, et al (2018) Seasonal and spatial variations of stream
529 insect emergence in an intensive agricultural landscape. Sci Total Environ 644:594–
530 601. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.07.021

531 Raitif J, Plantegenest M, Roussel J-M (2019) From stream to land: Ecosystem services
532 provided by stream insects to agriculture. Agric Ecosyst Environ 270-271:32–40. doi:
533 10.1016/j.agee.2018.10.013

534 R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
535 for Statistical Computing, Vienna, Austria

536 Riechert SE, Lockley T (1984) Spiders as Biological Control Agents. Annu Rev Entomol
537 29:299–320. doi: 10.1146/annurev.en.29.010184.001503

538 Sabo JL, Hagen EM (2012) A network theory for resource exchange between rivers and their
539 watersheds. *Water Resour Res* 48.: doi: 10.1029/2011WR010703

540 Sabo JL, Power ME (2002) River-watershed exchange : effects of riverine subsidies on
541 riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869. doi: 10.1890/0012-
542 9658(2002)083[1860:RWEEOR]2.0.CO;2

543 Sanzone DM, Meyer JL, Marti E, et al (2003) Carbon and nitrogen transfer from a desert
544 stream to riparian predators. *Oecologia* 134:238–250. doi: 10.1007/s00442-002-1113-
545 3

546 Smith JT, Kennedy TA, Muehlbauer JD (2014) Building a better sticky trap: description of an
547 easy-to-use trap and pole mount for quantifying the abundance of adult aquatic insects.
548 *Freshw Sci* 33:972–977. doi: 10.1086/676998

549 Smith RF, Alexander LC, Lamp WO (2009) Dispersal by terrestrial stages of stream insects in
550 urban watersheds: a synthesis of current knowledge. *J North Am Benthol Soc*
551 28:1022–1037. doi: 10.1899/08-176.1

552 Stenroth K, Polvi LE, Fältström E, Jonsson M (2015) Land-use effects on terrestrial
553 consumers through changed size structure of aquatic insects. *Freshw Biol* 60:136–149.
554 doi: 10.1111/fwb.12476

555 Symondson WOC, Cesarini S, Dodd PW, et al (2006) Biodiversity vs. biocontrol: positive
556 and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bull*
557 *Entomol Res* 96:637–645. doi: 10.1079/BER2006467

558 Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2010) Invertébrés d’eau douce
559 systématique, biologie, écologie. CNRS éd., Paris

560 Twining CW, Brenna JT, Hairston NG, Flecker AS (2016) Highly unsaturated fatty acids in
561 nature: what we know and what we need to learn. *Oikos* 125:749–760. doi:
562 10.1111/oik.02910

563 Usseglio-Polatera P (1987) The Comparison of Light Trap and Sticky Trap Catches of Adult
564 Trichoptera (Lyon, France). In: Bournaud M, Tachet H (eds) *Proceedings of the Fifth*
565 *International Symposium on Trichoptera*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 217–
566 222

567 Williams DD, Hynes HBN (1976) The Recolonization Mechanisms of Stream Benthos. *Oikos*
568 27:265–272. doi: 10.2307/3543905

569 Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, et al (2005) Body size in ecological networks.
570 *Trends Ecol Evol* 20:402–409. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.005

571 Yang LH (2006) Interactions between a detrital resource pulse and a detritivore community.
572 *Oecologia* 147:522–532. doi: 10.1007/s00442-005-0276-0

573

574

Supplementary Material S1 : Emergence values

Total dry mass (mg DM) of emerging insects caught at each site, summed from all 6 campaigns

	Champagne	Roncelinais	Jardière	Rocher	Bray	Ourmais	Tertre	Ormal	Moulin	Vallée	Fèvre	Sauvagere
Ephemeroptera	66.8	170.2	198.0	185.7	147.4	682.9	133.6	39.5	111.5	352.0	306.0	21.8
Trichoptera	769.4	1,326.1	184.5	222.3	577.4	336.1	518.8	734.5	364.1	1107.4	872.6	302.5
Chironomidae	198.4	250.7	52.6	175.1	151.0	93.1	307.6	497.3	440.6	632.3	358.8	220.3
Total	1,034.6	1,747.0	435.1	583.1	875.8	1,112.1	960.0	1,271.3	916.2	2,091.7	1,537.4	544.6

Daily dry mass (mg DM/m²/d) of emerging insects caught for each site (mean of the two tents) and campaign[illegible]

Supplementary Material S2 : Posterior checking results of all tested models for each group of insects

1 Ephemeroptera

1.1 None HBM (Hierarchical Bayesian Model)

1.1.1 WAIC

WAIC = 761.1

1.1.2 Discrepancy test

$\chi^2 = 0.39 \pm 26.1$

1.1.3 Convergence

Potential scale reduction factors:

Point est. Upper C.I.

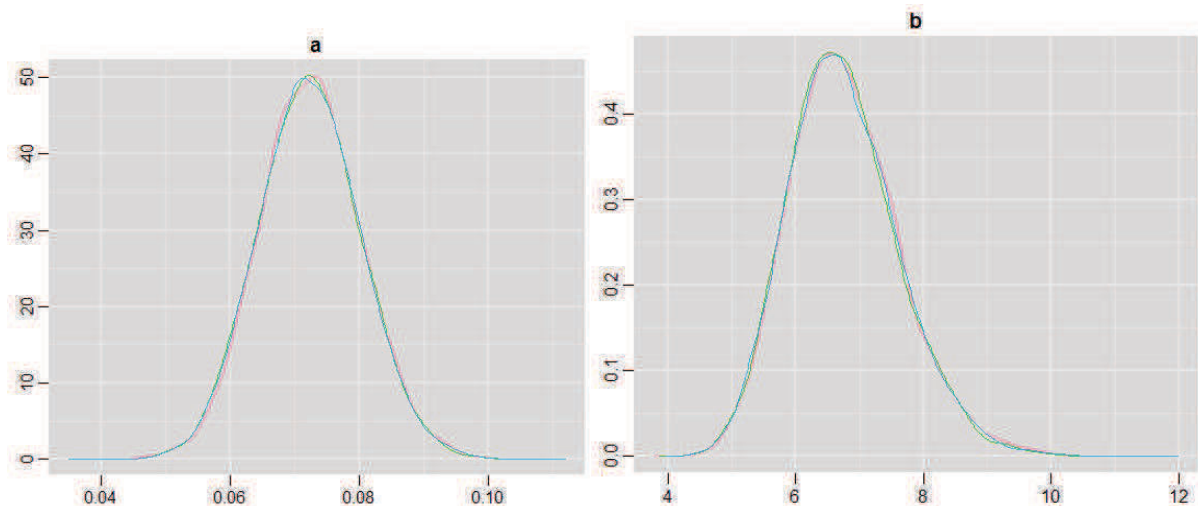
a 1 1

b 1 1

Multivariate psrf

1

1.1.4 Posterior distribution



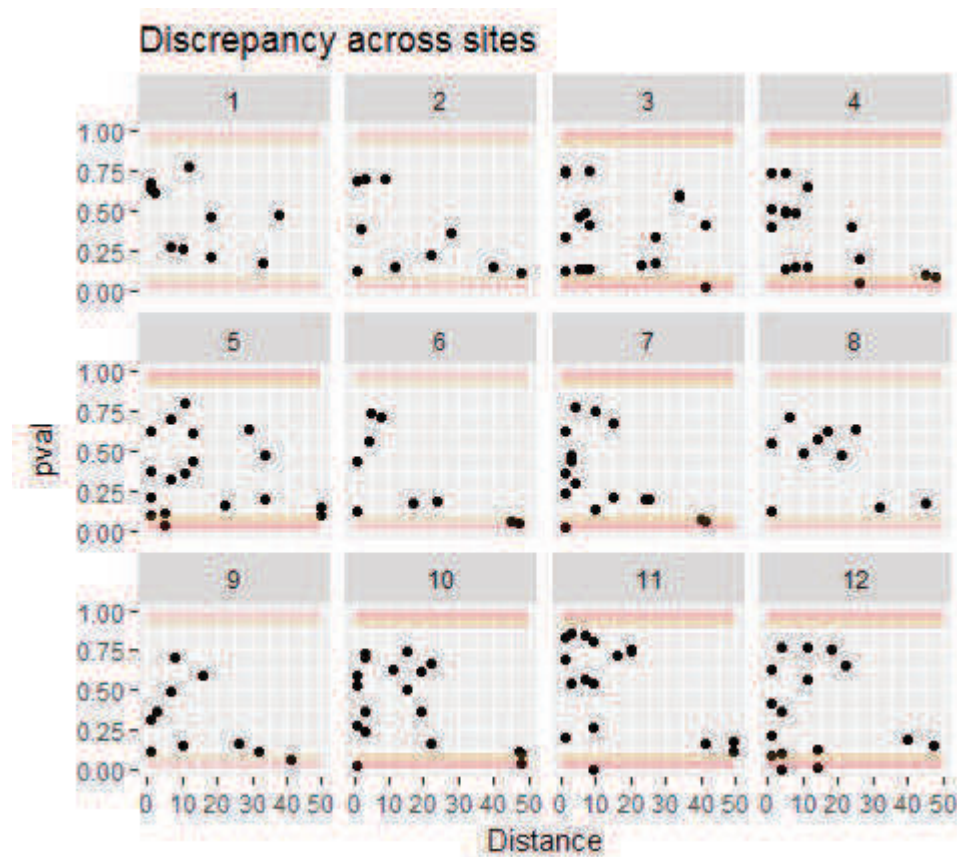
1.2 HBM site (best model)

1.2.1 WAIC

WAIC = 727.8

1.2.2 Discrepancy test

$\chi^2 = 0.38 \pm 0.25$



1.2.3 Convergence

Potential scale reduction factors:

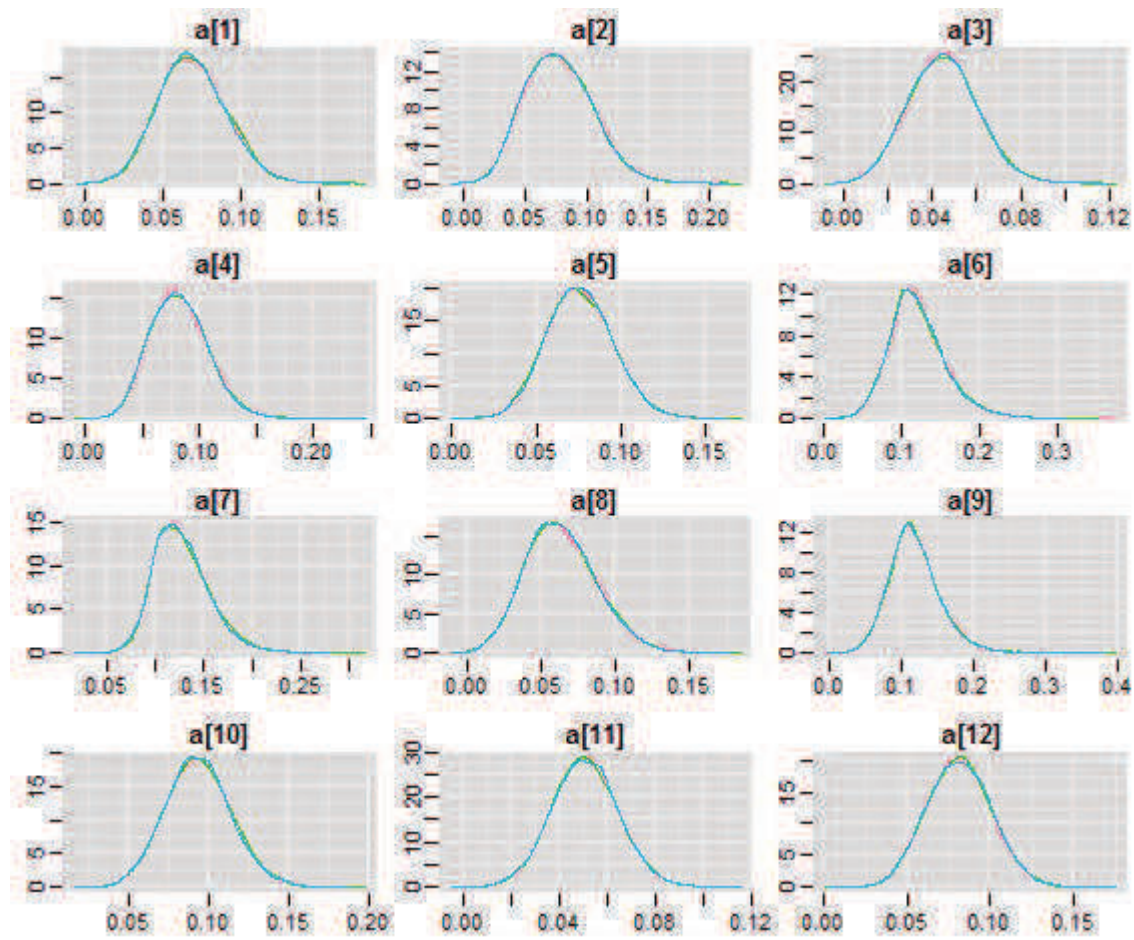
Point est. Upper C.I.

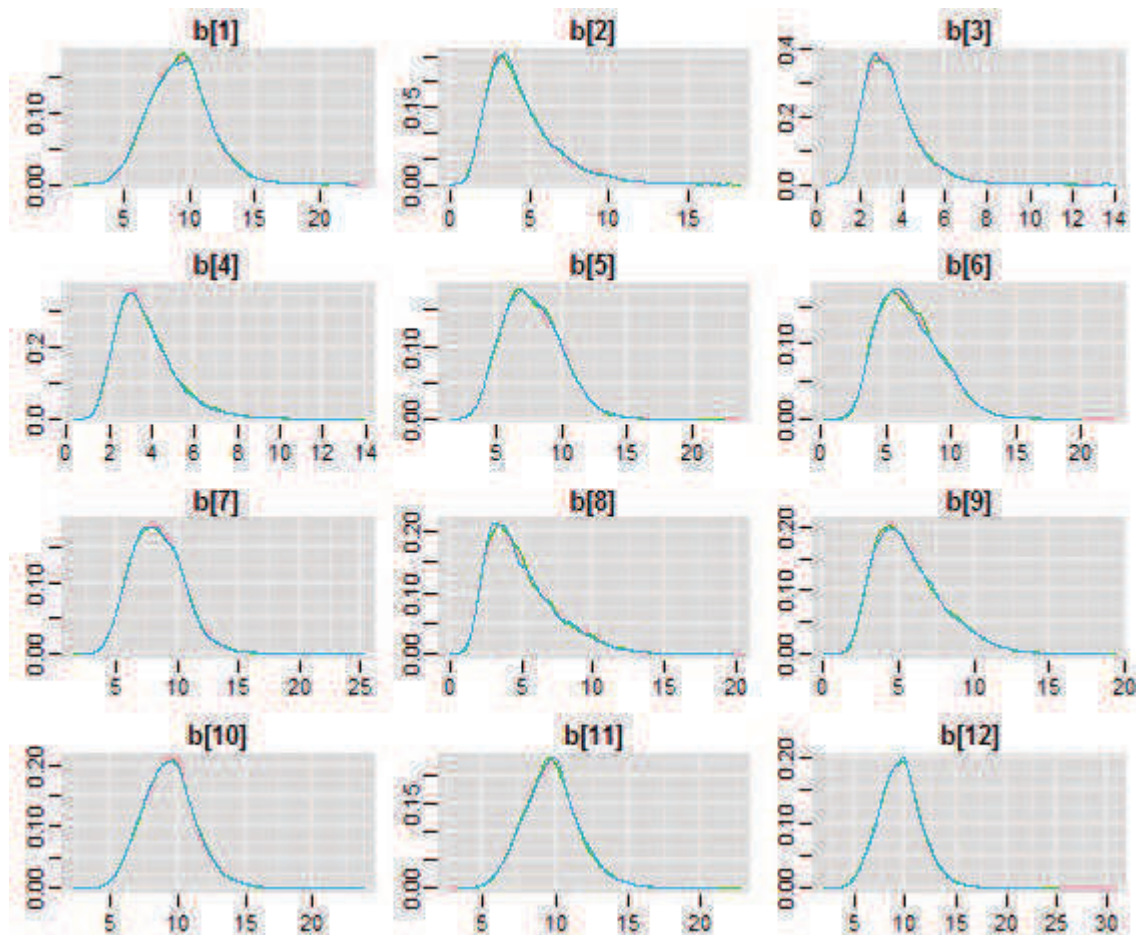
a[1]	1	1
a[2]	1	1
a[3]	1	1
a[4]	1	1
a[5]	1	1

a[6]	1	1
a[7]	1	1
a[8]	1	1
a[9]	1	1
a[10]	1	1
a[11]	1	1
a[12]	1	1
b[1]	1	1
b[2]	1	1
b[3]	1	1
b[4]	1	1
b[5]	1	1
b[6]	1	1
b[7]	1	1
b[8]	1	1
b[9]	1	1
b[10]	1	1
b[11]	1	1
b[12]	1	1

Multivariate psrf

1.2.4 Posterior distribution





1.3 HBM date

1.3.1 WAIC

WAIC = 752.2

1.3.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.38 \pm 0.25$

1.3.3 Convergence

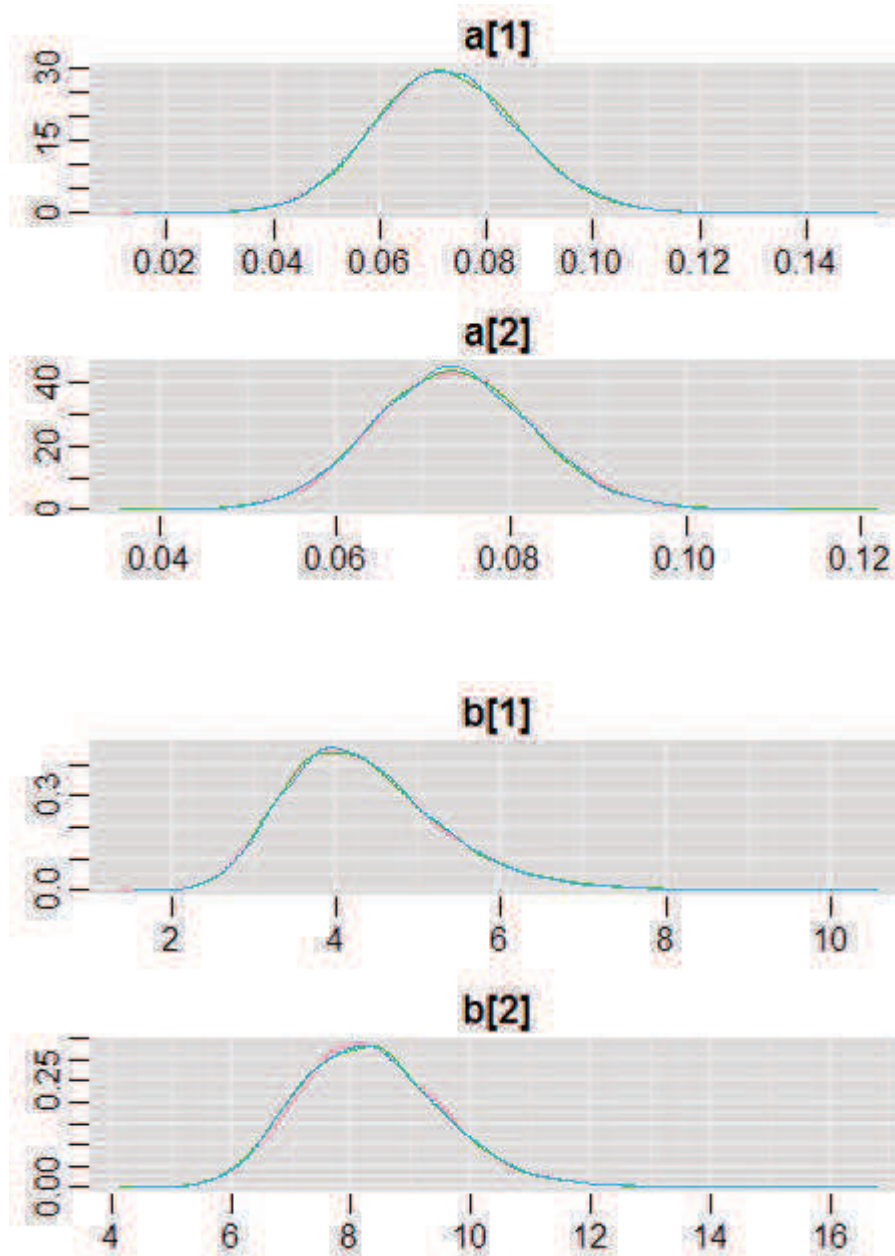
Potential scale reduction factors:

	Point est.	Upper C.I.
a[1]	1	1
a[2]	1	1
b[1]	1	1
b[2]	1	1

Multivariate psrf

1

1.3.4 Posterior distribution



1.4 HBM site date

1.4.1 WAIC

WAIC = 740

1.4.2 Discrepancy test

$$\text{Chi}^2 = 0.37 \pm 0.24$$

1.4.3 Convergence

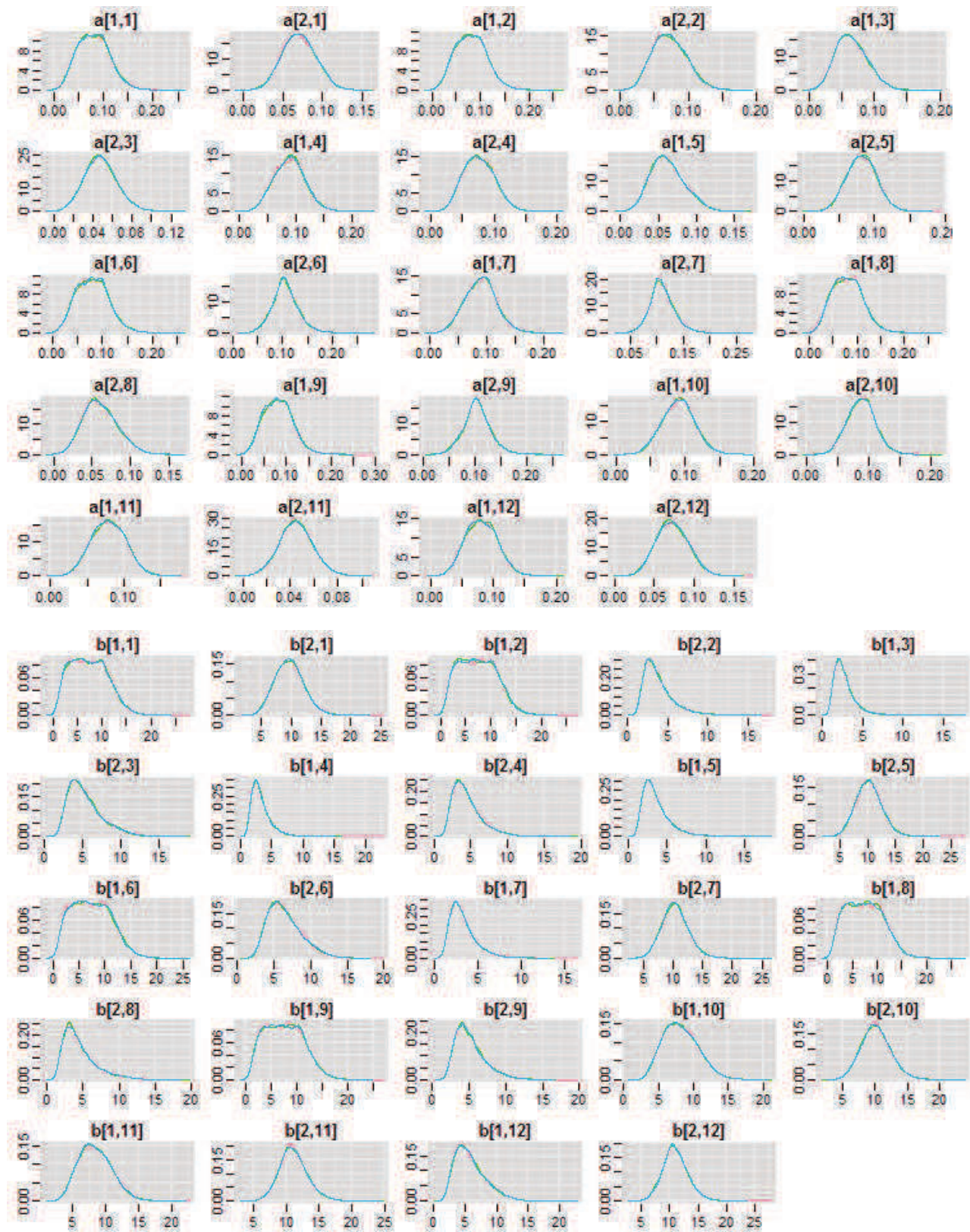
Potential scale reduction factors:

	Point est.	Upper C.I.
a[1,1]	1	1
a[2,1]	1	1
a[1,2]	1	1
a[2,2]	1	1
a[1,3]	1	1
a[2,3]	1	1
a[1,4]	1	1
a[2,4]	1	1
a[1,5]	1	1
a[2,5]	1	1
a[1,6]	1	1
a[2,6]	1	1
a[1,7]	1	1
a[2,7]	1	1
a[1,8]	1	1
a[2,8]	1	1
a[1,9]	1	1
a[2,9]	1	1
a[1,10]	1	1
a[2,10]	1	1
a[1,11]	1	1
a[2,11]	1	1
a[1,12]	1	1
a[2,12]	1	1

b[1,1]	1	1
b[2,1]	1	1
b[1,2]	1	1
b[2,2]	1	1
b[1,3]	1	1
b[2,3]	1	1
b[1,4]	1	1
b[2,4]	1	1
b[1,5]	1	1
b[2,5]	1	1
b[1,6]	1	1
b[2,6]	1	1
b[1,7]	1	1
b[2,7]	1	1
b[1,8]	1	1
b[2,8]	1	1
b[1,9]	1	1
b[2,9]	1	1
b[1,10]	1	1
b[2,10]	1	1
b[1,11]	1	1
b[2,11]	1	1
b[1,12]	1	1
b[2,12]	1	1

Multivariate psrf

1.4.4 Posterior distribution



2 Trichotpera

2.1 None HBM

2.1.1 WAIC

WAIC = 913

2.1.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.32 \pm 0.29$

2.1.3 Convergence

Potential scale reduction factors:

Point est. Upper C.I.

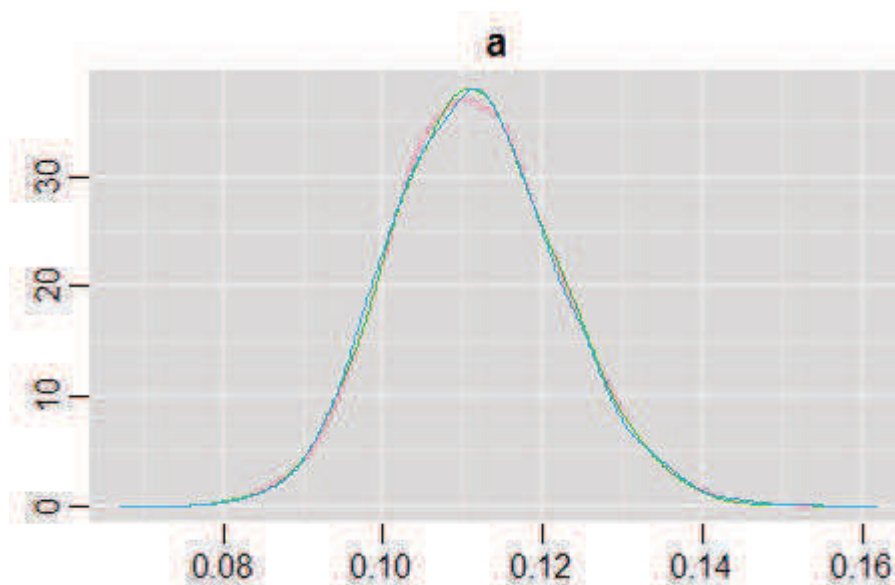
a 1 1

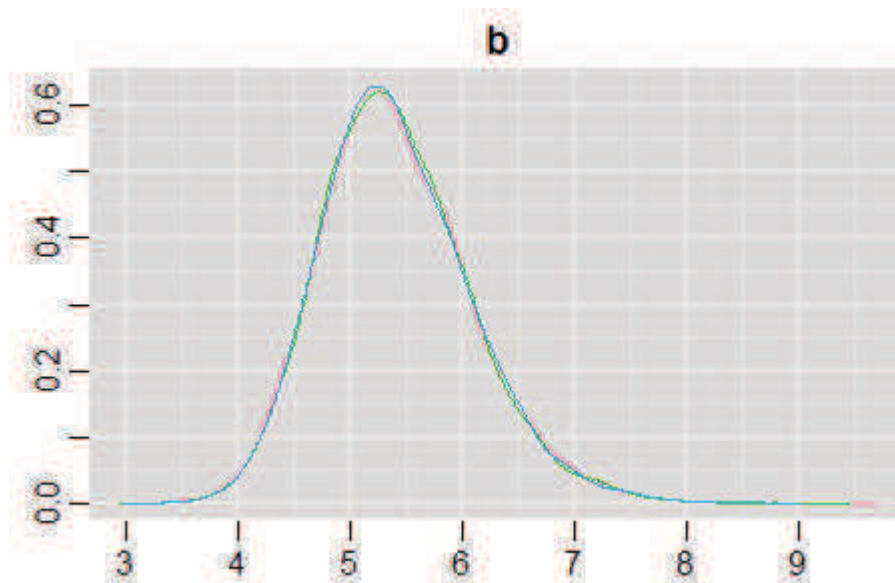
b 1 1

Multivariate psrf

1

2.1.4 Posterior distribution





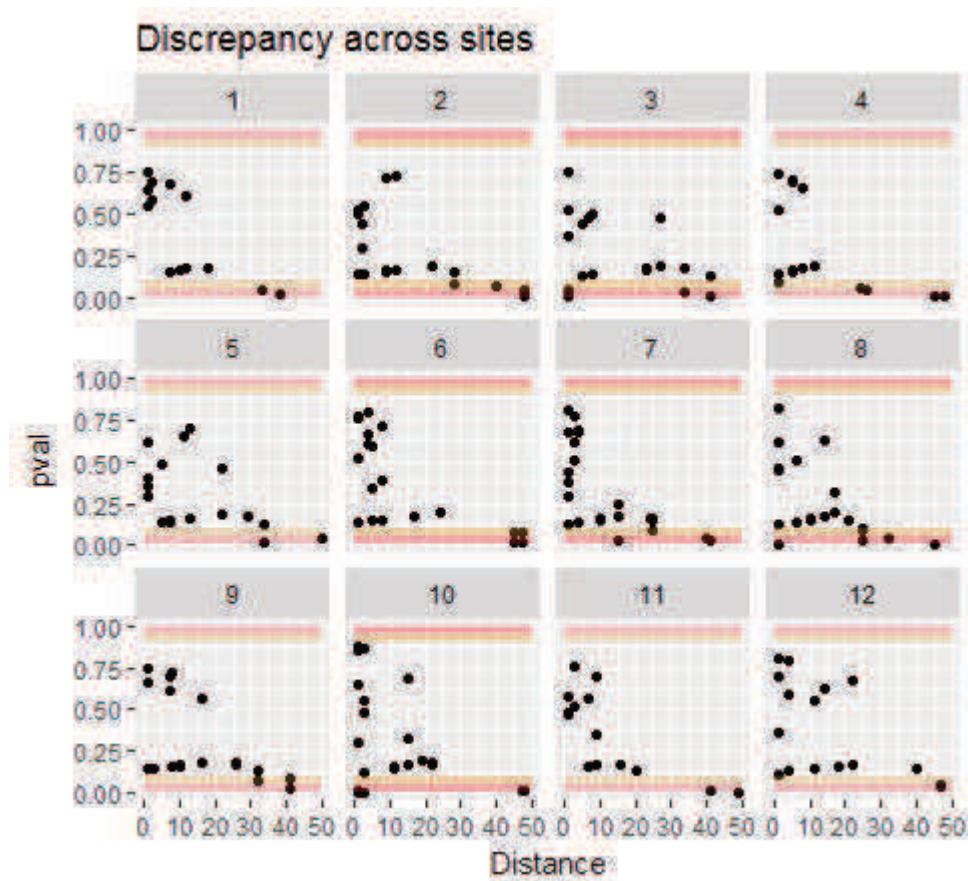
2.2 HBM site (best model)

2.2.1 WAIC

WAIC = 886.4, $pd.s = 29.3$

2.2.2 Discrepancy test

$\chi^2 = 0.29 \pm 0.25$



2.2.3 Convergence

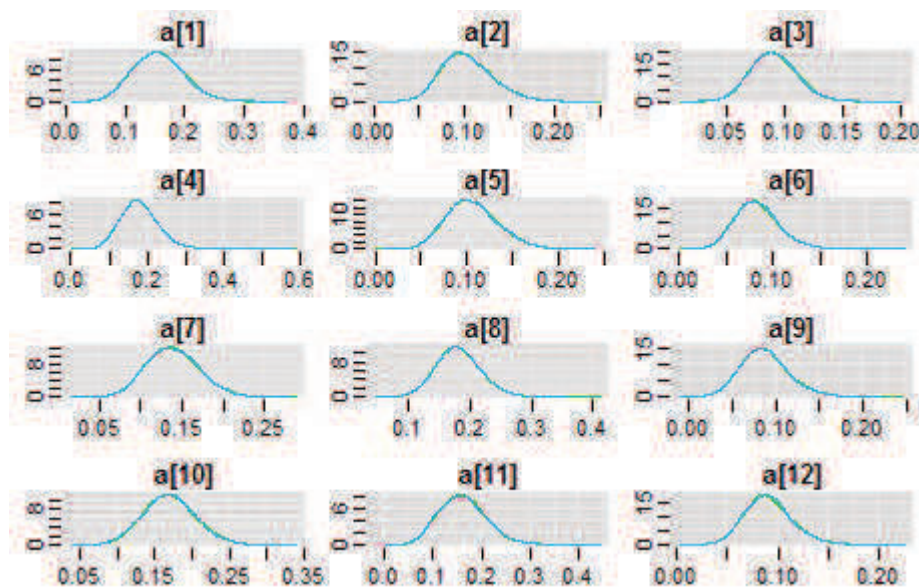
Potential scale reduction factors:

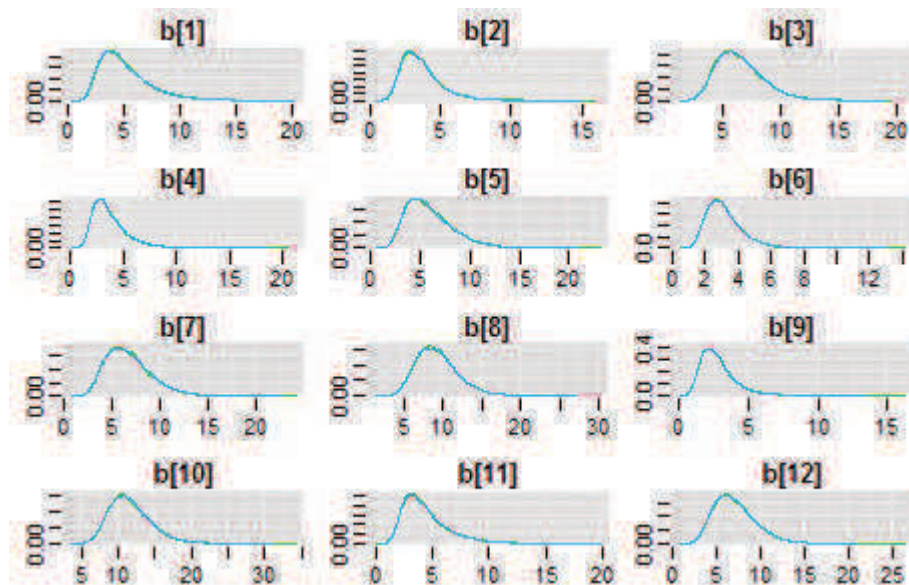
	Point est.	Upper C.I.
a[1]	1	1
a[2]	1	1
a[3]	1	1
a[4]	1	1
a[5]	1	1
a[6]	1	1
a[7]	1	1
a[8]	1	1
a[9]	1	1
a[10]	1	1
a[11]	1	1
a[12]	1	1
b[1]	1	1
b[2]	1	1
b[3]	1	1
b[4]	1	1
b[5]	1	1
b[6]	1	1
b[7]	1	1
b[8]	1	1
b[9]	1	1
b[10]	1	1
b[11]	1	1
b[12]	1	1

Multivariate psrf

1

2.2.4 Posterior distribution





2.3 HBM date

2.3.1 WAIC

WAIC = 904.7

2.3.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.31 \pm 0.28$

2.3.3 Convergence

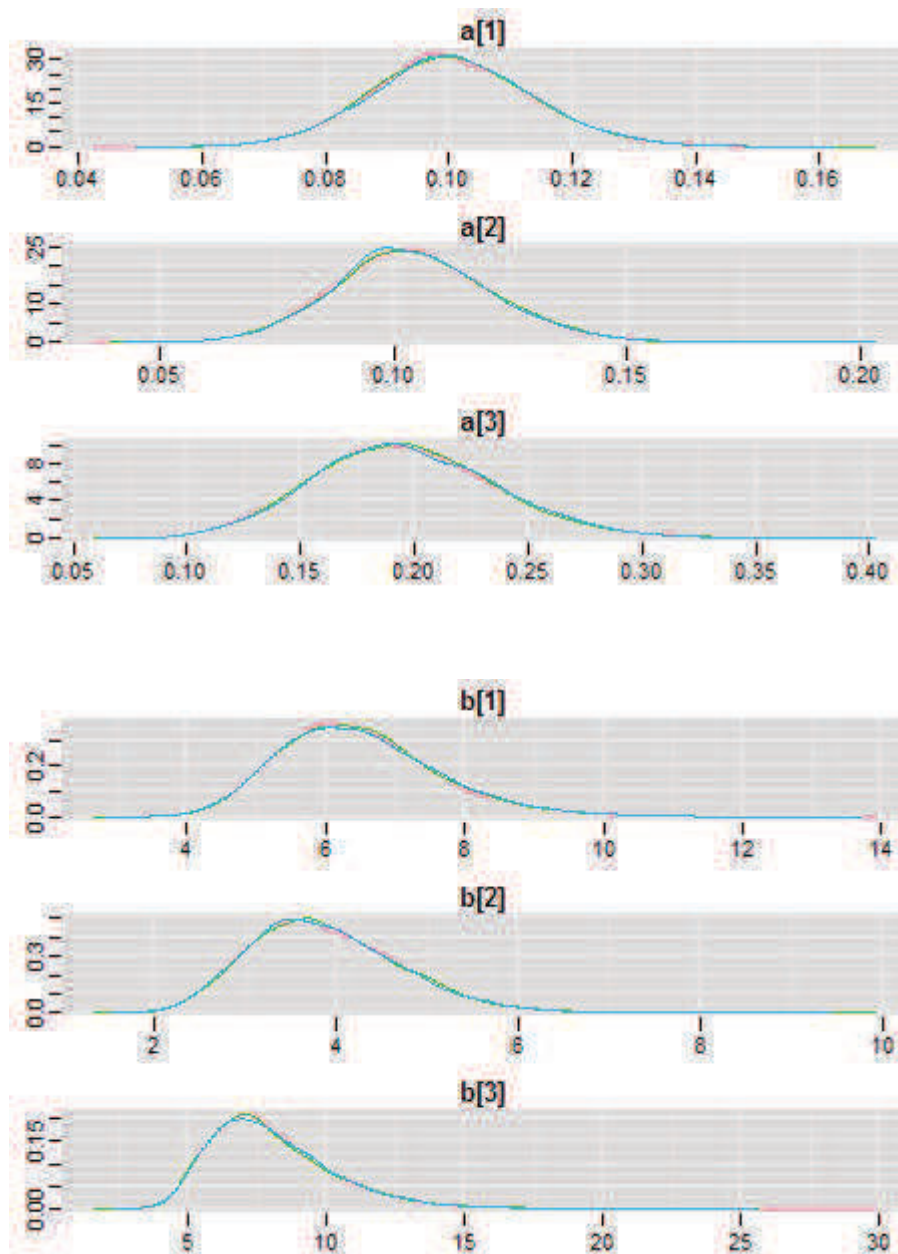
Potential scale reduction factors:

	Point est.	Upper C.I.
a[1]	1	1
a[2]	1	1
a[3]	1	1
b[1]	1	1
b[2]	1	1
b[3]	1	1

Multivariate psrf

1

2.3.4 Posterior distribution



2.4 HBM date + site

2.4.1 WAIC

WAIC = 892.3

2.4.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.29 \pm 0.25$

2.4.3 Convergence

	Point est.	Upper C.I.
a[1,1]	1	1
a[2,1]	1	1
a[3,1]	1	1

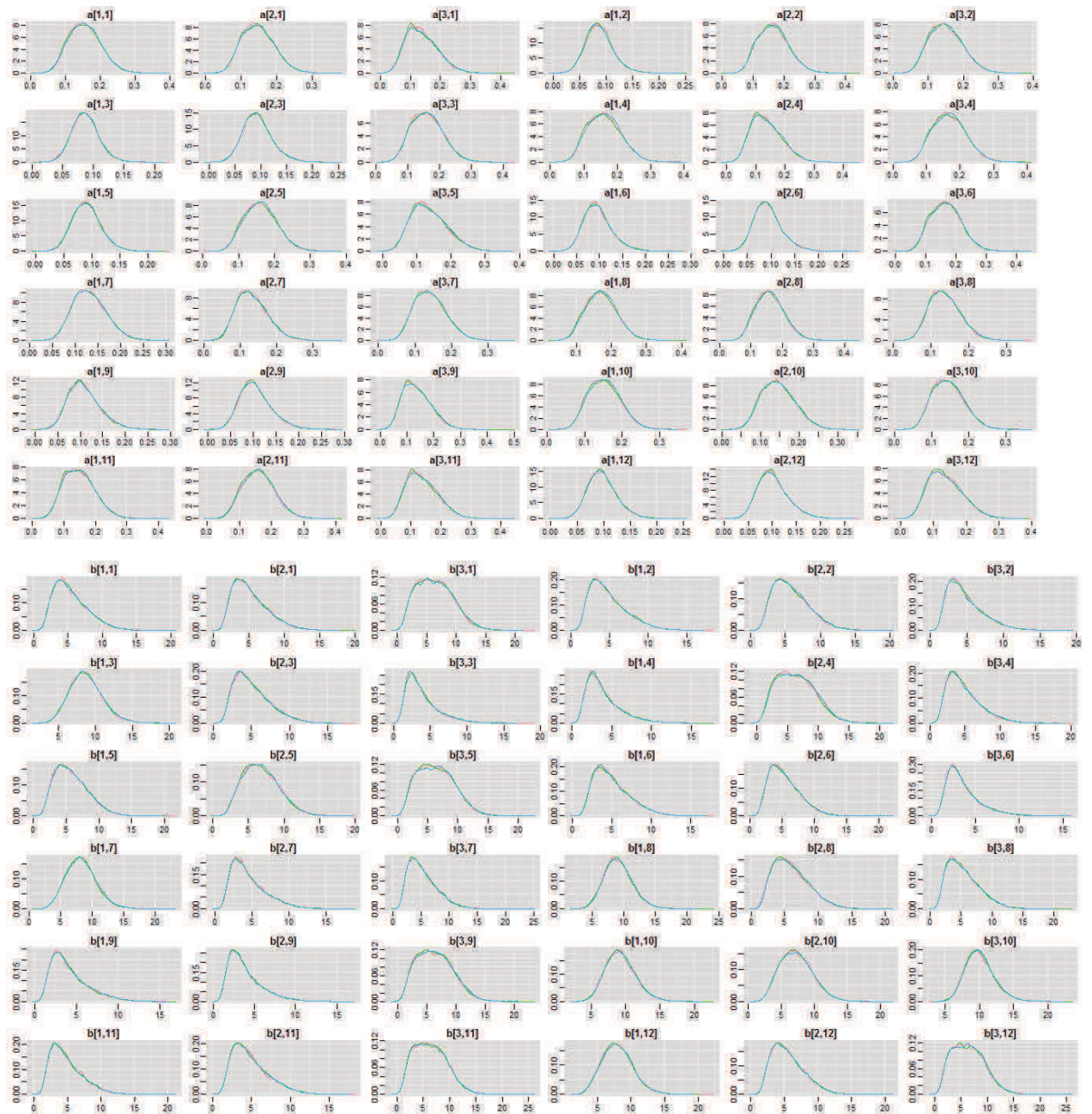
a[1,2]	1	1
a[2,2]	1	1
a[3,2]	1	1
a[1,3]	1	1
a[2,3]	1	1
a[3,3]	1	1
a[1,4]	1	1
a[2,4]	1	1
a[3,4]	1	1
a[1,5]	1	1
a[2,5]	1	1
a[3,5]	1	1
a[1,6]	1	1
a[2,6]	1	1
a[3,6]	1	1
a[1,7]	1	1
a[2,7]	1	1
a[3,7]	1	1
a[1,8]	1	1
a[2,8]	1	1
a[3,8]	1	1
a[1,9]	1	1
a[2,9]	1	1
a[3,9]	1	1
a[1,10]	1	1
a[2,10]	1	1
a[3,10]	1	1
a[1,11]	1	1
a[2,11]	1	1
a[3,11]	1	1
a[1,12]	1	1
a[2,12]	1	1
a[3,12]	1	1
b[1,1]	1	1
b[2,1]	1	1
b[3,1]	1	1
b[1,2]	1	1
b[2,2]	1	1
b[3,2]	1	1
b[1,3]	1	1
b[2,3]	1	1
b[3,3]	1	1
b[1,4]	1	1
b[2,4]	1	1
b[3,4]	1	1
b[1,5]	1	1
b[2,5]	1	1
b[3,5]	1	1
b[1,6]	1	1
b[2,6]	1	1
b[3,6]	1	1
b[1,7]	1	1
b[2,7]	1	1
b[3,7]	1	1
b[1,8]	1	1
b[2,8]	1	1
b[3,8]	1	1
b[1,9]	1	1
b[2,9]	1	1
b[3,9]	1	1
b[1,10]	1	1

b[2,10]	1	1
b[3,10]	1	1
b[1,11]	1	1
b[2,11]	1	1
b[3,11]	1	1
b[1,12]	1	1
b[2,12]	1	1
b[3,12]	1	1

Multivariate psrf

1

2.4.4 Posterior distribution



3 Chironomidae

3.1 None HBM

3.1.1 WAIC

WAIC = 5071.9

3.1.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.49 \pm 0.26$

3.1.3 Convergence

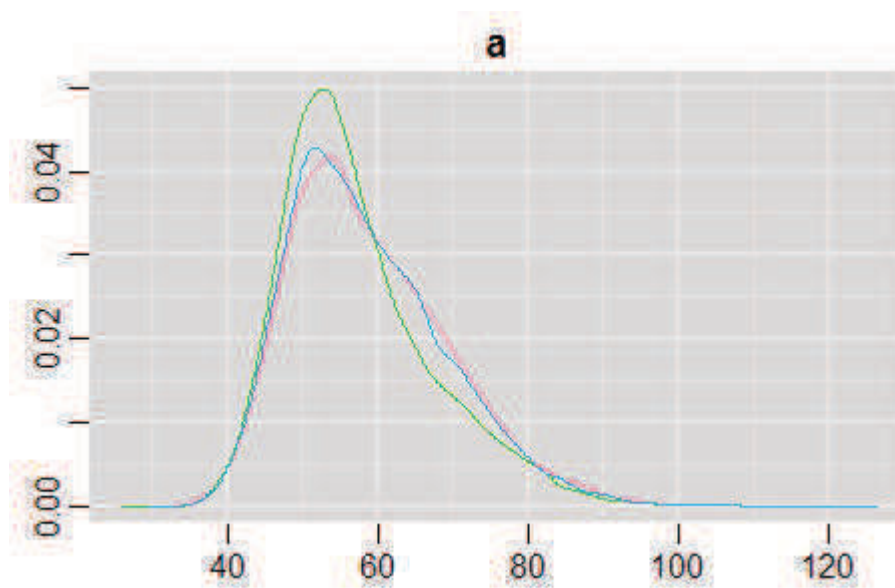
Potential scale reduction factors:

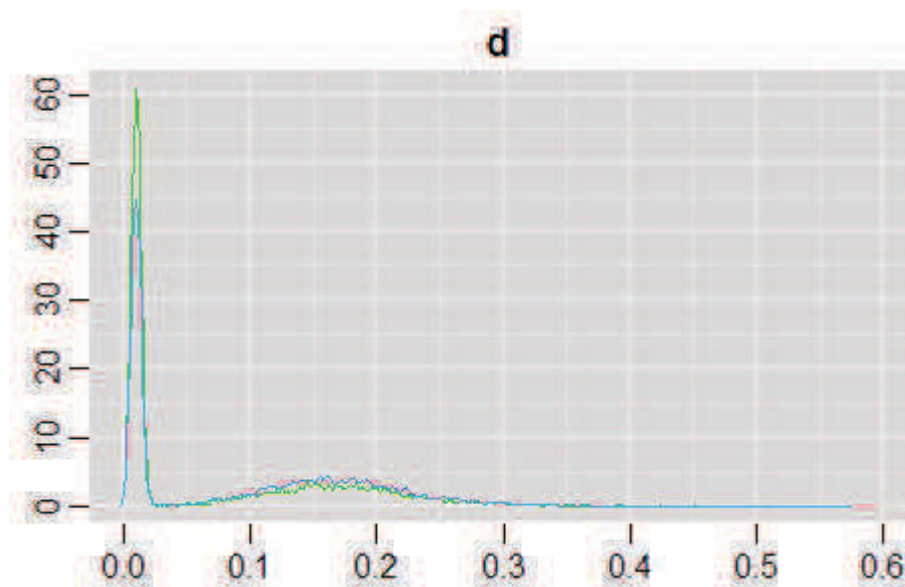
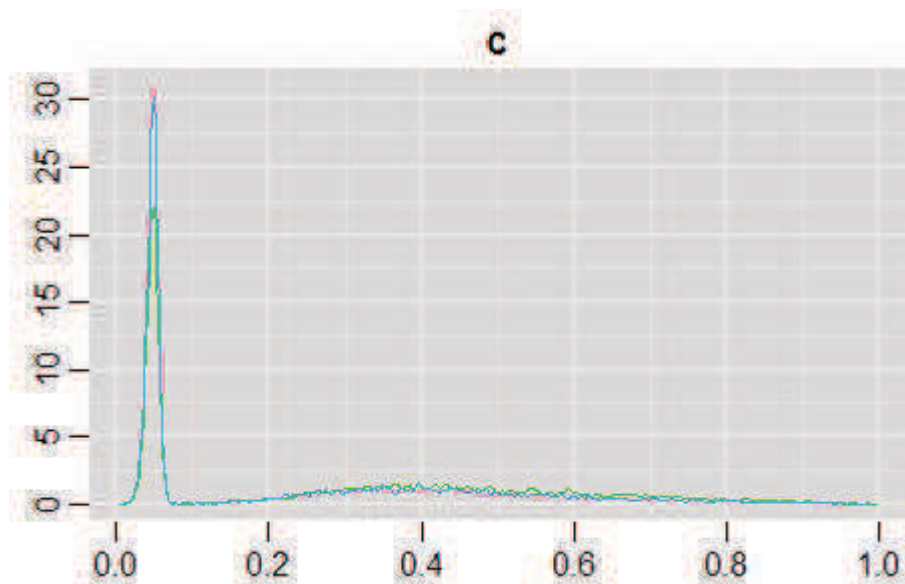
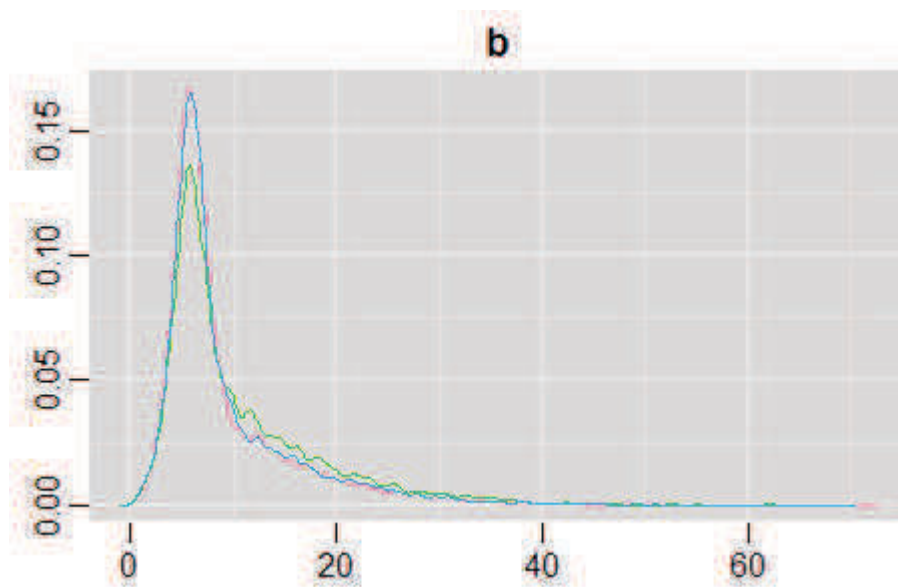
	Point est.	Upper C.I.
a	1.00	1.01
b	1.01	1.02
c	1.02	1.06
d	1.01	1.04

Multivariate psrf

1.02

3.1.4 Posterior distribution





3.2 HBM site

3.2.1 WAIC

WAIC = 4948,5

3.2.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.46 \pm 0.24$

3.2.3 Convergence

Potential scale reduction factors:

Point est. Upper C.I.

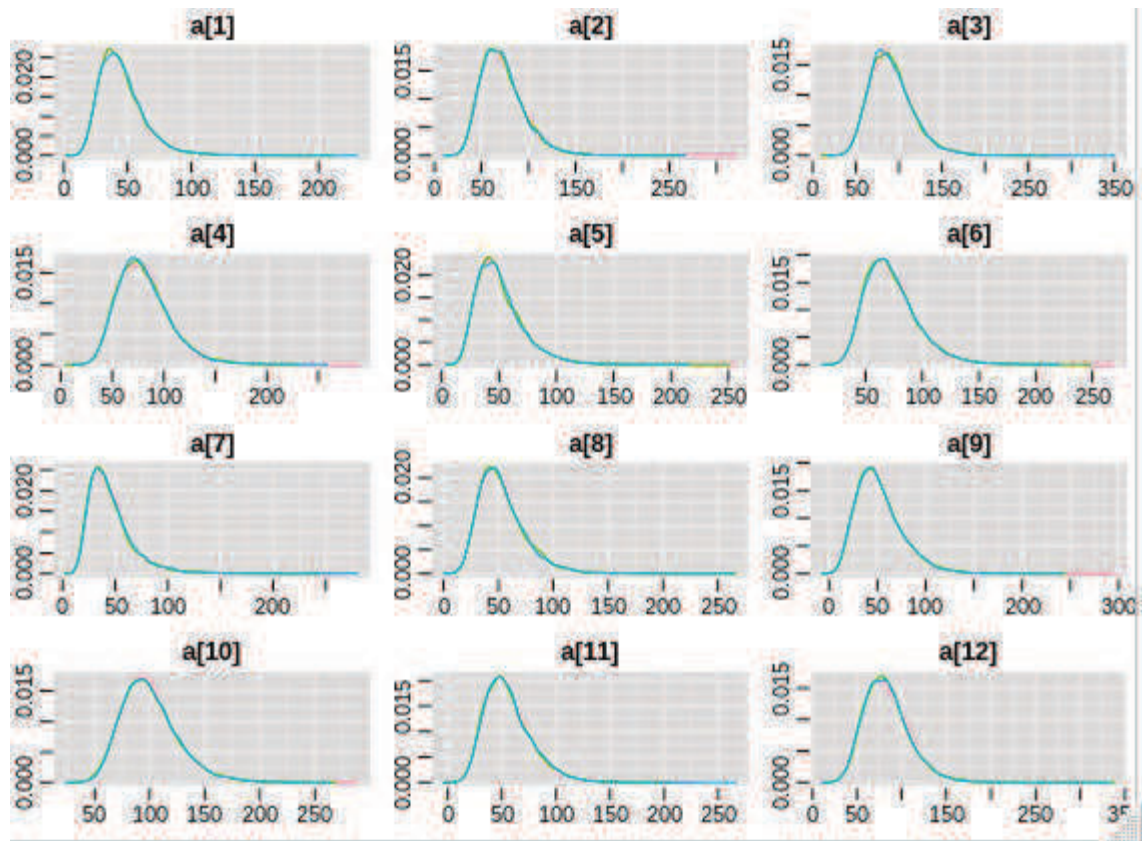
a[1]	1	1
a[2]	1	1
a[3]	1	1
a[4]	1	1
a[5]	1	1
a[6]	1	1
a[7]	1	1
a[8]	1	1
a[9]	1	1
a[10]	1	1
a[11]	1	1
a[12]	1	1
b[1]	1	1
b[2]	1	1
b[3]	1	1
b[4]	1	1
b[5]	1	1
b[6]	1	1
b[7]	1	1
b[8]	1	1

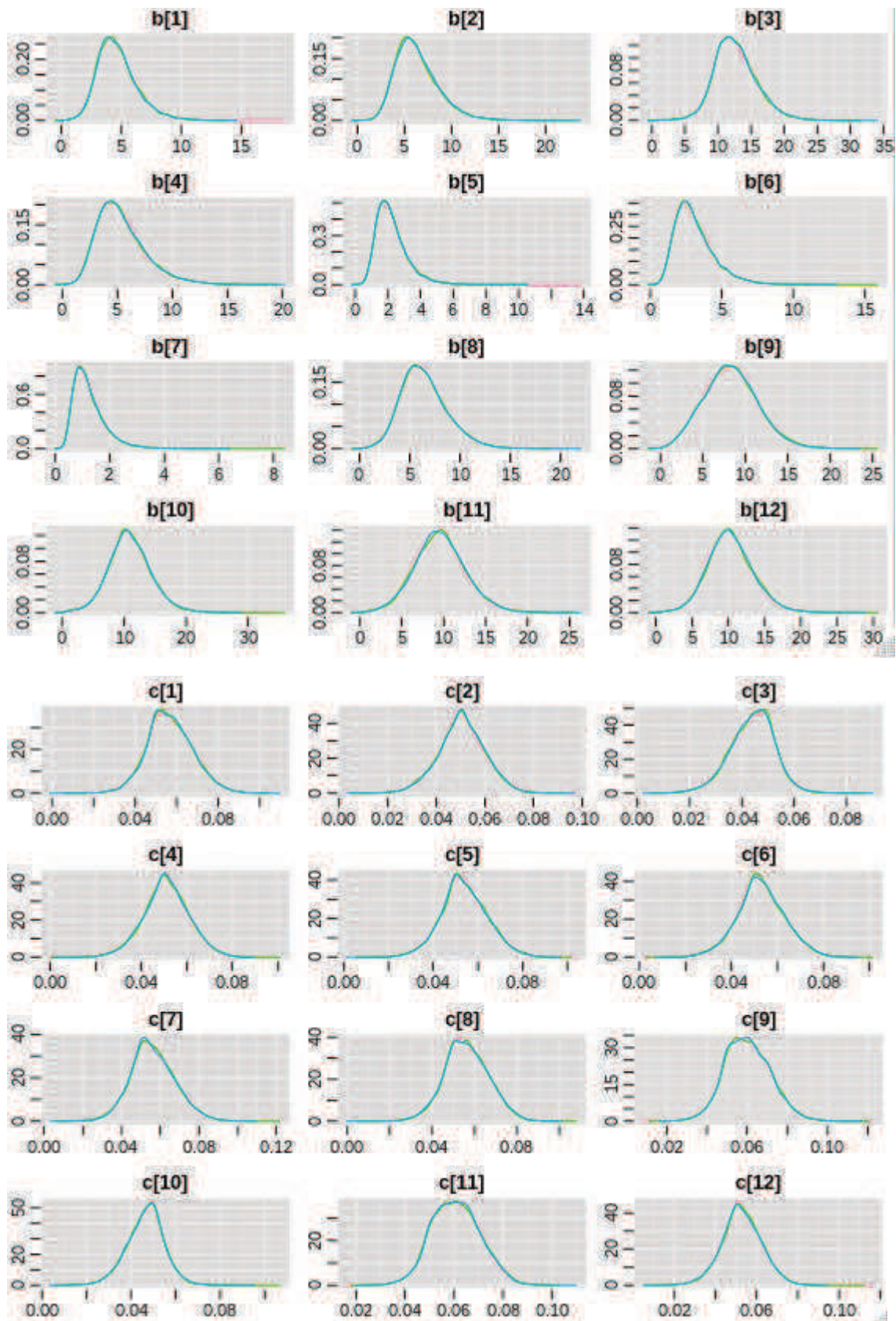
b[9]	1	1
b[10]	1	1
b[11]	1	1
b[12]	1	1
c[1]	1	1
c[2]	1	1
c[3]	1	1
c[4]	1	1
c[5]	1	1
c[6]	1	1
c[7]	1	1
c[8]	1	1
c[9]	1	1
c[10]	1	1
c[11]	1	1
c[12]	1	1
d[1]	1	1
d[2]	1	1
d[3]	1	1
d[4]	1	1
d[5]	1	1
d[6]	1	1
d[7]	1	1
d[8]	1	1
d[9]	1	1
d[10]	1	1
d[11]	1	1
d[12]	1	1

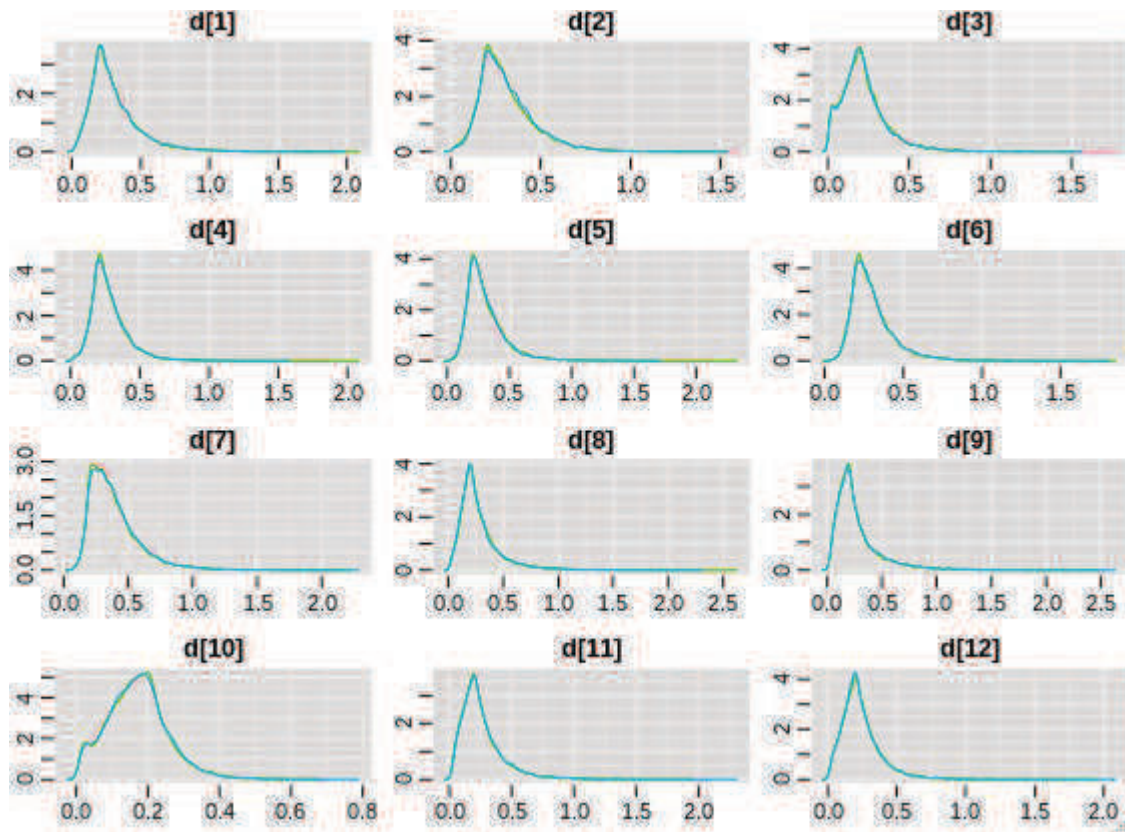
Multivariate psrf

1

3.2.4 Posterior distribution







3.3 HBM date

3.3.1 WAIC

WAIC = 4784.8

3.3.2 Discrepancy test

$\text{Chi}^2 = 0.5 \pm 0.25$

3.3.3 Convergence

Potential scale reduction factors:

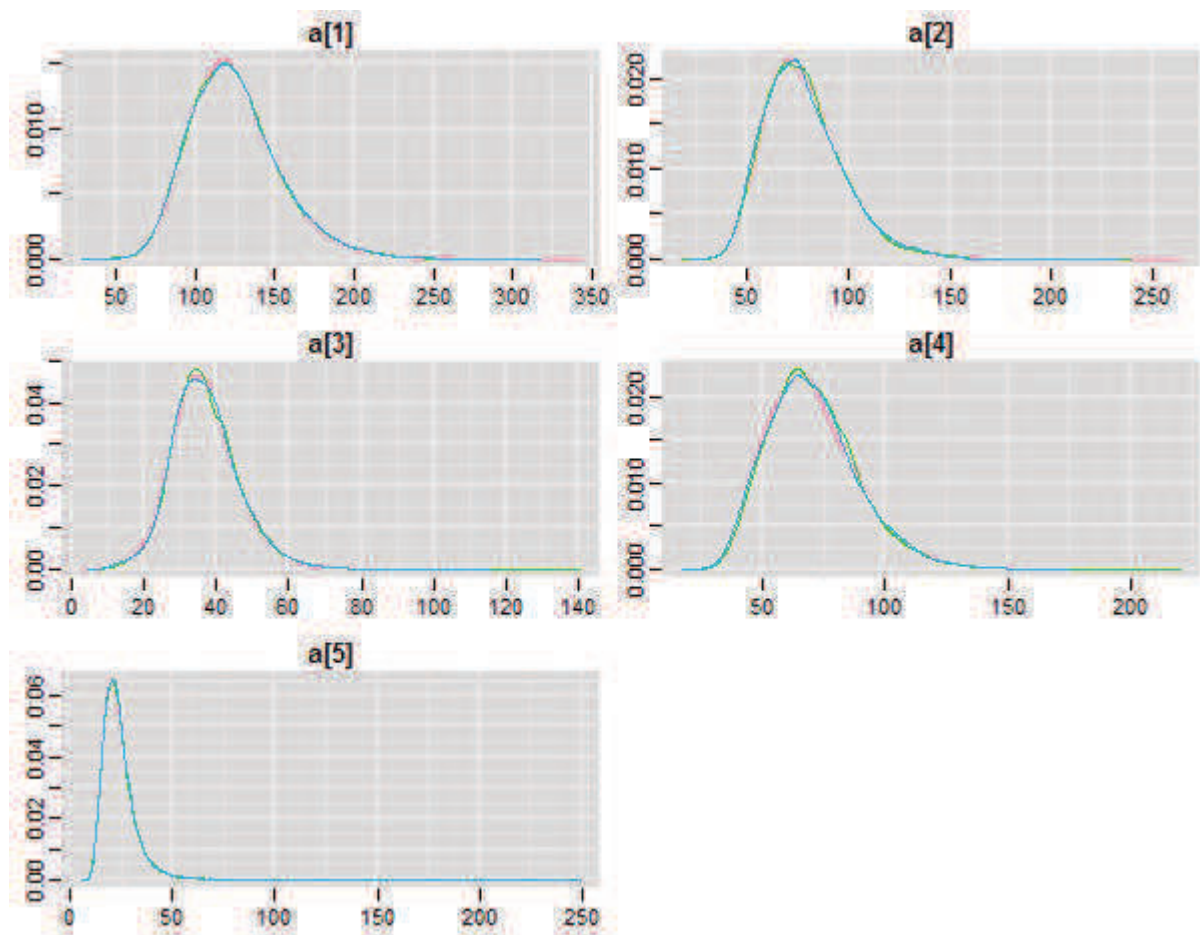
	Point est.	Upper C.I.
a[1]	1.00	1.00
a[2]	1.00	1.00
a[3]	1.00	1.00
a[4]	1.00	1.00
a[5]	1.00	1.00
b[1]	1.00	1.00
b[2]	1.02	1.02

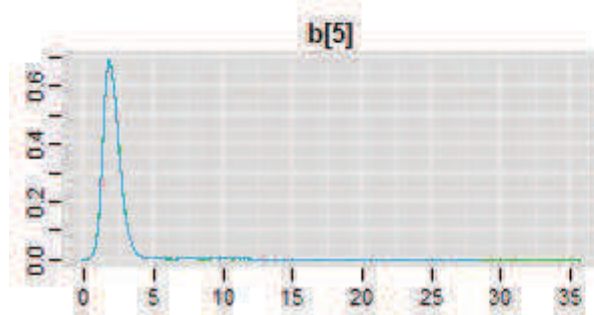
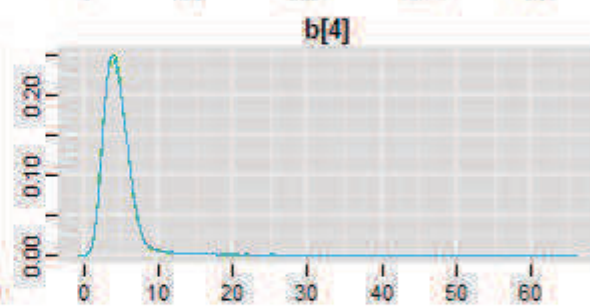
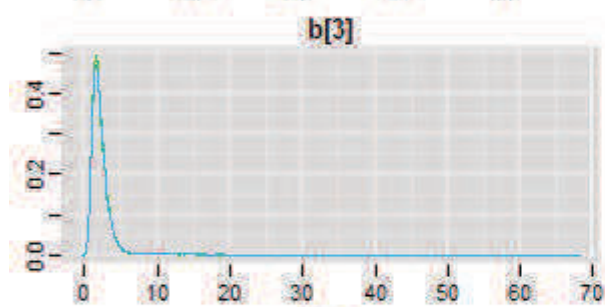
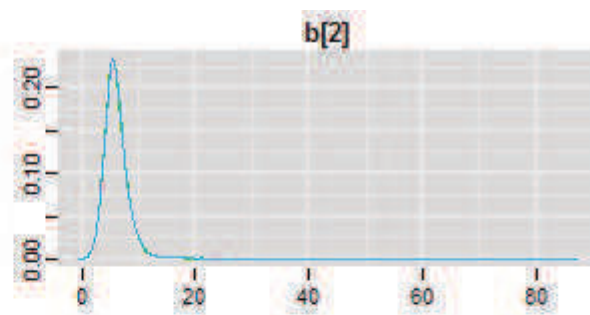
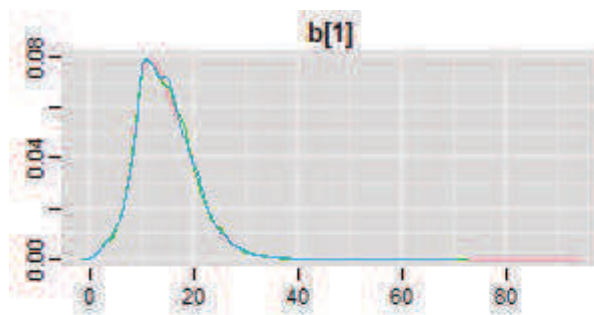
b[3]	1.04	1.06
b[4]	1.03	1.04
b[5]	1.06	1.08
c[1]	1.06	1.08
c[2]	1.06	1.09
c[3]	1.08	1.12
c[4]	1.06	1.09
c[5]	1.07	1.11
d[1]	1.00	1.00
d[2]	1.00	1.00
d[3]	1.00	1.00
d[4]	1.00	1.01
d[5]	1.00	1.00

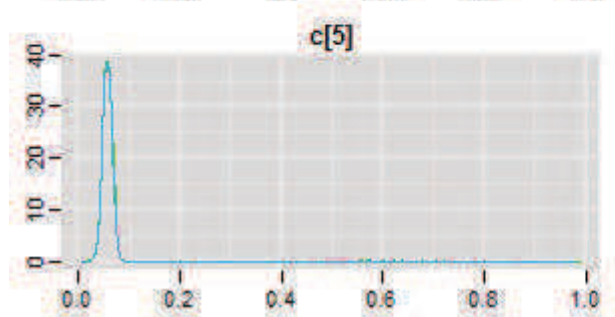
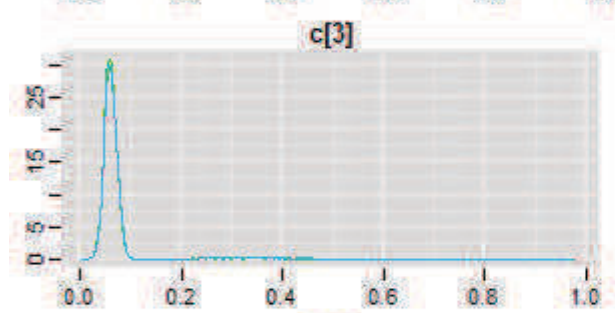
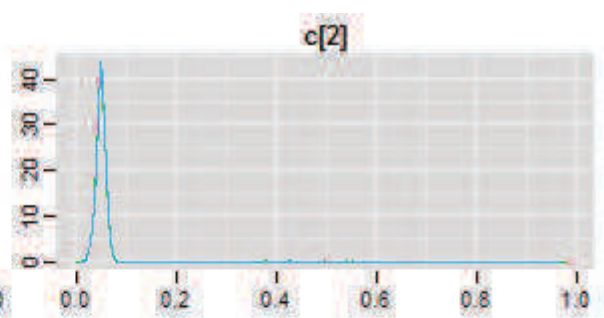
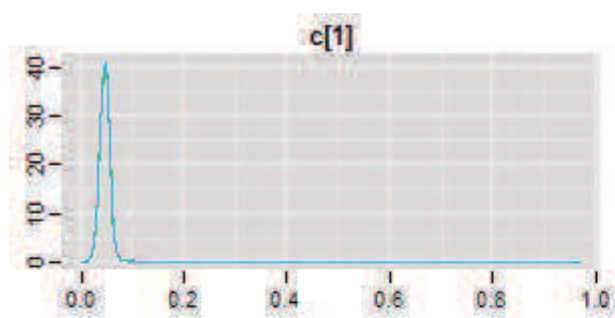
Multivariate psrf

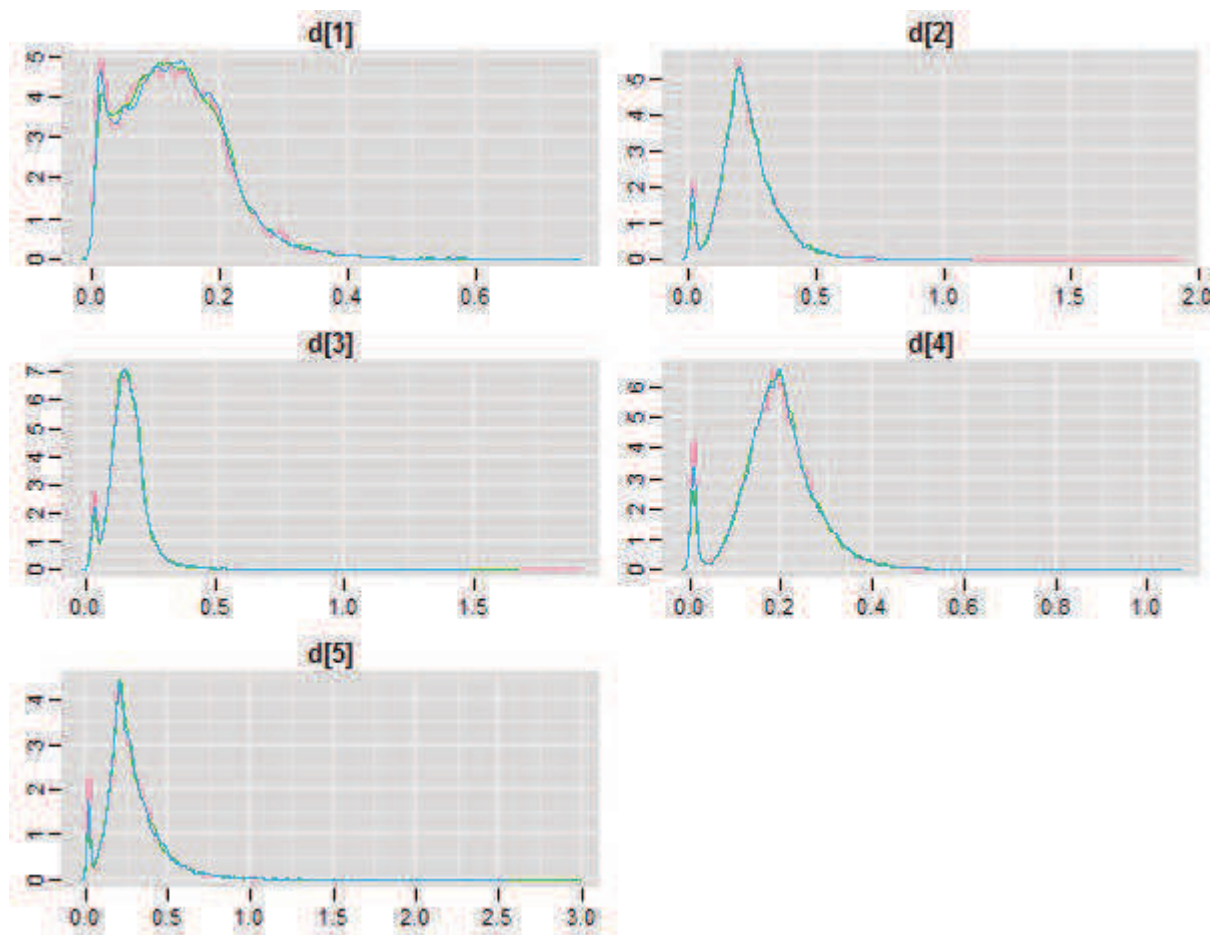
1.01

3.3.4 Posterior distribution









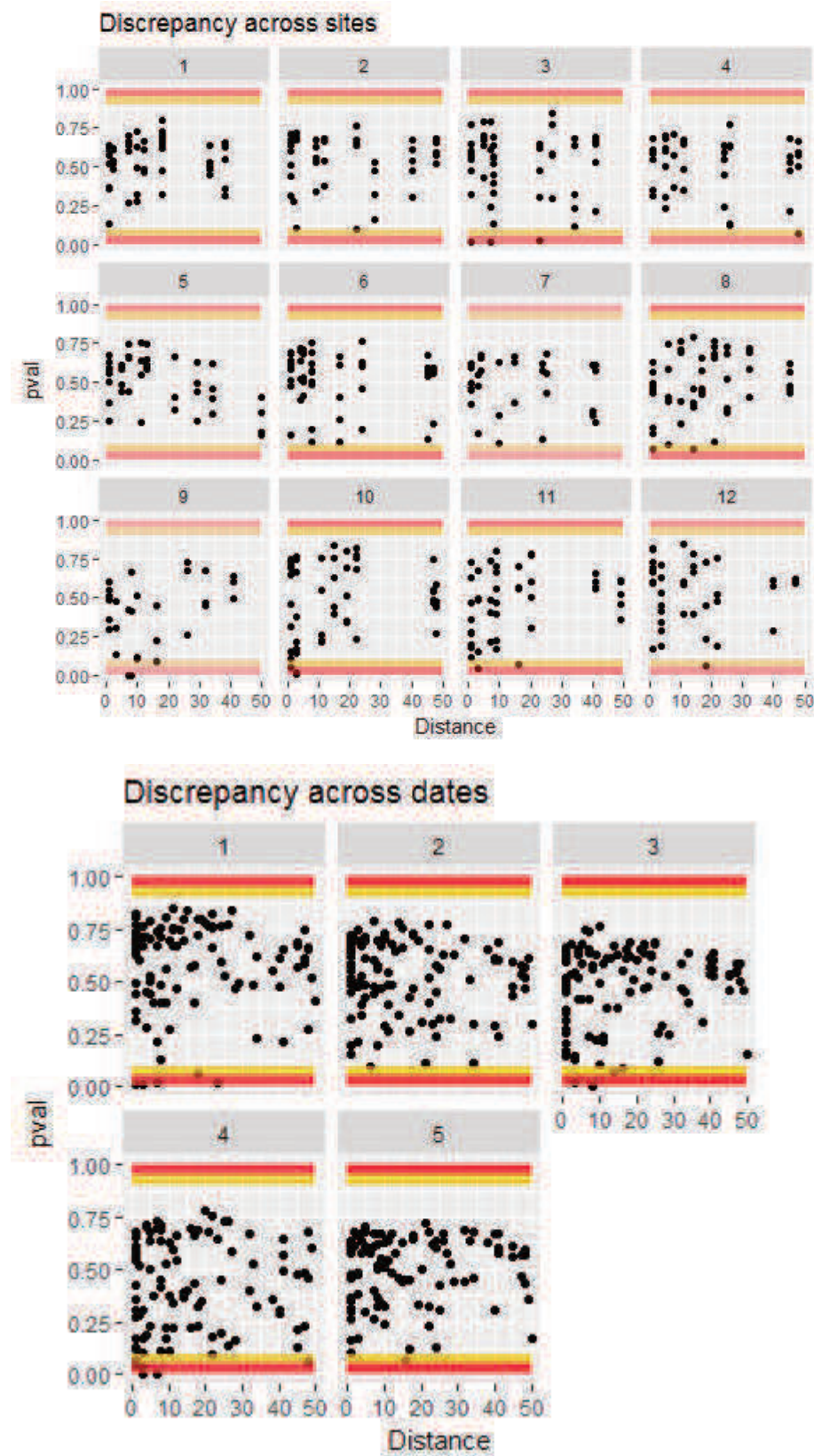
3.4 HBM date + site (best model)

3.4.1 WAIC

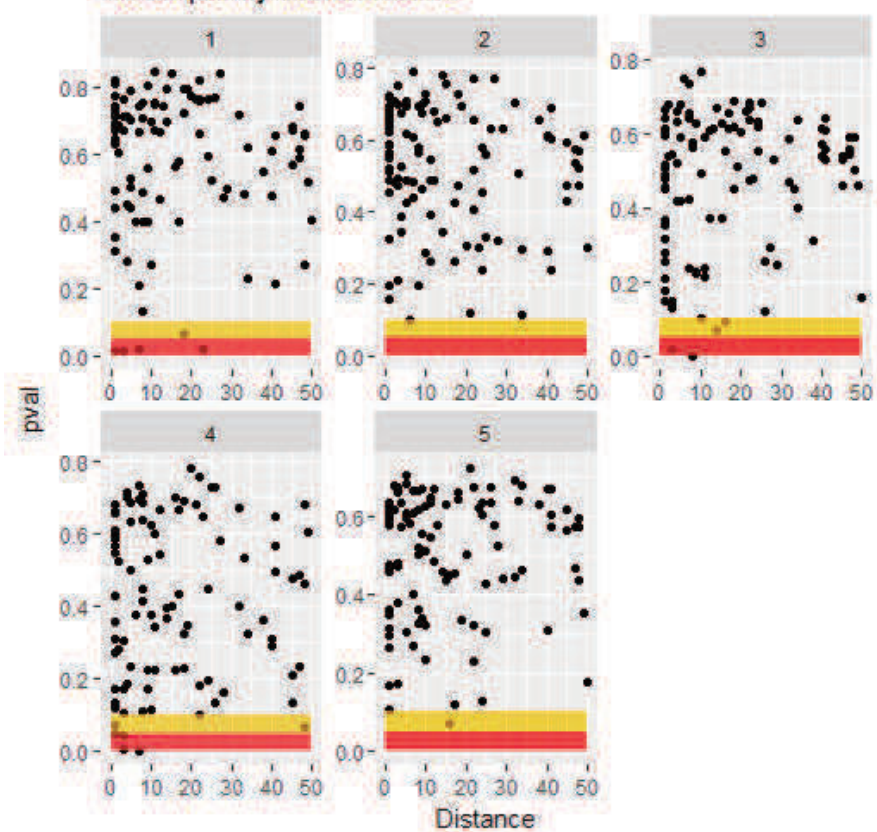
WAIC = 4373.3

3.4.2 Discrepancy test

$$\text{Chi}^2 = 0.5 \pm 0.2$$



Discrepancy across dates



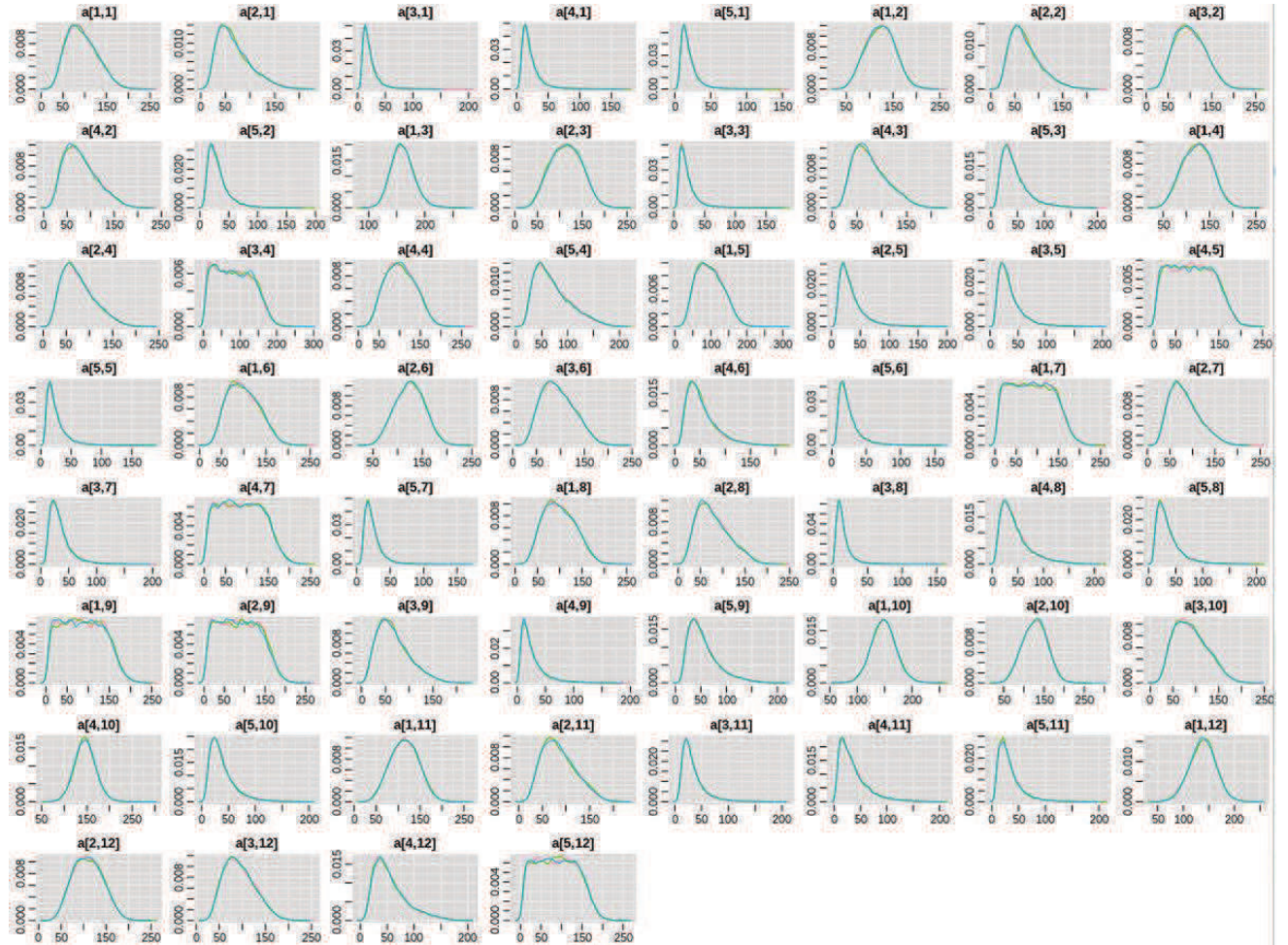
3.4.3 Convergence

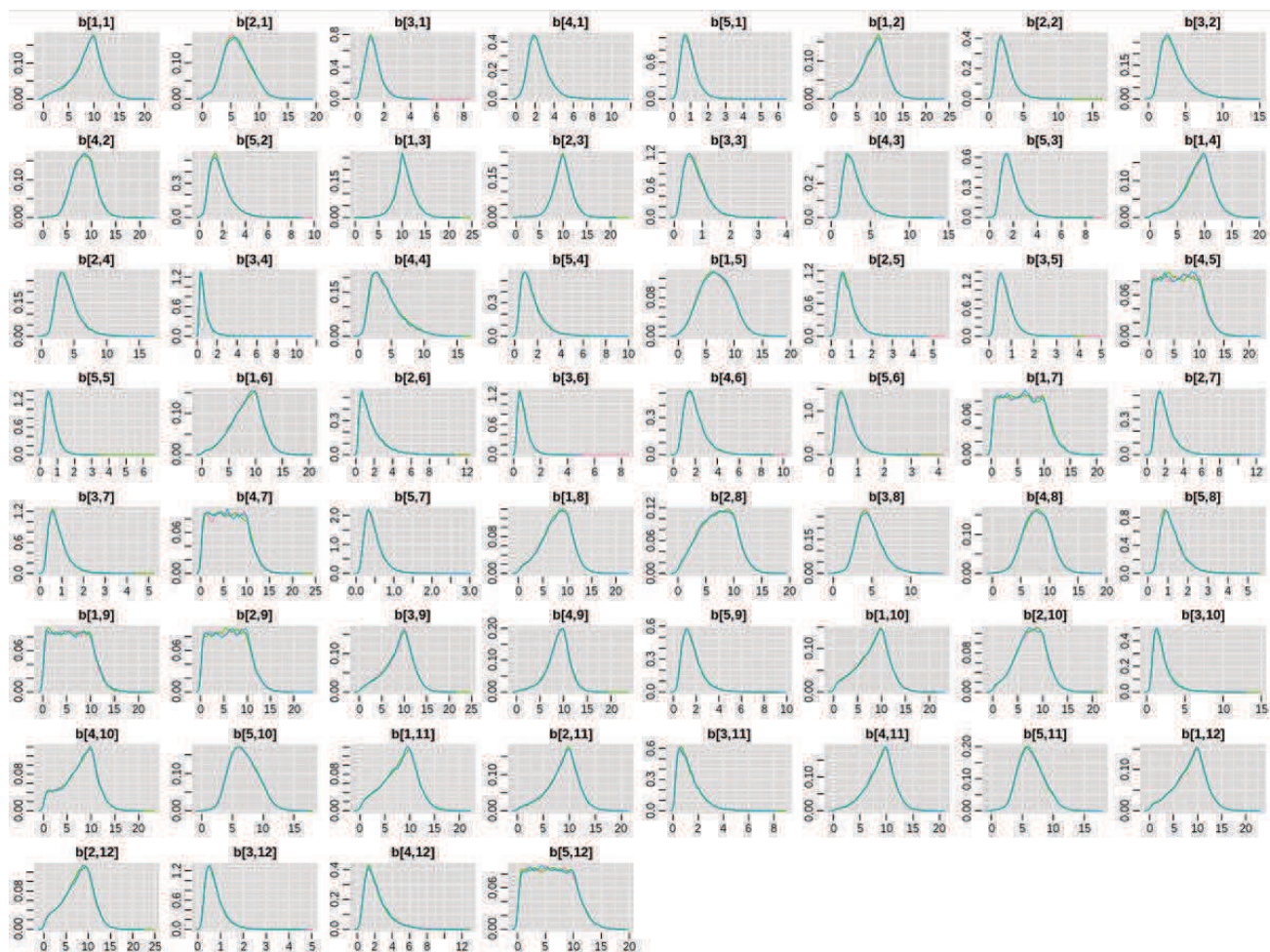
Detailed results of convergence, i.e. Gelman rubin index for each parameter, is not given because of too many lines it required. For each parameter, individual Gelman Rubin index was estimated at 1.0.

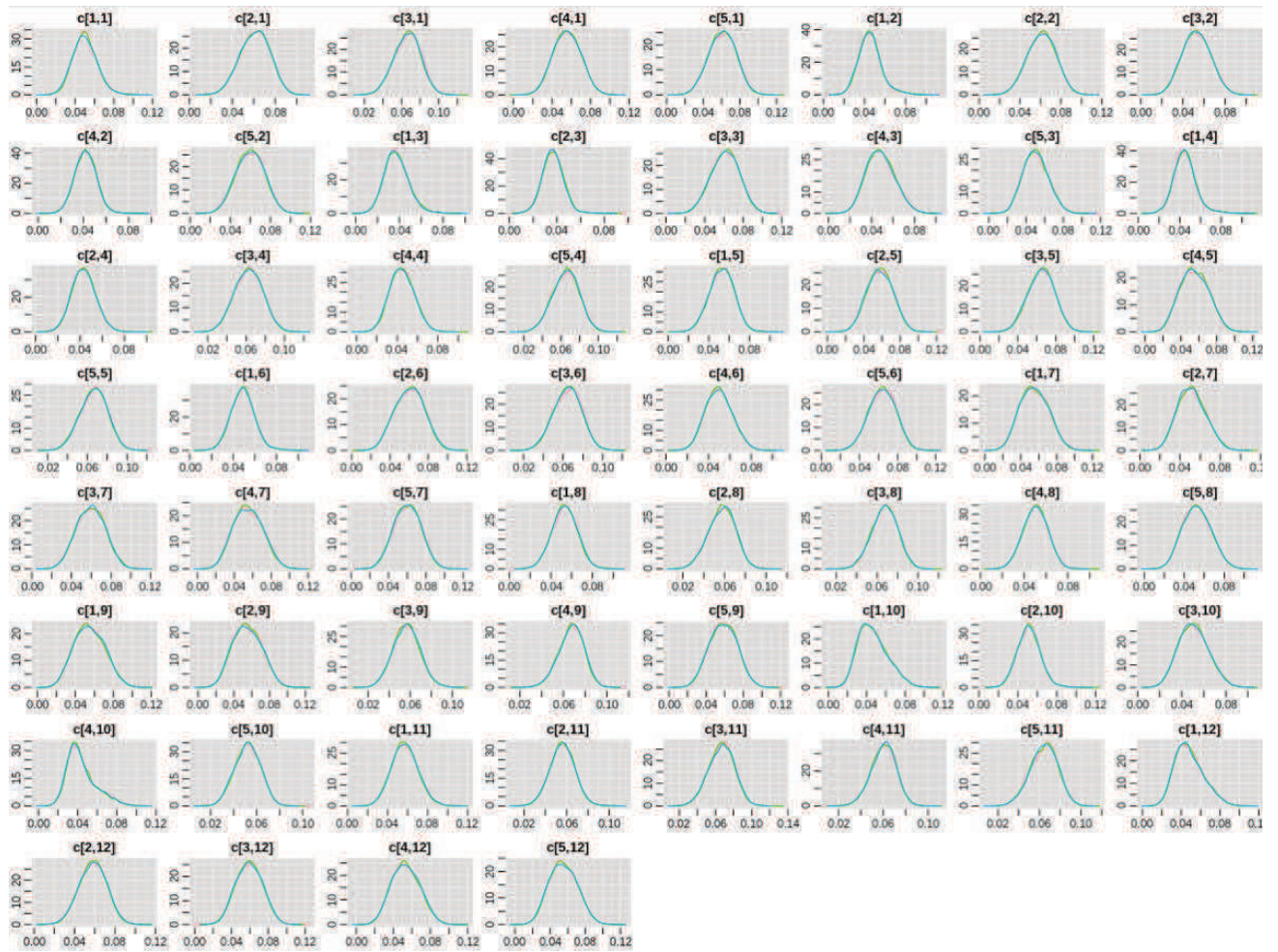
Multivariate psrf

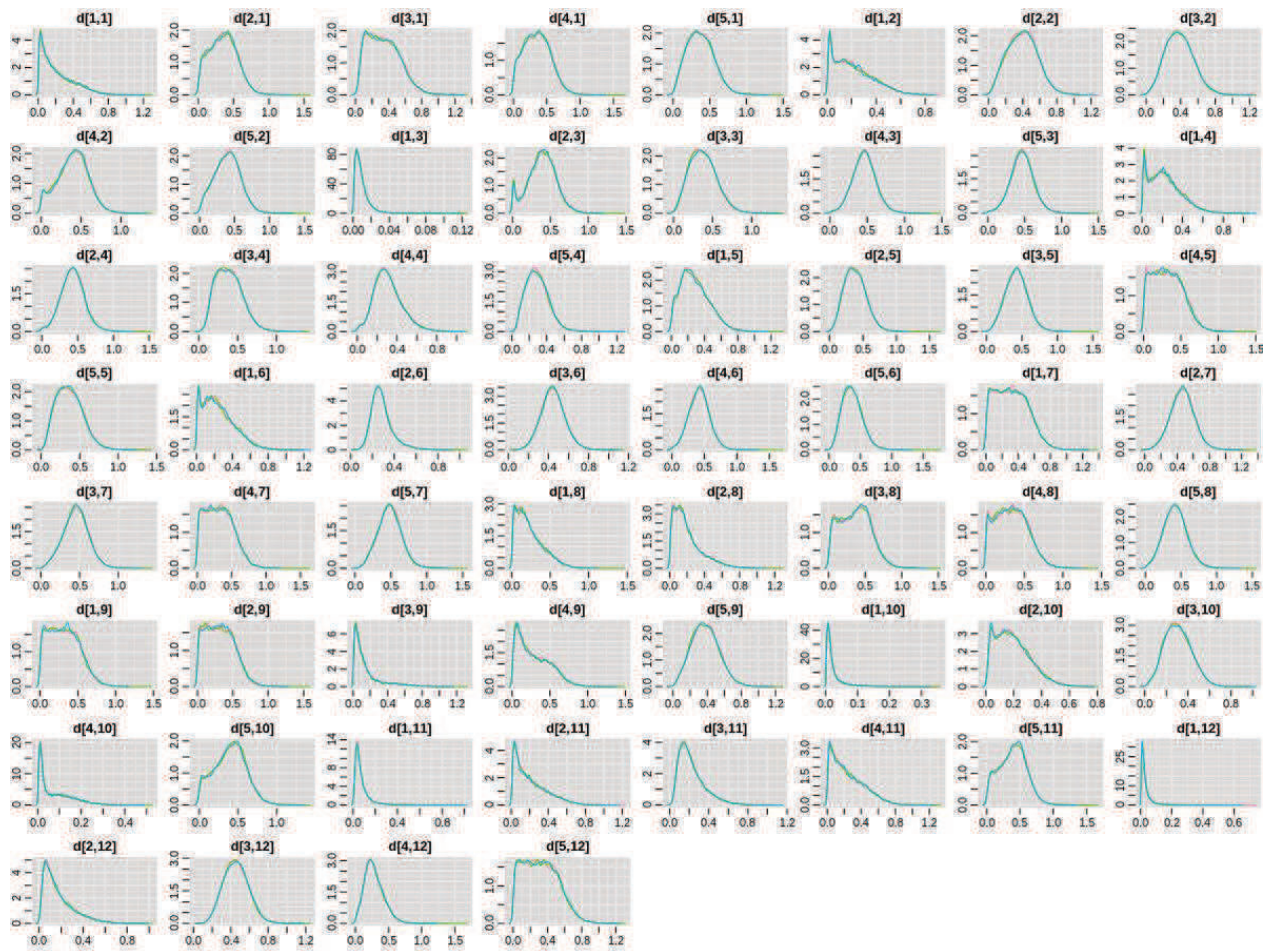
1.01

3.4.4 Posterior distribution









Supplementary Material S3: Abundance of Megaloptera as a function of distance from streams

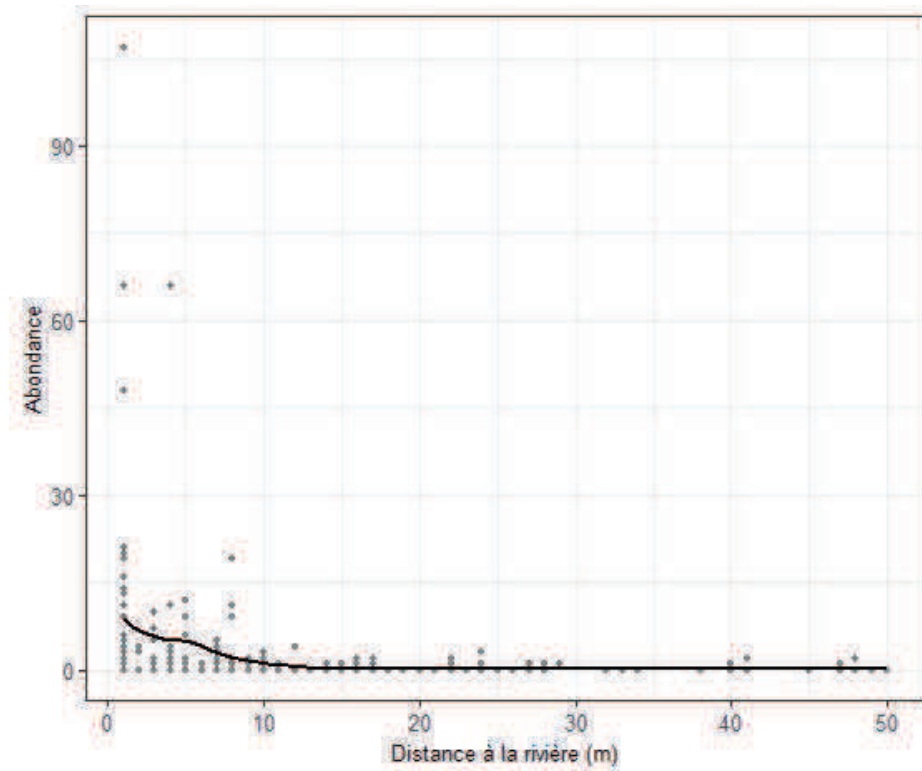


Figure : Abundance of Megaloptera trapped on all sites during sampling campaigns 1 & 2 (April and May). A LOESS curve is plotted to visualize the mean dispersal pattern.

Titre : Contribution des insectes aquatiques émergeant des rivières à la fourniture de services écosystémiques pour l'agriculture

Mots clés : apports aquatiques, agroécosystèmes, insectes aquatiques, dispersion, émergence

Résumé : La connexion entre milieux aquatiques et terrestres a suscité l'intérêt de la communauté scientifique, notamment l'effet du transfert d'énergie et de matière sur le fonctionnement des écosystèmes adjacents. Beaucoup d'études se sont intéressées aux apports d'insectes aquatiques ailés dans les écosystèmes naturels, mais peu à leur impact en milieu agricole. En modifiant la production secondaire d'invertébrés aquatiques, les pratiques agricoles sont à même d'intensifier ou diminuer l'effet de ces apports aquatiques dans les terres agricoles et par conséquent la fourniture de services écosystémiques utiles à l'agriculture. Nous avons collecté des données d'émergences et de dispersion d'insectes aquatiques depuis plusieurs rivières dans des paysages agricoles. Les principaux groupes émergents sont : les trichoptères (56%), chironomidés (25%) et éphéméroptères (19%).

Nous estimons la biomasse sèche émergente entre 1445 et 7374 mg m⁻² an⁻¹ selon les sites. Une majorité de ces insectes aquatiques se déposent sur une bande entre 0 et 10 mètres du bord de la rivière mais une proportion importante (45%) se dépose dans les cultures entre 10 et 100 mètres. Nous apportons de nouvelles et prometteuses connaissances suggérant que les insectes aquatiques participent à la fourniture de plusieurs services écosystémiques (fertilisation, contrôle biologique, épuration de l'eau et pollinisation). En paysage agricole, une communauté d'insectes riche et abondante est nécessaire à la mise en place d'un système agricole durable. Nous pensons que le rôle des insectes aquatiques est à ce titre important et suggérons de nouvelles pistes de recherches pour l'agroécologie.

Title : Ecosystem services provided to agriculture by aquatic insects emerging from rivers

Keywords : aquatic subsidies; agroecosystems; aquatic insects; dispersal, emergence

Abstract : The connection between aquatic and terrestrial habitats has increased scientific interest in ecological subsidies, focusing on how the transfer of matter and energy between adjacent ecosystems can modify the ecosystems functioning. Much attention has focused on aquatic subsidies associated with winged aquatic insects in pristine areas, but their implication in agricultural landscapes is rarely considered. By altering the production of benthic macroinvertebrates, agricultural practices can increase or decrease the strength of aquatic subsidies and subsequently the provision of several ecosystem services to agriculture. We have monitored the emergence and inland dispersal of adult aquatic insects from several agricultural streams. Most emerging dry mass (DM) belong to Trichoptera (56%), Chironomidae (25%) and Ephemeroptera (19%).

We estimate that annual emerging dry mass of aquatic insects ranged between 1445 and 7374 mg m⁻² y⁻¹ depending on stream. The majority of aquatic insects emerging falls between 0 and 10 meters from stream hedges. However, a great proportion (45%) though disperses and eventually falls between 10 and 100 meters from the stream. We provide new and promising evidence suggesting that winged stream insects can support several ecosystem services (soil fertilization, crop pest control, water purification and pollination). In agricultural landscapes, a rich and abundant insect community is necessary to promote sustainable practices, and we believe the role of aquatic subsidies in providing ecosystem services to agriculture is a new and promising field of research in agroecology.