Les mécanismes de la régulation des ravageurs des légumes en verger-maraîcher

Camille Imbert

▶ **To cite this version:**

Camille Imbert. Les mécanismes de la régulation des ravageurs des légumes en verger-maraîcher. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2019. Français. NNT : 2019AVIG0706 . tel-02495687

HAL Id: tel-02495687
https://theses.hal.science/tel-02495687

Submitted on 2 Mar 2020

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.

Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse
Ecole doctorale 536 « Sciences et Agro-sciences »

Thèse

pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse (UAPV)

Les mécanismes de la régulation des ravageurs des légumes en verger-maraîcher

par Camille Imbert

Soutenue le 19 avril 2019 devant le jury :

Thierry Brévault	Chercheur au CIRAD de Dakar	**Rapporteur**
Annie Ouin	Maître de conférence à l'ENSAT de Toulouse	**Rapporteuse**
Safia Médiène	Maître de conférence à l'AgroParisTech de Paris	**Examinatrice**
Armin Bischoff	Professeur à l'IUT d'Avignon	**Examinateur**
Marc Tchamitchian	Directeur de recherche à l'INRA d'Avignon	**Examinateur**
Claire Lavigne	Directrice de recherche à l'INRA d'Avignon	**Directrice de thèse**
François Warlop	Ingénieur agronome au GRAB	**Invité**

LES MECANISMES DE LA REGULATION DES RAVAGEURS DES LEGUMES EN VERGER-MARAICHER

Aux passeurs de savoirs

« Un homme qui raisonne, qui démontre même, me prend pour un homme : je raisonne avec lui, il me laisse la liberté de jugement et ne me force que par sa propre raison. Celui qui crie voilà un fait, me prend pour un esclave. »
Louis Bertrand Castel, cité par Gaston Bachelard dans La Formation de l'esprit scientifique

Sommaire

REMERCIEMENTS **11**

INTRODUCTION **13**

1. L'agroécologie comme levier pour lutter contre les ravageurs **15**
1.1. Multiples définitions de l'agroécologie 15
1.2. Les techniques et infrastructures agroécologiques 15
Encadré 1 : Les méthodes de substitution aux pesticides 17
1.3. Limites de l'agroécologie : Besoin de connaissances 18

2. La diversité et la complexité des vergers-maraîchers **18**
2.1. Agencement de la parcelle 19
2.2. Différents modes de lutte contre les ravageurs 22

3. Etudier la régulation des ravageurs dans les vergers-maraîchers : objectifs et démarche de la thèse **22**

CHAPITRE 1: SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE DES MECANISMES DE LA REGULATION DES RAVAGEURS PAR LEUR PREDATEURS EN VERGER-MARAICHER **25**

Introduction **26**

1. Quels sont les paramètres impliqués dans la dynamique de population des ravageurs ? **28**

2. Les arbres fruitiers augmentent le nombre de niches écologiques pour les prédateurs **29**
2.1. Les arbres fruitiers augmentent l'hétérogénéité de l'habitat au sol pour les prédateurs 29
Encadré 1 : Concept de niche écologique 30
2.2. Les arbres comme sources de refuges et de proies alternatives 31

3. Influence du couvert agroforestier sur la prédation des ravageurs des légumes **32**
3.1. Modification des caractéristiques de la communauté de prédateurs 32
Encadré 2 : Approche taxonomique et approche fonctionnelle 32
Encadré 3 : Effet de l'âge des parcelles et des arbres sur les abondances en ennemis naturels 36
3.2. le choix de la proie 37

4. Influence du couvert agroforestier en verger-maraîcher sur la survie, la reproduction et l'immigration des ravageurs **38**
4.1. Effets directs 38

4.2. Effets indirects via l'état physiologique de la plante et la compétition entre ravageurs 39
4.3. Synthèse 40

5. Synthèse générale des mécanismes de la régulation des ravageurs en verger-maraîcher 42

Encadré 5 : Autres variables agissant sur la régulation des ravageurs 44

CHAPITRE 2 : DISPOSITIF EXPERIMENTAL 45

1. Objectifs du chapitre 46

2. Les parcelles expérimentales 46
2.1. Zone d'étude 46
2.2. Description des parcelles expérimentales 48

3. Biologie des ravageurs 50
3.1. Une guilde de ravageurs du chou très riche 50
3.2. Choix de la plante hôte 50
3.3. Survie et reproduction 51
3.4. La prédation 51

4. Lien entre les expérimentations 52
4.1. Expérimentations effectuées à peu de jours d'intervalle 52
4.2. Différents suivis sur les mêmes choux 53

5. Abondances en ravageurs et en prédateurs (Chapitre 3 – Partie 1) 53
5.1. Suivis des ravageurs 53
5.2. Suivis des prédateurs 54

6. Cages à exclusion (Chapitre 3 – Partie 2) 55

7. Proies sentinelles (Chapitre 4-Partie 2) 57

8. Groupes taxonomiques et fonctionnels (Chapitre 4) 58
8.1. Collecte des échantillons 58
8.2. Taxonomie 58
8.3. Recherche des traits fonctionnels 58
8.4. Mesure de la taille des prédateurs 59

9. Analyse des contenus stomacaux 59
9.1. Préparation des échantillons 60
9.2. PCR 60
9.3. Vérification de la spécificité des amorces 61
9.4. Définition du seuil de positivité 61

CHAPITRE 3 : LE VERGER-MARAICHER FAVORISE-T-IL LES RAVAGEURS ET LES PREDATEURS PAR RAPPORT A UNE MONOCULTURE ? 63

1. Objectifs du chapitre 64

2. abondances en ravageurs et en prédateurs en verger-maraicher et en monoculture 67

Article 1: Pests, but not predators, increase in mixed fruit tree-vegetable plots compared to control vegetable plots 67

Abstract 67
2.1. Introduction 68
2.2. Materials and methods 69
2.3. Data analyses 72
2.3. Results 75
2.4. Discussion 80

3. Estimation et comparaison des valeurs de paramètres de dynamique des population de ravageurs en verger-maraîcher et en monoculture 83
3.1. Introduction 83
3.2. Matériels et méthodes 85
3.3. Résultats 88
3.4. Discussion 91
3.5. Conclusion 94

4. Synthèse du chapitre 94

CHAPITRE 4 : MODIFICATIONS DE LA COMMUNAUTE DE PREDATEURS DU SOL EN VERGER-MARAICHER 97

1. Objectifs du chapitre 98

2. La caractérisation de la communauté par des indices taxonomiques et fonctionnels 100

Le verger-maraîcher promeut-t-il une communauté de prédateurs plus efficace dans la régulation des ravageurs des cultures qu'une monoculture maraîchère ? 101

Résumé 101
2.1. Introduction 101
2.2. Matériels et méthodes 103
2.3. Résultats 106
3.2. Indices caractérisant la guilde de prédateurs 115
2.4. Discussion 120

3. Analyse du lien entre l'identité d'une espèce ou la valeur d'un trait et la fonction de prédation 122
3.1. Introduction 122
3.2. Matériels et méthodes 126
3.3. Résultats 129
3.3.2. Effet de l'identité des prédateurs sur la prédation 130

3.4. Discussion 139

4. Synthèse du chapitre 140

DISCUSSION 143

Introduction 144

1. Synthèse des résultats 144
1.1. La prédation et les prédateurs 144
1.2. La survie et l'immigration des ravageurs 146
1.3. Evolution dans le temps des différences entre types de parcelles 146

2. Avantages et Limites des méthodes employées 147
2.1. Faibles effectifs de prédateurs et de ravageurs et impact sur les interprétations 147
2.2. La prédation 147
2.3. Choix de parcelles expérimentales simplifiées 151
2.4. Avantages de l'approche bayésienne 151

3. Compléter la compréhension des mécanismes de la régulation des ravageurs en verger-maraîcher 152
3.1. Intégrer les prédateurs au modèle de dynamique de population (Chapitre 3 Partie 2) 152
3.2. Compétition entre ravageurs et l'impact sur les dégâts 152
3.3. Effet d'une saison à l'autre sur la communauté de prédateurs 153
3.4. Vérifier les hypothèses : plus de niches écologiques disponibles en verger-maraîcher et effet de dilution 153
3.5. Effets sur les ravageurs des arbres ? 153

4. Perspectives : Comment ces résultats peuvent-ils servir à l'aménagement de parcelles d'agriculteurs ? 154
4.1. Hypothèses sur les liens entre aménagement de la parcelle, les pratiques et la régulation des ravageurs 154
4.2. Hypothèses sur l'effet de l'âge de la parcelle 154

5. Conclusion 155

BIBLIOGRAPHIE 156

ANNEXES 177

RESUME 204

REMERCIEMENTS

Je remercie Armin Bischoff, Thierry Brévault, Annie Ouin, Safia Médiène et Marc Tchamitchian pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse. Merci pour vos retours enrichissants, vos questions pertinentes et l'ambiance chaleureuse durant la soutenance.

Merci à la Fondation de France d'avoir financé cette thèse et de mettre le paquet pour que la recherche en agroforesterie avance. Les fonds sont rares et votre contribution notable.

Merci aux membres de mon comité de thèse Camille Béral, Dominique Carval, Pierre Franck, Marie Gosme et Philippe Tixier pour vos critiques lucides et fécondes qui ont nourri cette thèse et les réflexions sur les limites des études entreprises.

Merci Claire tout d'abord pour avoir répondu « peut-être mais j'ai pas de sous » quand je t'ai proposé ma candidature pour une thèse et pour avoir dit «ok » quand l'appel à projets de la Fondation de France est sorti. Merci d'avoir été aussi impliquée et d'avoir toujours répondu présent aussi bien pour une question stat, relire un chapitre, couper du tulle ou compter des pucerons.

Merci François de suivre les avancées et de réancrer cette thèse dans la réalité des agriculteurs. Merci aussi pour les relectures.

Merci à vous deux pour votre calme qui fait du bien quand la pression guette et pour la liberté que vous m'avez laissée.

Merci Léa pour avoir été une stagiaire exemplaire ! Tu as appris de manière fulgurante à reconnaître toutes nos bestioles et j'avais une totale confiance en toi. Merci pour ton implication malgré les conditions climatiques extrêmes de notre Provence et le supplice de la piscine du gardien. Merci aussi pour l'accueil à Nancy.

Merci à Jérémy, Ruoyin et Romane pour votre aide pour le terrain.

Merci à Julien pour m'avoir fait découvrir le monde merveilleux des stats bayésiennes. Merci pour les idées lancées qui permettent d'arriver à nos fins.

Merci Jérôme pour avoir pris le temps d'expliquer et de ré-expliquer toutes les étapes des analyses en labo. Même si la pipette me fait encore un peu peur, je pense qu'avoir pu tout faire moi-même de A à Z m'a fait prendre conscience des avantages et limites de l'analyse des contenus stomacaux.

Merci Jean-François pour ton aide précieuse pour la taxo. Je n'aurai jamais eu le temps d'identifier tout ce petit monde, heureusement que tu étais là ! Merci pour nos bonnes tranches de rigolade entre deux araignées, pour trouver toi aussi qu'une clé de détermination peut être une source de blagues potentielles, pour tes goûts musicaux assez éclectiques et pour nos discussions footballistico-recherche-écologiques. Merci collègue pour ton amitié.

Merci Fred pour l'aide dans la création des cages à exclusion. Merci d'avoir fait le gabarit, d'en avoir fait un deuxième en tout hâte et pour tous les allers-retours pour récupérer le matériel. La prochaine fois, j'opterai pour des cages pliantes !

Merci à l'AsFrA pour leur accueil et leur aide. Un grand merci à Jean-François Cornic pour son aide dans l'identification des araignées et à Olivier Villepoux pour le recueil des traits.

Merci Jodie de m'avoir appris à identifier les araignées. Toute seule, c'était un peu compliquée ! Merci pour ton accueil à Nancy et pour nos discussions.

Merci à toute la joyeuse équipe de thésards, stagiaires et affiliés de PSH : Blanche, Caterina, Chiara, Christophe, Coffi-Belmys, Cynthia, Daniele, Dario, Emna, Enrico, Emily, Francesca, Hussein, Julie, Jin-Lang, Marta, Mathieu, Pietro, Tarek, Yannick et tous ceux que j'oublie qui sont passés par PSH et qui y crée une ambiance géniale. Merci pour les déjeuners multiculturels et polyglottes, pour l'entraide, pour les gâteaux quotidiens et pour la résistance de la cafetière pressoir. Merci pour les barbecues et les soirées au son de la guitare et des chansons italiennes. Merci pour les rires et d'avoir accepté une certaine régression et une certaine répétition dans l'humour. Et puis à l'INRA, il y a tous les autres : Carolina, Cathleen, Coline, Elisa, Mariem, Maurane, Maxime, Valentin, Violette entre autres. Merci pour l'asso ACACIA qui remplit totalement son rôle de lien entre les jeunes chercheurs. Merci pour le toc toc à la fenêtre pour rentrer en vélo et pour avoir risqué vos vies sur la mob la plus célèbre de tout Avignon. Merci pour les soirées à l'Explo ou ailleurs, pour les randos où on ne suit pas l'itinéraire mais on le crée, pour notre jardin vivrier tropical agroforestier et pour le creusage de méninges concernant son irrigation (je ne remercie pas les moustiques). Merci pour les escapades dans d'autres recoins du monde, pour le stop mémorable en décapotable, pour avoir rencontré Mimoso et pour les platanul. Merci à toutes ces petites mains passionnées qui donnent toute leur énergie pour faire bouger les lignes de la Recherche.

Merci à ma famille de capoeiristes et en particulier à Caro (encore), Ludo, Lydie, Loïc et Christophe. Merci Loïc pour les soirées guitare qui étaient une bouffée d'oxygène surtout pendant la rédaction.

Concernant le reste du monde, un grand merci tout d'abord à ma prof de carabes Saoussen pour avoir accepté l'incruste durant ton stage, pour la découverte des jardins et des toits parisiens et pour m'avoir permis de poser mon premier Barber dans un collège au bord du périf (quelle pression !). Merci Madame la Ministre, pour ton amitié et nos discussions bestioles mais pas que.

Merci aux amis de Jussieu : Baptiste, Caroline, Johanne, Lucile, Mathieu, Mathilde, Pascaline et Isabelle qui cassent tous les clichés sur la prétendue froideur des parisiens. Merci à Johan, mon voisin éternel. Merci de toujours répondre présents mêmes si les kilomètres nous séparant s'entassent. Mon baba, maintenant qu'on est tous les deux docteurs, il faut qu'on assume notre appartenance au deuxième groupe ! Après mure réflexion, je pense que de toutes façons, la clé du succès, c'est de faire des allers-retours entre le premier et le deuxième groupe (on y rigole plus quand même).

Si on se rapproche du centre du monde, un grand merci à ma famille pour leur soutien sans faille. Merci pour les we picards, normands et auversois frais et reposants. Merci pour notre goût commun du jardinage et pour nos discussions sur le devenir de l'agriculture. Merci de vous intéresser toujours à ce que je fais (même aux stats), d'y participer, de ne plus vous étonner quand je passe des jaguars aux pucerons (sans oublier les loups) et de comprendre que oui, il y a un lien entre tout ça et que ça en vaut la peine.

INTRODUCTION

La sécurité alimentaire est atteinte quand toutes les populations humaines ont, à tout moment, la possibilité physique et économique d'avoir accès à une nourriture répondant aux besoins en nutriments, aux préférences alimentaires, permettant une vie saine et active (**Déclaration sur la sécurité alimentaire mondiale, FAO 1996** dans **Pinstrup-Andersen, 2009**). Pour répondre à cet objectif, l'agriculture doit être durable, c'est-à-dire doit couvrir les besoins de la population actuelle sans compromettre la possibilité pour les générations futures de répondre aux leurs (**commission Brundtland de 1987** dans **Lichtfouse et al., 2009**) et donc être à la fois productive et respectueuse de l'environnement et de la santé humaine. La population mondiale devrait atteindre entre 9,1 et 9,6 milliards d'individus en 2050 (**Godfray et al., 2010, Ranganathan, 2013**) avec un régime alimentaire se rapprochant de celui des peuples occidentaux, plus riche en viande(**Ray et al., 2013**). Globalement, la FAO estime **qu'il faudrait augmenter la production agricole de 60% entre 2005-2006 et 2050 (Graziano da Silva, 2012**). Or, l'expansion des terres agricoles n'est pas une option durable car 37% des terres (hors Antarctique) sont déjà dédiées à l'agriculture (**Ranganathan, 2013**). A partir de ce constat, le défi est donc de **réussir à produire assez pour nourrir une population mondiale grandissante, en limitant le recours aux intrants chimiques et sans étendre les surfaces agricoles.**

Les vergers-maraîchers sont une réponse à la limitation de l'extension des surfaces agricoles. Le **verger-maraîcher** (*Agroforestry market gardening*, **Léger et al., 2018)** est un type de parcelle diversifiée, agroforestière (**Fig.1**), associant des arbres fruitiers et des légumes. La conception de la parcelle repose sur la **densification** : tout l'espace 3D disponible est utilisé pour la production de nourriture avec au sol des légumes et à différentes hauteurs des fruits (**Warlop et al., 2017**).

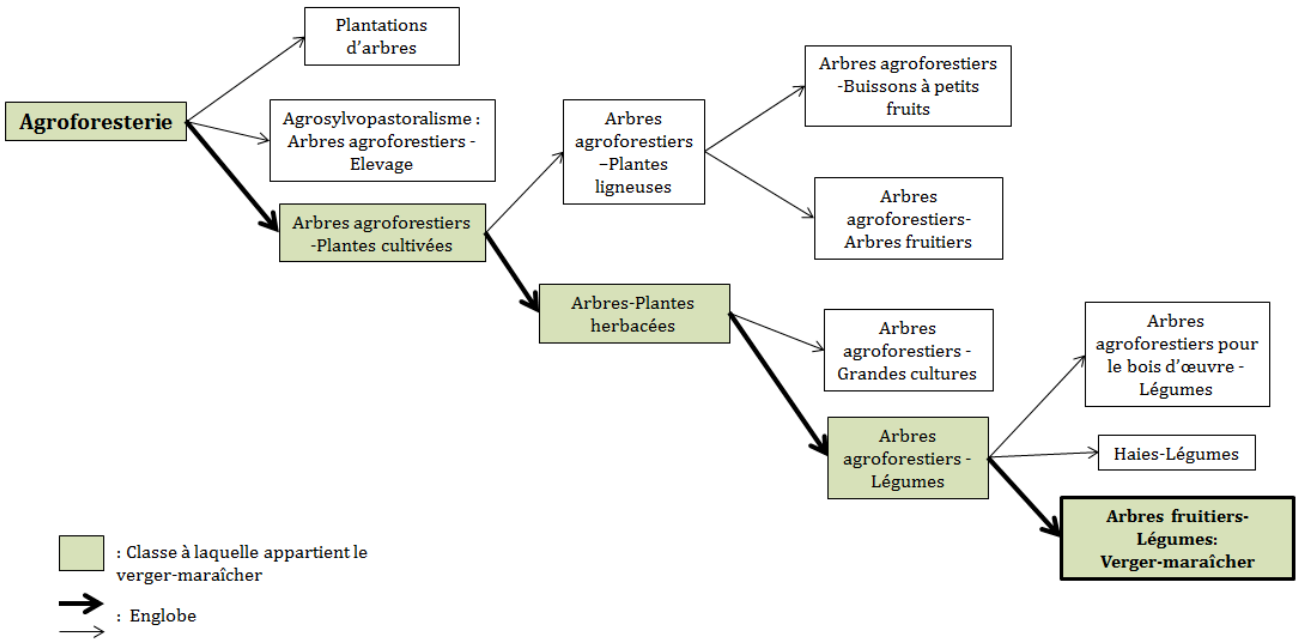


Figure 1. Classification des différents types d'agroforesterie

En parallèle, la réduction des intrants chimiques doit s'accompagner d'une optimisation des **services écosystémiques** favorisant la production et parmi eux, notamment **la régulation des ravageurs par leur prédateurs naturels**. Réussir à assurer une régulation efficace des ravageurs en verger-maraîcher nécessite **une connaissance de l'effet du couvert agroforestier sur les mécanismes régissant la régulation des ravageurs des légumes associés**. Or, les verger-maraîchers sont multiples et les mécanismes complexes. De plus, les agriculteurs en verger-maraîchers par les techniques agricoles qu'ils emploient, modifient également les intéractions régissant le système. Distinguer les mécanismes est donc difficile dans ces systèmes complexes. Forts de ce constat, **nous avons pris le parti d'étudier ces mécanismes dans des parcelles expérimentales correspondant à un verger-maraîcher simplifié au maximum** (**cf Chapitre 2**). Dans cette introduction, nous allons mettre en avant cette **complexité**, en présentant tout d'abord le concept d'agroécologie et son application dans la parcelle puis la diversité des vergers-maraîchers. Les mécanismes de la régulation des ravageurs seront détaillés dans le **Chapitre 1**.

1. L'AGROECOLOGIE COMME LEVIER POUR LUTTER CONTRE LES RAVAGEURS

1.1. MULTIPLES DEFINITIONS DE L'AGROECOLOGIE

L'**agroécologie** comprend à la fois une science et des pratiques agricoles (**Wezel et al., 2009**). En tant que science, elle correspond à l'écologie des parcelles agricoles, c'est-à-dire à l'étude des interactions biotiques et abiotiques les régissant. La parcelle est donc appréhendée comme un écosystème (**Gliessman, 2015**). Les **techniques agroécologiques** ont pour but d'optimiser les services écosystémiques pour maximiser les rendements. L'agroécologie présente parfois une définition plus large qui prend également en compte des dimensions sociales et économiques et l'ensemble de la chaîne agroalimentaire (**Wezel et al., 2009**). C'est également un mouvement politique, initié par les paysans (comme la Via Campesina) dont le but est un développement rural assurant leur sécurité alimentaire, leur souveraineté et leur autonomie (**Wezel et al., 2009**). Des voix s'élèvent (notamment **Olivier de Schutter** dans son **rapport de 2011** pour les Nations-Unies) pour mettre en avant l'agroécologie comme principale alternative à l'agriculture conventionnelle, pouvant concilier fortes productions et respect de l'environnement et de la santé. Dans cette thèse, l'agroécologie est abordée comme l'écologie des parcelles agricoles et comme l'ensemble de techniques en découlant.

1.2. LES TECHNIQUES ET INFRASTRUCTURES AGROECOLOGIQUES

Les méthodes de lutte contre les ravageurs peuvent être classées selon le prisme de l'ESR: **Efficience des intrants**, **Substitution aux pesticides** avec un impact environnemental plus faible et **Reconception du système de production (Hill and MacRae, 1996; Ricci et al., 2011)**. Les agriculteurs en agriculture biologique choisissent des méthodes de lutte appartenant à la deuxième ou à la troisième catégorie, ou associent les deux au sein de leurs parcelles (**Fig.2**).

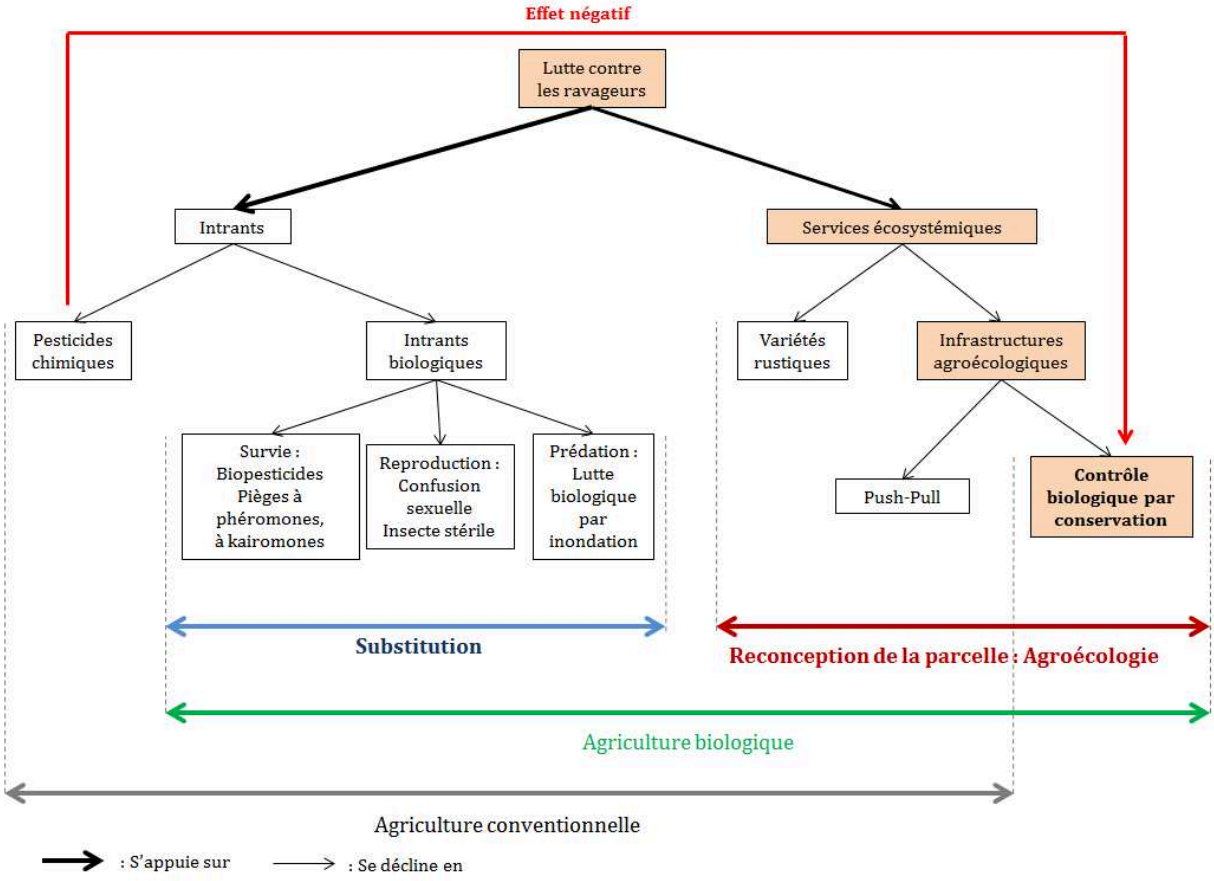


Figure 2. Méthodes de lutte contre les ravageurs utilisées en agriculture conventionnelle et en agriculture biologique. La flèche rouge indique l'impact négatif des pesticides sur le contrôle biologique par conservation.

Les techniques agroécologiques nécessitent une diversité végétale bien plus élevée que celles utilisées en agriculture conventionnelle et requièrent donc une reconception de la parcelle (**Kremen and Miles, 2012**). Ainsi, Substitution et Reconception du système de production reposent sur **deux visions différentes** de la parcelle (**Encadré 1**). L'agriculteur choisissant l'agroécologie se place dans une approche préventive dans laquelle la parcelle est suppressive c'est-à-dire défavorable au développement des ravageurs, par le bas (*bottom up*), en augmentant les défenses des plantes cultivées (utilisation de plantes rustiques par exemple) et en limitant la colonisation de la parcelle (*push-pull* et cultures intercalaires) et par le haut (*top-down*) en favorisant la prédation (contrôle biologique par conservation). Ces techniques, pour être efficaces, sont utilisées en association.

ENCADRE 1 : LES METHODES DE SUBSTITUTION AUX PESTICIDES

Concernant les méthodes de substitution, la parcelle est considérée de la même façon qu'en agriculture conventionnelle, c'est-à-dire comme un support auquel on apporte des intrants à ceci près que les pesticides et les engrais chimiques sont remplacés par des équivalents d'origine biologique (**Kremen and Miles, 2012; Ricci et al., 2011**). Ces méthodes sont basées sur l'augmentation de la mortalité des ravageurs ou l'augmentation de la prédation et du parasitisme (biopesticides, piégeage massif par phéromones ou kairomones, lutte biologique classique et par inondation) et sur la diminution du succès reproducteur des ravageurs (diffuseurs de phéromones et technique de l'insecte stérile). Les **biopesticides** sont des molécules, des bactéries ou des virus. Ces molécules d'origine naturelle (le plus souvent provenant de plantes) sont toxiques pour les insectes mais ne sont pas spécifiques. Les virus et bactéries sont plus spécifiques. Cependant, certains couvrent un large spectre d'espèce comme le Bt (*Bacillus thuringiensis*) qui agit sur l'ensemble de la famille des Lépidoptères et peut donc avoir un effet sur des organismes non-cibles (**Deshayes et al., 2017**). Les **pièges à phéromones** ont pour but de capturer les mâles avant la reproduction en les attirant avec des phéromones de synthèse qui miment celles émises par les femelles. Les mâles sont attirés et piégés ce qui réduit les populations sur la parcelle. Les pièges à kairomones peuvent attirer des individus des deux sexes. Les **diffuseurs de phéromones** (ou **confusion sexuelle**) diffusent des odeurs qui miment les phéromones des femelles et désorientent les mâles, limitant ainsi la reproduction des ravageurs (**Suckling, 2000**). La **technique de l'insecte stérile** agit également sur le taux de reproduction. Elle consiste en des lâchers de mâles (parfois également des femelles) stériles sur la parcelle qui vont s'accoupler avec les individus sauvages, entraînant une diminution du succès reproducteur (**Dyck et al., 2005**). La **lutte biologique classique** s'appuie quant à elle sur la prédation. Cette méthode consiste en l'introduction d'un prédateur ou parasitoïde sur la parcelle, pouvant être exotique. L'objectif est l'établissement à long terme de l'organisme introduit. Elle a conduit à plusieurs succès mais a aussi été décriée (**Howarth, 1991**). En effet, elle a entraîné l'introduction d'espèces invasives comme la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (**Koch, 2003**). La **lutte biologique par inondation** (ou par augmentation) correspond également à l'introduction de prédateurs ou de parasitoïdes sur la parcelle. Ces introductions sont massives et répétées mais ne conduisent pas à l'établissement à long terme d'une population (**Collier and Van Steenwyk, 2004**).

1.2.1. LES TECHNIQUES *BOTTOM-UP* : LES CULTURES INTERCALAIRES, LE PUSH-PULL ET L'UTILISATION DE VARIETES RUSTIQUES

Mélanger les espèces ou les variétés a pour premier effet sur les ravageurs de diluer la ressource (*dilution effect*). La probabilité de trouver par hasard leur plante-hôte est donc plus faible dans une parcelle diversifiée comparée à une monoculture **(Altieri, 1995; Malézieux, 2012**). La technique du **push-pull** est un type particulier de **diversification végétale**. Elle repose sur le fait que les ravageurs repèrent leur plante-hôte en partie grâce à l'olfaction. Des plantes produisant des composés volatils répulsifs (le "push") sont situées à proximité des cultures et repoussent les ravageurs. En parallèle, des plantes produisant des composés volatils attractifs (« pull ») sont introduites dans le système et les attirent (**Cook et al., 2007**). Celles-ci peuvent être ensuite détruites ou utilisées pour des usages annexes. Les plantes « pull » peuvent être également des

plantes attractives sur lesquelles la survie des ravageurs est impossible ou du moins, inhibant leur développement (*dead-end trap plants*, **Ratnadass et al., 2012**). Les techniques agroécologiques prennent également en compte les **défenses** des plantes cultivées. La production de défenses est un coût non-négligeable et résulte d'un compromis avec sa productivité (**Coley et al., 1985**). Les variétés utilisées en agriculture conventionnelle étant "protégées" par les pesticides, ont été sélectionnées principalement sur leur rendement et non sur leur résistance aux ravageurs **(Lammerts van Bueren et al., 2011**). Les variétés rustiques présentant des défenses plus élevées sont utilisées dans les parcelles agroécologiques.

1.2.2. LES TECHNIQUES TOP-DOWN : LE CONTROLE BIOLOGIQUE PAR CONSERVATION

Le **contrôle biologique par conservation** vise à **la régulation des populations de ravageurs par leurs ennemis naturels** (prédateurs et parasitoïdes) spontanément présents sur la parcelle **(Begg et al., 2017**). Les techniques favorisant le contrôle biologique par conservation préservent, protègent et favorisent l'augmentation des abondances en ennemis naturels (**Ehler, 1998**). Ces derniers sont favorisés par l'implantation de plantes refuges et sources de nourriture. Ces plantes sont pérennes ce qui permet aux prédateurs d'hiverner sur la parcelle. Les infrastructures mises en place sont soit localisées aux abords des parcelles comme les haies soit au sein de la parcelle comme les arbres agroforestiers, les bandes fleuries ou les couverts végétaux spontanés. A l'échelle du paysage, les habitats semi-naturels comme les forêts ou les prairies peuvent également jouer ce rôle (**Ratnadass et al., 2012**).

1.3. LIMITES DE L'AGROECOLOGIE : BESOIN DE CONNAISSANCES

La gestion d'une parcelle agroécologique est basée sur une vision systémique et sur la diversification végétale. Elle requiert donc plus de connaissances que celle d'une monoculture. Les agriculteurs y ayant recours se réfèrent aux savoir-faire traditionnels et aux avancées de la recherche **(Beckford et al., 2007; Doré et al., 2011**). Cependant, les résultats sont difficilement généralisables et nécessitent une prise en compte du **contexte** (climat, sol, espèces cultivées, faune étudiée, paysage, **Bell and Bellon, 2018** et notamment pour le contrôle biologique par conservation : **Tylianakis and Romo, 2010**). Ainsi, la recherche peine à mettre en place de grands principes sur lesquels les agriculteurs pourraient s'appuyer. Les agriculteurs de ce fait, expérimentent des pratiques agroécologiques sur leurs parcelles, les adaptant ainsi à leur propre contexte (**Cristofari et al., 2018**).

2. LA DIVERSITE ET LA COMPLEXITE DES VERGERS-MARAICHERS

Les vergers-maraîchers sont communs dans les pays tropicaux d'Amérique, d'Afrique et d'Asie sous la forme de jardins vivriers (*homegardens*). Les jardins vivriers reposent d'ailleurs sur la combinaison multi-étage de différents arbres et cultures, parfois en associations avec des animaux domestiques **(Kumar and Nair, 2004**). Dans les pays d'Europe et d'Amérique du Nord, les vergers-maraîchers étaient également traditionnels (par exemple, les streuobst en Europe centrale) mais le passage à l'agriculture mécanisée et chimique les a fait disparaître (**Herzog, 1998**). Les vergers-maraîchers sont multiples et nous allons voir qu'ils varient sur le plan de **l'agencement de la**

parcelle et selon **les techniques de lutte contre les ravageurs employées**. Les vergers-maraîchers sont très productifs. Dans les pays tropicaux, ils subviennent aux besoins de la famille et le surplus peut être vendu (**Miller and Nair, 2006**). En Ethiopie, les jardins vivriers couvrent les besoins de toute l'oasis à laquelle ils appartiennent (**Abebe et al., 2013**). Les orgaponicos de la Havane fournissent quant à eux 50% des fruits et légumes consommées par les habitants de la ville **(Orsini et al. 2013**). Dans les pays occidentaux, les vergers-maraîchers sont dédiés à la vente. Ils sont le plus souvent certifiés AB et correspondent à des microfermes car ils sont implantés sur de petites surfaces (**Léger et al., 2018**). Allier production de légumes et de fruits permet à l'agriculteur **d'être moins tributaire des fluctuations des prix du marché** et des éventuels problèmes sanitaires sur une culture particulière (**Léger et al., 2018**). La production maraîchère bénéficie également des services écosystémiques fournis par les arbres : ils favorisent la pollinisation des cultures maraîchères (**Varah et al., 2013**); par leur litière, sont un apport de nutriments (**Pardon et al., 2017**) et régulent la teneur en eau du sol **(Jose, 2009; Dupraz, 2016**), limitent l'érosion **(Roose and Ndayizigiye, 1997**), et tamponnent les variations microclimatiques de la parcelle (**Lin, 2007a**). Les parcelles agroforestières sont ainsi plus résilientes que les monocultures (**Valet, 2011**).

2.1. AGENCEMENT DE LA PARCELLE

Les vergers-maraîchers ne se composent pas toujours que d'arbres fruitiers et de légumes. Ils comportent parfois une **biodiversité cultivée** très importante (**Photo 1**).

Photo 1. Exemple de récolte diversifiée (8 espèces) dans un verger-maraîcher tropical (Etat de Bahia, Brésil) -*Crédits photographiques : C.Potascheff-*

Par exemple, les oasis éthiopiennes présentent plus de 100 espèces cultivées. On peut également citer les forêts-jardins de Java et du Vera Cruz au Mexique (**Valet, 2011**). La diversité floristique des forêts-jardins javanaises atteint celle des forêts adjacentes (**Kumar and Nair, 2004**). Sur ces parcelles, les arbres fruitiers et les légumes sont associés à des buissons à petits fruits, des céréales et des oléagineux ainsi qu'à des plantes non comestibles mais fournissant des services augmentant la productivité des cultures. C'est le cas des plantes push-pull, des engrais verts ou des arbres d'ombrage (**Ratnadass et al., 2012**). Ces derniers sont utilisés dans les cultures de caféiers. Leur diversité, en plus d'augmenter la production, améliore la qualité des fruits des caféiers (**Nesper et al., 2017**). A l'extrême inverse, certains vergers-maraîchers ne comportent des légumes qu'à certaines périodes de l'année. C'est le cas dans le Roussillon où les producteurs plantent des laitues en hiver, à l'inter-rang des pêchers (**Dupraz, 1994**). D'autres systèmes ne contiennent des légumes que pendant les premières années de la parcelle comme en Inde où les agrumes sont associés aux pois chiches pendant 2-3 ans

et les pommiers aux pois et aux haricots pendant 5-6 ans (**Nair, 1993**). Dans le Sud de la France, les parcelles en verger-maraîchers d'une dizaine d'années comportent souvent une seule espèce de fruitiers alors que les plus récentes en présentent une plus grande diversité (**Farges, 2015; Fig. 3**).

Par définition, les vergers-maraîchers peuvent être également classés parmi les **systèmes multi-étages ou multi-strates**. Une **strate** correspond à une hauteur et à un type de végétation. Les différentes strates sont la strate herbacée, la strate arbustive et la strate arborée. La strate arborée comprend également les plantes telles que le bananier ou les palmiers. Dans la littérature sur les systèmes tropicaux notamment, la strate arborée est divisée en au moins deux sous-ensembles selon les différences de hauteur des arbres présents. Les arbres d'ombrage, très hauts, forment la strate arborée haute et les arbres à l'ombre, dont font partie la majorité des arbres fruitiers, la strate arborée basse. Le nombre de strates est très variable. Le système "pêchers-laitues d'hiver" du Roussillon est ici aussi un extrême de simplicité en comportant deux strates dont une temporaire (**Dupraz, 1994**). Dans les régions tempérées, les parcelles comportent au minimum deux strates c'est-à-dire des arbres fruitiers et des légumes. Souvent, des buissons à petits fruits (des fruits rouges) sont également plantés**(Farges, 2015**). Les jardins vivriers tropicaux comportent quant à eux jusqu'à 6 strates : herbacée (légumes, ananas), buissons (café), arbres fruitiers, bananier et palmiers, des arbres d'ombrage, la dernière correspondant aux plantes lianes comme le poivre(**Kumar and Nair, 2004; Ong et al., 2015; Fig. 3**).

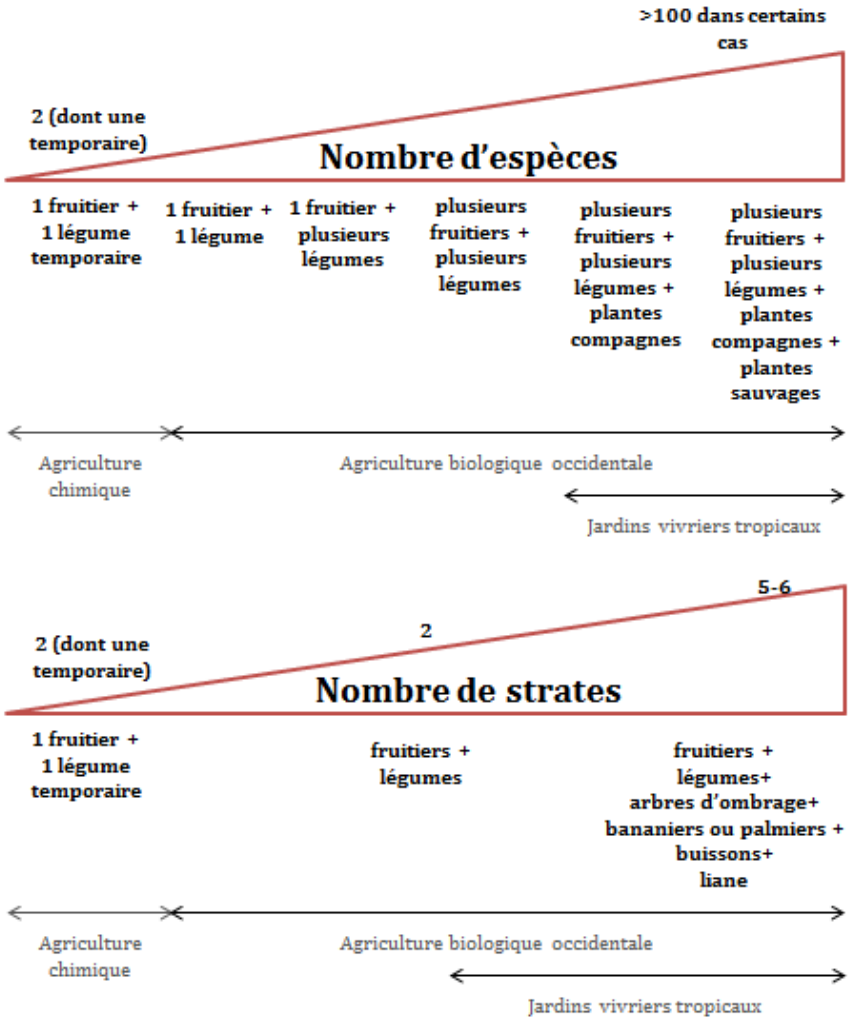


Figure 3. Diversité floristique et nombre de strates au sein des vergers maraîchers

La **disposition des arbres** diffère également. Les arbres sont classiquement alignés dans les systèmes tempérés (*alley cropping,* **Wolz et al., 2017**)**.** Les espèces peuvent varier sur la ligne. Dans les jardins vivriers tropicaux, leur organisation est plus aléatoire notamment parce que certains arbres fruitiers sont des vestiges de la forêt déboisée pour créer la parcelle (**Kumar and Nair, 2004, Photo 2**).

Photo 2. Contraste d'aménagement de parcelles en verger-maraîcher avec une parcelle très complexe à gauche (Itacaré, Etat de Bahia, Brésil) et une parcelle plus simple à droite (Ferme de la Durette, Avignon)
- Crédits photographiques : C.Potascheff et la ferme de la Durette-

2.2. DIFFERENTS MODES DE LUTTE CONTRE LES RAVAGEURS

Traditionnellement, **peu d'interventions** ont lieu dans les vergers-maraîchers tropicaux, le système se régulant de lui-même (notamment avec l'intervention des animaux d'élevage) et l'accès aux pesticides chimiques étant limité. Cependant, l'usage des pesticides se démocratise dans les pays du Sud. Ainsi, en Asie du Sud Est, les agriculteurs commencent à les utiliser dans leurs jardins vivriers (**Mohri et al., 2013**). En Europe, ce sont surtout les agriculteurs en agriculture biologique qui optent pour le verger-maraîcher (**Léger et al., 2018**). Tous les types de lutte biologique autorisés en agriculture biologique sont employés, donc aussi bien **des techniques agroécologiques que des méthodes de substitution (voir Encadré 1)**. De plus, le paillage et la limitation du travail du sol, également très utilisés en agriculture biologique, ont aussi un effet sur le contrôle biologique par conservation et les adventices, le paillage servant de refuge pour certains prédateurs **(Brust, 1994; Trichard et al., 2014)**. Concernant les agriculteurs en conventionnel, **l'usage des pesticides est restreint** car la législation n'autorise pas la mise sur le marché de fruits ayant été au contact de pesticides dédiés aux légumes et vice-versa (**Meynard et al., 2013**).

3. ETUDIER LA REGULATION DES RAVAGEURS DANS LES VERGERS-MARAICHERS : OBJECTIFS ET DEMARCHE DE LA THESE

L'objectif de cette thèse est de comprendre les mécanismes régissant la régulation des ravageurs dans les vergers-maraîchers. Les vergers-maraîchers étant très complexes et multiples, nous avons choisi de baser notre étude sur la comparaison de ces mécanismes dans des parcelles expérimentales mimant un verger-maraîcher simplifié (c'est-à-dire comportant une espèce d'arbre fruitier et une espèce de légume) et des parcelles maraîchères en monoculture, sans utiliser de pesticides chimiques ou naturels pour ne pas modifier les interactions écologiques.

La thèse débute par une **synthèse bibliographique sur les mécanismes du contrôle biologique par conservation dans les vergers-maraîchers (Chapitre 1)**, permettant de poser les hypothèses de la thèse. Le **deuxième chapitre** explique le dispositif expérimental**. Le troisième et le quatrième chapitre** présentent **les résultats de la thèse**. Le troisième donne une **vue d'ensemble de l'effet du verger-maraîcher sur le contrôle biologique par conservation**, en traitant aussi bien de l'effet sur le taux de prédation que sur les facteurs intrinsèques au ravageurs agissant sur la dynamique de sa population (survie, immigration et émigration). Le quatrième se focalise quant à lui sur **la communauté des prédateurs du sol**. Il comporte tout d'abord une partie dont le but est de voir dans quelles mesures le verger-maraîcher favorise une communauté de prédateurs « efficace » c'est-à-dire avec des caractéristiques qui selon la littérature, augmentent le contrôle biologique par conservation. La seconde partie a pour objectif de voir si certains groupes taxonomiques et fonctionnels ont un impact sur la prédation et

si celui-ci diffère entre vergers-maraîchers et monocultures. La **discussion** synthétise les résultats décrits dans ces deux chapitres et commente la méthodologie employée.

CHAPITRE 1 :
SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE DES MECANISMES DE LA REGULATION DES RAVAGEURS PAR LEUR PREDATEURS EN VERGER-MARAICHER

INTRODUCTION

Les abondances en ravageurs ne pourraient augmenter fortement que dans les systèmes simples comme les monocultures agricoles (ou forestières) et non dans les systèmes diversifiés tels que les forêts tropicales (Théorie d'Elton dans **McCann, 2000**). Ainsi, la diversification végétale conduirait à une diminution des abondances de ravageurs. Plusieurs raisons expliquent que les monocultures présentent plus de risques de pullulation de ravageurs que les parcelles diversifiées : 1) les plantes-hôtes des ravageurs sont concentrées (concentration des ressources), 2) les cultures sont toutes du même âge et 3) les proies et ressources alternatives sont absentes ce qui entraîne une diminution des abondances en ennemis naturels (**Altieri, 1995**). Cependant, concernant ce dernier point, si les études s'accordent pour dire que la diversification végétale favorise les ennemis naturels, le lien avec le contrôle des ravageurs n'est pas toujours démontré **(Gurr et al., 2016; Johnsson et al., 2008; Letourneau et al., 2011**). Dans certains cas, les abondances en ravageurs sont même plus élevées dans les parcelles diversifiées qu'en monoculture (**Tab. 1**).

			Effet de la diversification végétale sur le contrôle biologique			
Review et Méta-analyse	**Type de diversification végétale**	**Variable**	**Positif**	**Pas d'effet**	**Négatif**	**Effet variable**
Risch, 1983	cultures intercalaires	abondances en ravageurs	53% des études	9% des études	18% des études	20% des études
Dassou et Tixier, 2016	plantes de couverture cultures intercalaires adventices	abondances en ravageurs	pour les herbivores spécialistes	pour les herbivores généralistes	-	-
Russell, 1989	cultures intercalaires	proies sentinelles abondances en ravageurs	9 études	2 études	2 études	-
Pumariño et al., 2015	agroforesterie	abondances en ravageurs	pour les plantes pérennes	pour les plantes annuelles	-	-
Letourneau et al., 2011 (basée sur Poveda et al., 2008)	cultures intercalaires plantes push-pull bandes fleuries	abondances en ravageurs	sur l'ensemble de la méta-analyse	-	-	-
Andow, 1986 et Andow, 1988 dans Andow, 1991	cultures intercalaires adventices	abondances en ravageurs	56% des études	28% des études	16% des études	-
Poveda et al., 2008	cultures intercalaires plantes push-pull bandes fleuries	abondances en ravageurs richesse spécifique préférences pour l'oviposition	53% des études	22% des études	12 % des études	-

Tableau 1. Reviews et méta-analyses s'intéressant à l'effet de la diversification végétale sur la régulation naturelle des ravageurs

Dans ce chapitre, nous cherchons à comprendre **les différences entre verger-maraîcher et monocultures maraîchères pour les mécanismes régissant la régulation des ravageurs**. Les différents paramètres impliqués dans la dynamique des populations des ravageurs sont tout d'abord présentés. Puis, nous verrons que les arbres fruitiers présents dans les vergers-maraîchers augmentent le nombre de niches écologiques disponibles pour les prédateurs. Nous verrons ensuite les répercussions que cela implique sur la prédation. Nous verrons également les effets de la présence d'arbres sur les autres paramètres. Nous nous focaliserons sur les prédateurs.

1. QUELS SONT LES PARAMETRES IMPLIQUES DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DES RAVAGEURS ?

Le **contrôle biologique par conservation** correspond à l'aménagement des parcelles, de leur environnement et des pratiques pour conserver ou augmenter les populations d'ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) dans l'objectif de réguler les abondances de ravageurs (**Eilenberg et al., 2001**). Il se base donc sur l'étude de la régulation d'une population de proies par leurs prédateurs, en l'occurrence respectivement les ravageurs et leurs ennemis naturels. Il se base donc sur leur **dynamique de populations** avec pour objectif la diminution des abondances en ravageurs. Selon le modèle « prédateurs-proies » de Lokta-Volterra, la dynamique de la population de ravageurs s'écrit :

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t)(\alpha - \beta y(t))$$

avec t le temps, x(t) l'abondance de ravageurs, $\frac{dx(t)}{dt}$ la variation de l'abondance en proies, y(t) l'abondance en prédateurs, α le taux de **reproduction** et β la mortalité due à la **prédation**. La reproduction augmente l'abondance en ravageurs et la prédation la diminue. Cette formule ne prend pas en compte l'immigration et l'émigration. Dans le cas des ravageurs, l'émigration peut être négligée car elle survient une fois la plante trop endommagée ou morte. L'abondance en ravageurs diminue lorsque le nombre d'individus consommés (prédation) surpasse le nombre de nouveaux individus provenant de la reproduction et de l'immigration (**Fig. 1**). Pour un stade phénologique de ravageur donné, l'immigration peut également correspondre au changement de stade comme par exemple, le passage du stade œuf au stade larve.

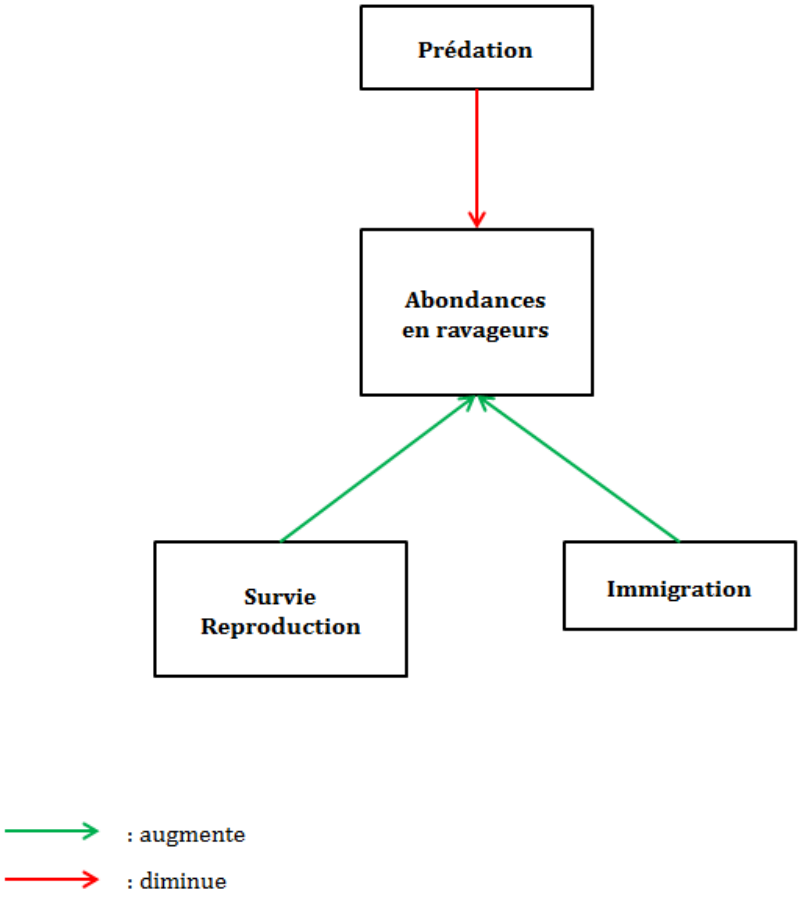


Figure 1. Variables de la dynamique de populations agissant sur l'abondance d'un ravageur (ex : les pucerons)

2. LES ARBRES FRUITIERS AUGMENTENT LE NOMBRE DE NICHES ECOLOGIQUES POUR LES PREDATEURS

2.1. LES ARBRES FRUITIERS AUGMENTENT L'HETEROGENEITE DE L'HABITAT AU SOL POUR LES PREDATEURS

En verger-maraîcher, les arbres, par leur ombre et leur effet barrière, **modifient le microclimat** (température, humidité et vitesse du vent) de la parcelle (**Martin-Chave et al., 2018**). Ces deux effets ne sont pas uniformes, ce qui augmente l'hétérogénéité climatique de la parcelle. Cette différence avec la monoculture, persiste, à l'échelle des arthropodes, car elle n'est pas ou peu tamponnée par l'action des plantes herbacées ou de la structure du sol sur le microclimat (**Gunton et al., 2015**). Ainsi, l'hétérogénéité climatique, ressentie par les arthropodes, est plus élevée en verger-maraîcher qu'en monoculture. Les arbres ont également un effet sur **la teneur en eau et en nutriments du sol** (**Dupraz, 2016; Pardon et al., 2017**). Hétérogénéités de microclimats, de l'apport de lumière et des caractéristiques du sol ont un impact sur la morphologie des plantes herbacées présentes (**Lin, 2007b**) sur la parcelle et augmentent la diversité floristique **(Peterson and Reich, 2007**), au pied des arbres et en bordure des planches maraîchères, ce qui conduit à une habitat plus hétérogène. Avec la diversité floristique, augmente la diversité en herbivores **(Haddad et al., 2009**), potentielles proies

alternatives disponibles pour les prédateurs. Conjuguée à l'hétérogénéité climatique et à la présence de refuges (provenant d'une plus grande hétérogénéité structurelle), le verger-maraîcher devrait offrir davantage de niches écologiques (**Kovalenko et al., 2012** ; **Encadré 1**) au sol aux prédateurs qu'une monoculture maraîchère, permettant la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces de prédateurs, en plus grande abondance. (**Fig. 3**).

ENCADRE 1 : CONCEPT DE NICHE ECOLOGIQUE

La définition de la **niche écologique** peut être appréhendée sous deux angles de vue : celui de l'habitat et celui de l'organisme. Centré sur l'habitat, la niche écologique correspond à l'ensemble des variables environnementales, biotiques et abiotiques qui conditionne l'existence d'une espèce à un endroit donné (définition de Grinnel et d'Elton). Centrée sur l'organisme, la niche est un espace de variables environnementales, biotiques et abiotiques dont certaines valeurs représentent les limites de viabilité de l'espèce (définition de Hutchinson, **Pocheville, 2010**). On distingue la **niche fondamentale** correspondant à l'ensemble des conditions dans lesquelles l'espèce peut vivre et la **niche réalisée**, portion de la niche fondamentale résultant de sa restriction par les intéractions biotiques et occupée en réalité par l'espèce (**Chase et Leibold, 2003**). La niche peut également varier entre les individus d'une même espèce (**Bolnick et al., 2011**).

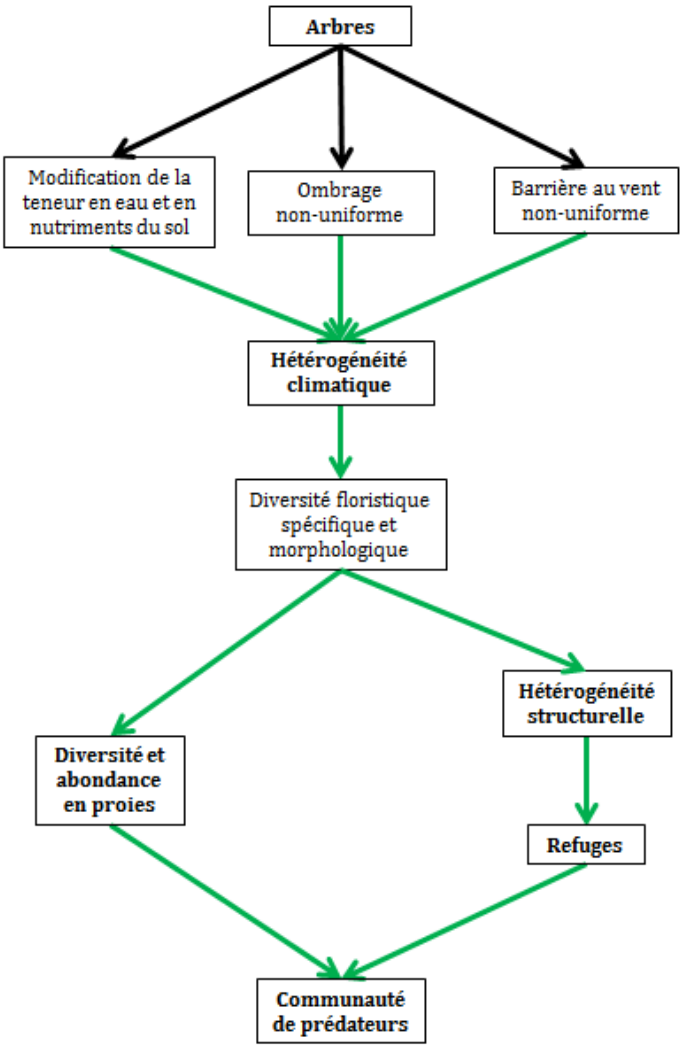


Figure 3. Schéma théorique de l'effet du couvert agroforestier sur le microclimat au sol dans la parcelle et ses répercussions sur la communauté de prédateurs dans les vergers-maraîchers (flèche noire : entraîne ; flèche verte : favorise)

2.2. Les arbres comme sources de refuges et de proies alternatives

Les arbres sont, par ailleurs, un **nouvel habitat** en eux-mêmes, par rapport à la monoculture maraîchère. Également attaqués par des ravageurs, ils peuvent fournir des proies aux prédateurs du sol lorsque leurs ravageurs se retrouvent au sol (en tombant ou en effectuant un de leur stade dans le sol ex : le carpocapse des pommes qui hiverne sous forme de larves diapausantes en partie au sol). Ces ravageurs peuvent alors être des **proies alternatives** aux ravageurs des légumes pour les prédateurs du sol. Certains prédateurs comme les punaises, les chrysopes, les coccinelles, les araignées ou les forficules effectuent des déplacements entre la strate herbacée et les arbres **(Horton et al., 2003**). Ils peuvent donc potentiellement utiliser les arbres comme refuges et consommer les ravageurs restés dans la canopée. Les arbres fruitiers lors de la floraison sont également susceptibles de fournir du **pollen et du nectar** aux insectes de la parcelle et notamment, aux espèces dont les adultes sont phytophages et les larves carnivores. Ces dernières sont à ce titre, de possibles ennemis naturels pour les

ravageurs des légumes. Ainsi, la présence de ces ressources attirant les adultes phytophages, en favorisant leur survie et leur reproduction, peut avoir un impact sur le contrôle biologique des ravageurs (**Kean et al., 2008**).

3. INFLUENCE DU COUVERT AGROFORESTIER SUR LA PREDATION DES RAVAGEURS DES LEGUMES

La plus grande hétérogénéité de l'habitat et de plus fortes abondances en proies alternatives en verger-maraîcher devraient, comparé à une monoculture maraîchère, modifier **les caractéristiques de la communauté de prédateurs** et **agir sur le choix de la proie et de ce fait, conduire à un taux de prédation des ravageurs différent de celui des parcelles en monoculture maraîchère**.

3.1. MODIFICATION DES CARACTERISTIQUES DE LA COMMUNAUTE DE PREDATEURS

Plusieurs caractéristiques de la communauté d'ennemis naturels sont connues pour augmenter le taux de prédation. Ce sont : 1) l'**abondance** en ennemis naturels, 2) leur **complémentarité**, 3) la présence d'espèces dont les individus sont fortement consommateurs de ravageurs, indépendamment de leur abondance et 4) la **facilitation** de l'accès aux ravageurs d'un ennemi naturel envers un autre. A contrario, les antagonismes entre ennemis naturels tels que la **prédation intraguilde** et les **exclusions** mutuelles font diminuer le taux de prédation. Ainsi, l'approche taxonomique et l'approche fonctionnelle peuvent être mobilisées pour décrire les communautés de prédateurs, chacune ayant des avantages et des limites (**Encadré 2**). Le verger-maraîcher, en augmentant le nombre de niches écologiques disponibles pour les ennemis naturels, pourrait avoir un impact sur ces caractéristiques et par ce biais, sur le taux de prédation.

ENCADRE 2 : APPROCHE TAXONOMIQUE ET APPROCHE FONCTIONNELLE

Dans un contexte de contrôle biologique par conservation, **l'approche fonctionnelle** permet de comprendre les mécanismes reliant les caractéristiques des prédateurs au processus écologique de la prédation. Elle est basée sur l'utilisation des **traits écologiques ou traits fonctionnels** qui peuvent être tous éléments physiologiques, morphologiques, phénologiques mesurables au niveau de l'individu qui ont un effet sur sa fitness et qui influencent donc sa réponse à l'environnement et son impact sur les propriétés de l'écosystème (sa survie, sa reproduction et sa croissance ; **Violle et al., 2007)**. Cependant, la biologie des espèces étudiées reste méconnue et il est donc parfois difficile de leur attribuer une valeur de trait. De plus, les niches se composent de nombreuses dimensions et là aussi, le fait de se focaliser sur certains traits nous fait perdre de l'information dans la description des communautés (même si **Maire et al., 2015** comparant l'utilisation de 5 et 10 traits fonctionnels lors des calculs de complémentarité fonctionnelle, ne voient pas d'effet du nombre de traits pris en compte). Une autre possibilité est d'utiliser **l'approche taxonomique** classique. Elle est plus simple car elle repose sur l'identification des espèces. Même si les traits écologiques varient entre individus d'une espèce, on peut néanmoins considérer que les individus d'une même espèce (et d'un même stade) vivent dans la même niche écologique. Ainsi, l'approche taxonomique classique peut aussi refléter les niches écologiques occupées

par la communauté de prédateurs. Les chercheurs ont très souvent recours aux indices taxonomiques pour caractériser les communautés. Le plus courant est la **richesse spécifique** (c'est-à-dire le nombre d'espèces) mais l'**équitabilité** (l'équivalence des abondances relatives entre les ennemis naturels) est également utilisée. L'approche taxonomique permet d'avoir des informations pour la plupart des individus de la communauté échantillonnée mais à l'inverse de l'approche fonctionnelle, ne permet pas de comprendre les mécanismes sous-jacents (**de Bello et al., 2017**). Elle reste une boîte noire car ces indices ne permettent pas d'isoler par exemple les effets de la densité, de la complémentarité et de la présence d'espèces fortement consommatrices de ravageurs sur la prédation (**Crowder et al., 2010; Griffin et al., 2013**). La richesse spécifique est souvent liée positivement au taux de prédation, même à très faible niveau **(Cardinale et al., 2003; Griffin et al., 2013**). Dans les expérimentations en microcosmes, on voit un effet significatif de la richesse spécifique entre une et trois espèces présentes (**Cardinale et al., 2003**). Une plus forte équitabilité mène également à une plus forte prédation (**Crowder et al., 2010**). Ainsi, l'approche taxonomique peut venir soutenir les résultats de l'approche fonctionnelle.

3.1.1. LES ABONDANCES PAR ESPECES

Une première hypothèse est que l'augmentation ou la diversification des ressources dans la parcelle pour les phytophages, conduit à une augmentation de l'abondance de chaque espèce de prédateurs. L'effet de l'abondance en prédateurs sur le taux de prédation est appelé **effet-densité** et découle de la **redondance fonctionnelle** (**Casula et al., 2006**) : les individus appartenant à une même espèce occupant la même niche écologique, agiraient de la même façon sur le taux de prédation d'où l'idée de redondance. La pression de prédation sur les ravageurs serait donc plus élevée.

3.1.2. LA COMPLEMENTARITE

Greenop et al., 2018 ont montré que la complémentarité est la caractéristique de la communauté de prédateurs influençant le plus le taux de prédation. Elle peut être estimée aussi bien par **l'approche fonctionnelle** que par **l'approche taxonomique (Encadré 2).** Avec l'approche fonctionnelle, on estime la diversité fonctionnelle c'est-à-dire la distance entre les niches occupées par les prédateurs. De nombreux indices existent (celui de Rao est l'un des plus connus ; **Pla et al., 2012**), ainsi que tout un panel de méthodes de calcul de distance (la plus simple étant la distance euclidienne), dont le choix s'effectue selon le type de traits utilisés (qualitatif, ordinal ou quantitatif ; **Botta-Dukát, 2005**). L**a distance phylogénétique** entre les taxons présents peut également être utilisée. Elle repose sur le postulat que plus la divergence entre deux espèces est ancienne, plus la distance entre celles-ci est grande (**de Bello et al., 2017**). La distance phylogénétique appartient à l'approche taxonomique et complète l'approche fonctionnelle (**Greenop et al., 2018; Griffin et al., 2013**).

La diversité des niches écologiques en verger-maraîcher conduirait à une plus grande **complémentarité** entre les ennemis naturels. Ces derniers, en n'occupant pas les mêmes niches écologiques, n'entrent pas ou peu en compétition et leurs contributions à la prédation s'additionnent (**Casula et al., 2006**). La complémentarité peut être spatiale et temporelle. Spatiale, les ennemis naturels consomment par exemple les ravageurs sur les légumes ou ceux tombés au sol. Temporelle, ils consomment les ravageurs à

différentes périodes de l'année ou à différents moments de la journée (activité diurne ou nocturne). Cette complémentarité est importante pour obtenir un contrôle biologique efficace. En effet, les ravageurs se reproduisent bien plus vite que les prédateurs (une ou deux générations par an pour les carabes et les forficules et une pour les araignées quand les pucerons présentent une reproduction asexuée continue **(Foelix, 2011; Moerkens et al., 2009; Thiele, 1977**). De ce fait, s'ils ne subissent pas de prédation pendant un laps de temps, les abondances en ravageurs peuvent augmenter considérablement. C'est ce qui explique le fort impact du **retard des prédateurs** sur les ravageurs en début de saison dans les monocultures : les ravageurs ne subissent pas de prédation en début de saison, ce qui leur permet d'atteindre des abondances telles que les prédateurs ne peuvent plus ensuite les diminuer suffisamment pour éviter les dégâts sur les cultures (**Wissinger, 1997**). Ce retard est dû au fait qu'en monoculture, les prédateurs, hivernant dans les habitats semi-naturels entourant la parcelle et non sur celle-ci, la colonisent après les ravageurs **(Costamagna et al., 2015**). Cet effet pourrait être limité en verger-maraîcher par rapport à une monoculture car les arbres présents sur la parcelle pourraient servir de refuges aux prédateurs pour hiverner (**Ratnadass et al., 2012**).

3.1.3. L'IDENTITE DES PREDATEURS

L'identité des prédateurs présents c'est-à-dire le groupe taxonomique ou fonctionnel auxquels ils appartiennent, est citée comme une caractéristique pouvant influencer de façon notable le taux de prédation. Le plus souvent, ce sont des groupes qui présentent une forte consommation de ravageurs, indépendamment de leur abondance et dont la présence a un effet positif sur le taux de prédation (**Symondson, 2002**). Ces groupes peuvent aussi avoir un effet négatif sur la prédation lorsqu'ils excluent des prédateurs des ravageurs ou sont prompts à la prédation intraguilde. Parmi les espèces influençant positivement le taux de prédation, les coccinelles augmentent le taux de prédation des pucerons *Myzus persicae* et *Solanum tuberosum* en microcosme (**Straub and Snyder, 2006**). Concernant les groupes fonctionnels, le taux de prédation augmente avec la taille du corps du prédateur **(Rusch et al., 2015**). Les plus gros carabes sont d'ailleurs les plus voraces (**Ball et al., 2015**).

L'augmentation des abondances et de la diversité des prédateurs conduirait aussi à une probabilité plus élevée de présenter des espèces fortement consommatrices de ravageurs. C'est **l'effet d'échantillonnage** (*sampling effect* ; **Duffy et al., 2007**).
De ce fait, l'effet d'échantillonnage serait plus probable en verger-maraîcher qu'en monoculture maraîchère, augmentant la probabilité d'émergences de groupes taxonomiques ou fonctionnels ayant un fort impact sur le taux de prédation.

3.1.4. LES INTERACTIONS ENTRE PREDATEURS

Losey and Denno, 1998 dénombrent quatre catégories d'interactions : 1) les interactions neutres (absence d'intéraction), 2) la prédation d'un prédateur par un autre (**prédation intraguilde**), 3) l'influence d'un prédateur sur la recherche de nourriture d'un autre prédateur ou sur l'étendue de sa zone de recherche et 4) l'influence d'un prédateur sur le comportement de la proie, modifiant de cette manière son taux de capture par les autres prédateurs. Ces interactions peuvent donc augmenter le taux de prédation des ravageurs (**synergies**) ou au contraire le diminuer (**antagonismes et**

interférences; **Woodcock and Heard, 2011**). Les synergies correspondent à la facilitation de l'accès à la ressource (en l'occurrence les ravageurs) d'un ennemi naturel envers un second. Par exemple, **Losey et Denno, 1998** ont mis en évidence dans leur étude en microcosme, que la coccinelle *Coccinnella setempunctata* stimulait le comportement de chute volontaire des pucerons, ce qui permettait au carabe *Harpalus pennsylvanicus* de les consommer une fois au sol. Le taux de prédation est donc plus élevé lorsque les deux espèces sont présentes que la somme des taux de prédation relevée quand uniquement l'une des deux est présente. Les antagonismes entre ennemis naturels correspondent à la prédation intraguilde ou à la fuite d'un prédateur lorsqu'un autre est présent. La prédation intraguilde diminue le taux de prédation des ravageurs (**Rosenheim et al., 1995**). Les gros carabes par exemple, consomment les plus petits (**Prasad and Snyder, 2006**).

Les interactions entre prédateurs seraient également modifiées en verger-maraîcher par rapport à une monoculture. L'augmentation des abondances en ennemis naturels pourrait avoir aussi bien un effet positif ou négatif sur le contrôle des ravageurs : de plus fortes abondances augmentent la probabilité d'avoir une complémentarité plus élevée ce qui favoriserait les synergies mais, elles augmenteraient également le taux de rencontre entre prédateurs et ainsi les interactions antagonistes. Cependant, cet effet serait pondéré grâce à la présence de plus de zones refuges en verger-maraîcher, qui en servant de cachettes aux prédateurs, diminueraient le risque de prédation intraguilde (**Finke and Denno, 2006**).

3.1.5. SYNTHESE

Ainsi, l'abondance en prédateurs, leur complémentarité, la présence d'espèces voraces et les interactions entre prédateurs seraient modifiées en verger-maraîcher. Cependant, il est difficile de conclure sur l'effet final du verger-maraîcher sur la prédation (**Fig . 4**). De plus, d'autres variables telles que l'âge des parcelles ou des arbres peuvent influencer le contrôle biologique par conservation (**Encadré 3**).

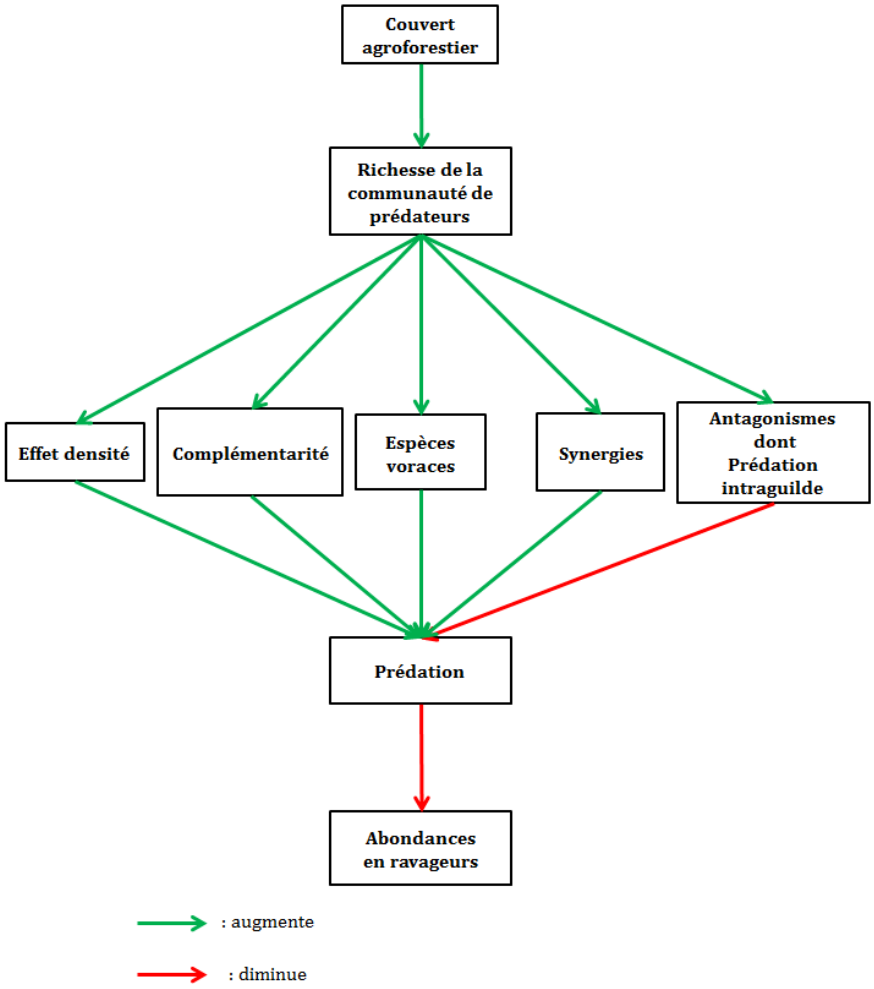


Figure 4. Effet théorique du verger-maraîcher sur les caractéristiques de la communauté de prédateurs

ENCADRE 3 : EFFET DE L'AGE DES PARCELLES ET DES ARBRES SUR LES ABONDANCES EN ENNEMIS NATURELS

L'âge des parcelles et des arbres peut influencer les abondances des ennemis naturels. Cette question est importante car les agriculteurs en s'installant, comptent sur le service de régulation naturelle des ravageurs. Les parcelles nouvellement mises en place sont de deux types : soit les arbres étaient déjà présents, soit ils ont été plantés en même temps que la culture maraîchère. Pour les parcelles d'un an comportant déjà des arbres, l'effet positif de la présence d'arbres sur les abondances en ennemis naturels pourrait être tardif ou non visible car les temps de génération des prédateurs dépassent la durée d'une saison. Pour les parcelles avec des arbres jeunes, il n'est pas sûr que ces derniers fournissent les mêmes bénéfices aux prédateurs que des arbres plus âgés. Les jeunes arbres présentent peu d'abris pour les prédateurs. Ces derniers utilisent les anfractuosités des écorces comme abris. Celles-ci sont peu nombreuses chez les jeunes arbres qui présentent une écorce relativement lisse (**Ranius et al., 2008**). A contrario, les jeunes arbres présenteraient plus de ravageurs et donc plus de proies alternatives, notamment en ce qui concerne les insectes piqueurs-suceurs. Les jeunes arbres produisent plus de jeunes branches qui attirent les pucerons **(Price, 1991**). L'effet des

jeunes arbres sur le climat de la parcelle diffère également de celui d'arbres plus âgés du fait de leur taille.

3.2. LE CHOIX DE LA PROIE

3.2.1. LES RAVAGEURS SONT PLUS DIFFICILEMENT REPERABLES EN VERGER-MARAICHER QU'EN MONOCULTURE

Le choix de la proie par un prédateur peut être **actif ou passif** selon sa stratégie de chasse. Les prédateurs chassant à courre choisissent activement leur proie en la repérant grâce à des signaux tactiles, olfactifs et visuels (**Bauer, 1981**). C'est le cas des cicindèles (coléoptères carnivores) qui ont des yeux performants leur permettant de repérer une proie à des distances de l'ordre de 40 cm (**Bauer, 1981**). En revanche, les araignées à toile consomment les proies capturées passivement. Entre ces deux extrêmes se trouvent les espèces chassant à l'affût qui attendent dans leur cachette l'arrivée d'une proie. Ces espèces sont tributaires du passage des proies mais présentent également un choix actif, dans le sens où elles choisissent d'attaquer ou non les proies passant à proximité. L'hétérogénéité de l'habitat, qui serait plus élevée en verger-maraîcher, n'a pas d'impact sur le choix de la proie pour les espèces passives (à pièges ou en embuscade) mais en aurait un pour les espèces actives (chassant à courre). L'hétérogénéité de l'habitat limite leur vitesse et entrave le repérage de la proie, en la cachant des yeux du prédateur ou en freinant les composés volatiles provenant de la proie (**Chaplin-Kramer et al., 2011; Gontijo et al., 2018**). D'ailleurs, de nombreux carabes diurnes, repérant principalement leur proie par la vision, chassent sur des terrains nus (habitat très homogène), sans obstacle **(Bauer et al., 1977).**

3.2.2. UN PLUS FORT EFFET DE DILUTION EN VERGER-MARAICHER

Le verger-maraîcher présenterait également plus de proies alternatives qu'une monoculture. Les prédateurs présentant un régime alimentaire généraliste avec une plus grande plasticité phénotypique verraient donc leur choix de proies étendu. Ainsi, ils peuvent délaisser les ravageurs et consommer d'autres proies ce qui diminuerait la prédation des premiers, correspondant à la **dilution des prédateurs (Harwood et al., 2007a; Koss and Snyder, 2005; Wissinger, 1997**). Selon la théorie de l'*Optimal Foraging*, un prédateur généraliste ayant le choix entre plusieurs proies choisira celle qui maximisera le ratio entre l'énergie procurée et le temps de manipulation pour la consommer (**Stephens and Krebs, 1986**). Une proie alternative petite et difficile à attraper et donc moins profitable qu'un ravageur, ne diminuera donc, en théorie, pas le contrôle biologique par conservation. Le choix de la proie dépend également de sa distance avec la zone de refuge du prédateur. Plus celle-ci est proche du refuge, plus la probabilité qu'elle soit consommée est grande (**Sunderland and Samu, 2000**). Cet effet varierait ainsi selon l'agencement des arbres fruitiers au sein de la parcelle, servant potentiellement de refuges à certains prédateurs. Ainsi, la présence de proies alternatives peut diminuer le taux de prédation en diminuant le taux de prédation des ravageurs par prédateur (**Fig. 5**).

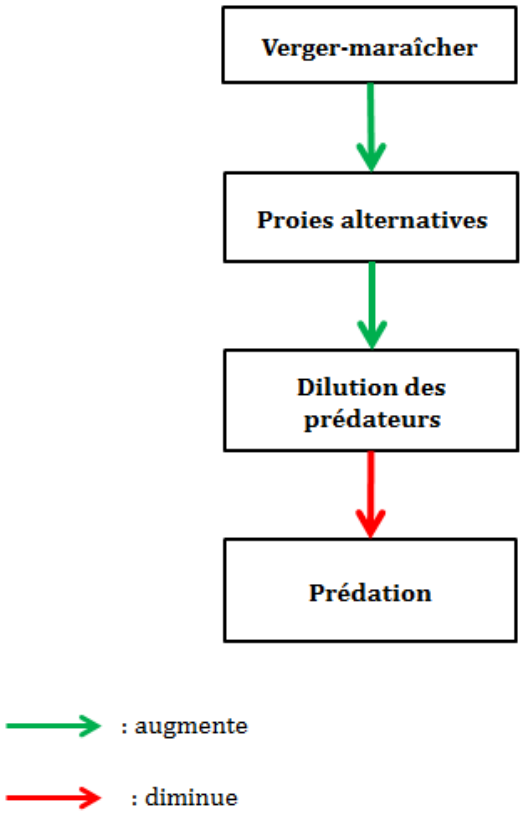


Figure 5. Effet théorique du verger-maraîcher sur le choix de la proie par les prédateurs généralistes

4. INFLUENCE DU COUVERT AGROFORESTIER EN VERGER-MARAICHER SUR LA SURVIE, LA REPRODUCTION ET L'IMMIGRATION DES RAVAGEURS

L'effet de la présence d'arbres en verger-maraîcher sur la survie, la reproduction et l'immigration des ravageurs au sein de la parcelle est difficilement prévisible. Ces effets peuvent être directs sur les ravageurs ou indirects via des modifications physiologiques de la plante maraichère.

4.1. EFFETS DIRECTS

Les arthropodes et en l'occurrence les ravageurs, sont **ectothermes** et donc très sensibles aux variations microclimatiques qui affectent à la fois leur vitesse de développement, leur taux de survie et le nombre de descendants (**Huey and Berrigan, 2001**). Ils seraient donc sensibles à la plus forte hétérogénéité climatique présente en verger-maraîcher par rapport aux monocultures. De plus, un microclimat humide favorise les pathogènes des ravageurs et de ce fait réduit leur survie (**Teodoro et al., 2008**). Les gammes de températures dans lesquelles se développent les ravageurs et leurs conditions microclimatiques optimales diffèrent selon les ravageurs considérés. Il

est ainsi difficile de généraliser sur un effet positif ou négatif du **microclimat** généré par le verger-maraîcher sur la survie et la reproduction des ravageurs[1].

Les arbres se comportent également comme une barrière à la colonisation de la parcelle par les ravageurs. Ces arthropodes repèrent leur plante-hôte à la vue et à l'olfaction ou sont amenés passivement par le vent jusqu'à leur plante-hôte. Les arbres, selon leur structure et leur agencement peuvent limiter ou bloquer le vent et ainsi limiter le mode de colonisation passif (**Schroth et al., 2000**). De plus, Les arbres ont également un impact sur les colonisateurs actifs en limitant la visibilité des plantes hôtes dans la parcelle et en produisant des composés volatils pouvant masquer et modifier ceux de la plante-hôte, que reconnaissent les ravageurs (**Hooks and Fereres, 2006**). Dans certains cas, **l'effet barrière** peut, au contraire, être bénéfique aux ravageurs car la modification des composés volatils peut les attirer davantage **(Schröder and Hilker, 2008**).

4.2. Effets indirects via l'etat physiologique de la plante et la competition entre ravageurs

4.2.1. La competition entre arbres et plantes maraicheres modifie l'etat physiologique de la plante maraichere

Les ravageurs choisissent leur plante-hôte en fonction de son état physiologique. Deux catégories de ravageurs émergent : les consommateurs de feuilles fraîches (flush feeders) et les consommateurs de feuilles sénescentes. Les consommateurs de feuilles fraîches préféraient ainsi les feuilles en croissance et donc les plantes vigoureuses (Théorie de la vigueur des plantes, **Price, 1991**) alors que les consommateurs de feuilles sénescentes, préfèreraient les feuilles sénescentes et de ce fait les plantes stressées (Hypothèse du stress de la plante ; **White, 2015, 1969**).

Il est difficile de savoir si en verger-maraîcher, les arbres fruitiers favorisent la croissance des plantes maraîchères ou au contraire, entrent en compétition avec elles. D'une part, le microclimat de la parcelle agit sur le métabolisme des plantes maraîchères selon leurs conditions de croissance optimales. D'autre part, les arbres agissent aussi sur les ressources (lumière, nutriments et eau) disponibles pour les légumes (**Coley et al., 1985**). Ici également, l'effet dépend de l'identité, la conduite et l'agencement des arbres fruitiers et des cultures maraîchères. La compétition pour la lumière est souvent le premier processus qui vient à l'esprit en ce qui concerne la compétition arbres-cultures maraîchères dans les systèmes agroforestiers. Cet effet va dépendre de l'ensoleillement de la parcelle et du type de plante maraichère. Les plantes à photosynthèse C3 (comme les choux) ne subissent une diminution de leur photosynthèse que si la radiation lumineuse disponible correspond à moins de 50% de la radiation solaire. Par contre, les plantes C4 (comme le maïs) ont besoin de 100% de la radiation solaire pour effectuer une photosynthèse optimale (**Reynolds et al., 2007**). La qualité de la lumière est également différente à l'ombre des arbre **(Dodd et al., 2005)**. L'équilibre entre apport de nutriments par les arbres et compétition racinaire arbres-légumes dépendrait de la distance entre les arbres et les légumes et de l'espèce d'arbres (**Schroth and Lehmann, 1995**). Le drainage de l'eau est quant à lui plus efficace en présence d'arbres grâce à leurs racines qui complexifient le réseau de porosités du sol (**Dupraz, 2016**).

[1]Des détails concernant plus particulièrement les ravageurs du chou sont donnés dans le chapitre 2.

Ainsi, il est difficile de conclure quant aux différences d'état physiologique des plantes maraîchères entre verger-maraîcher et à l'impact final sur les abondances en ravageurs.

4.2.2. Le microclimat genere par les arbres favorise un ravageur par rapport un autre

Pour les légumes comportant tout une guilde de ravageurs, **la compétition entre ravageurs** peut aussi avoir un impact sur leurs abondances. Les ravageurs interagissent, notamment lors du choix de la plante-hôte et de manière indirecte.

La première forme d'interaction passe par les **dégâts.** Les dégâts occasionnés par un ravageur peuvent conditionner le choix de la plante-hôte par un autre ravageur. Par exemple, les papillons préfèrent pondre sur des plantes intactes (**Landolt, 1993**). Par contre, les ravageurs consommateurs de feuilles sénescentes seront attirés par les plantes endommagées (**White, 2014**). Enfin, les dégâts entraînent la production de **défenses** par la plante qui nuisent aussi bien au ravageur responsable des dégâts qu'aux autres présents également sur la plante (**Zhang et al., 2013**). A plus long terme, les dégâts stimulent l'effet « priming », correspondant au processus physiologique par lequel la plante prépare plus rapidement sa réponse à un nouveau stress **(Frost et al., 2008**).

Une deuxième forme d'interaction correspond à la **modification de la structure de la plante-hôte par un ravageur**. Les ravageurs modifient la structure des feuilles de la plante-hôte et ainsi les conditions microclimatiques locales (**Pincebourde et al., 2016**). Ces dernières peuvent se rapprocher ou s'éloigner des conditions climatiques optimales des autres ravageurs et de ce fait, influencer leur colonisation, leur survie et leur reproduction. Le microclimat généré en verger-maraîcher peut également modifier les **interactions entre ravageurs** dont la **compétition**, en favorisant un ravageur plutôt qu'un autre. Cependant, il est là aussi difficile de prédire l'effet final sur les abondances en ravageurs.

4.3. Synthese

Ainsi, l'effet du verger-maraîcher sur la survie, la reproduction et l'immigration (facteurs intrinsèques) des ravageurs au sein de la parcelle va dépendre des situations de cultures et des ravageurs considérés (**Fig. 6**).

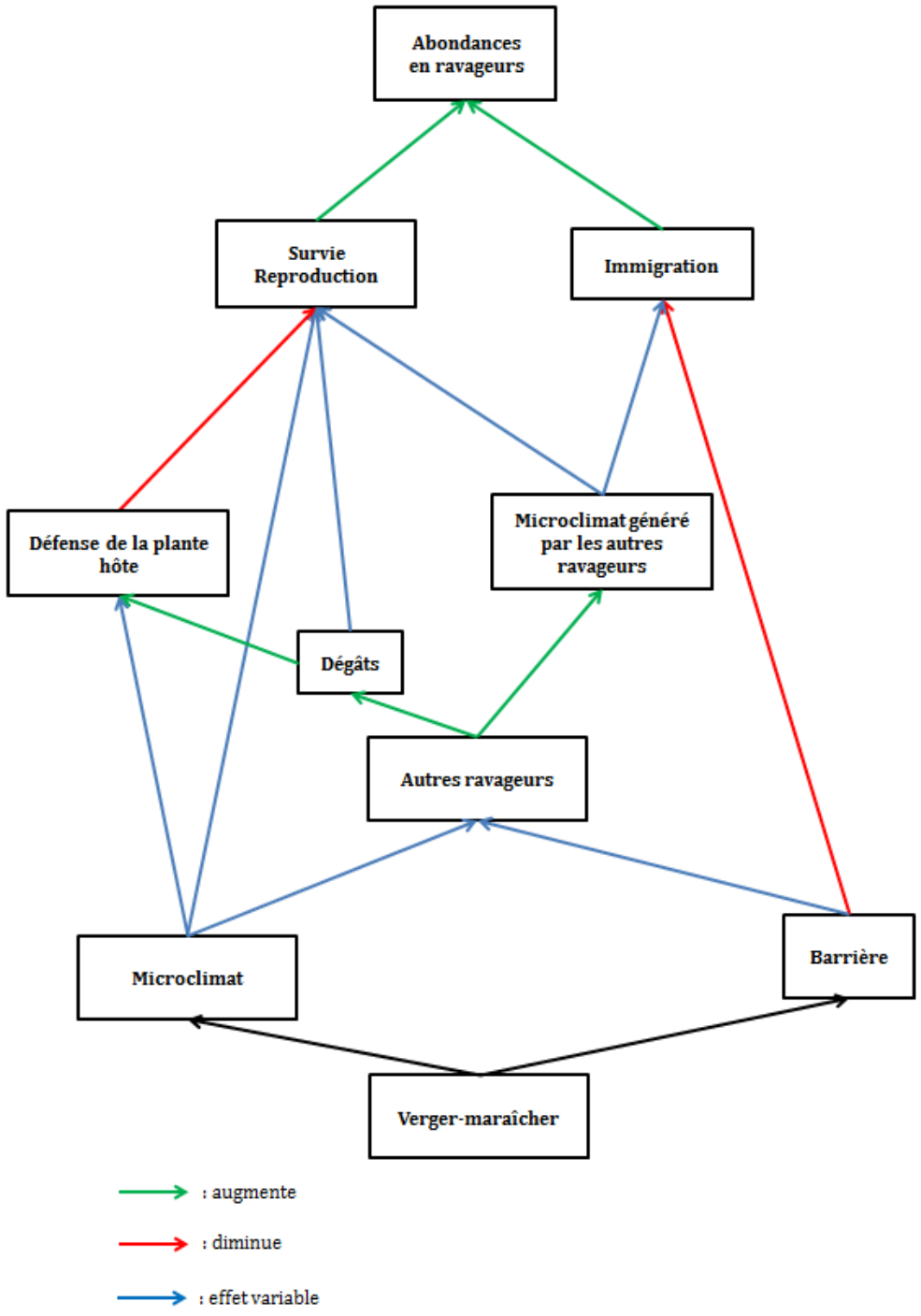


Figure 6. Effets théoriques du verger-maraîcher
sur la survie, l'immigration et la reproduction de la population d'un ravageur

5. SYNTHESE GENERALE DES MECANISMES DE LA REGULATION DES RAVAGEURS EN VERGER-MARAICHER

Le taux de prédation des ravageurs dépend des abondances et de la diversité des prédateurs et du choix de la proie (**Fig. 7**). Une communauté de prédateurs présentant une forte abondance et une forte diversité et se focalisant sur les ravageurs conduirait à un taux de prédation de ces ravageurs élevé. A court terme, pour une saison, il est difficile de savoir si la prédation sera plus élevée ou plus faible en verger-maraîcher qu'en monoculture car on ne sait pas si l'abondance en prédateurs sera plus élevée. Celle-ci dépend de l'augmentation du taux de survie et de l'arrivée de prédateurs extérieurs à la parcelle. A plus long terme, c'est-à-dire sur plusieurs années, on peut tout d'abord faire l'hypothèse que certains prédateurs des vergers-maraîchers resteront sur la parcelle d'une année à l'autre (hivernant dans les arbres fruitiers) ce qui n'est pas le cas pour une monoculture maraîchère du fait de son caractère temporaire (**Wissinger, 1997**). De plus, on peut faire l'hypothèse que les prédateurs y présenteront de plus hauts taux de survie et de reproduction grâce à de plus fortes abondances en proies et à la réduction de la prédation intraguilde (due à plus de refuges disponibles). La prédation des ravageurs serait donc plus élevée. La différence entre court terme et long terme tient au fait que les prédateurs présentent des temps de génération plus longs que le temps d'une saison de cultures. Ainsi, l'augmentation du nombre de prédateurs due à la reproduction ne sera pas visible à court terme. En parallèle, le microclimat généré par le couvert agroforestier n'aura pas le même effet selon le ravageur considéré. Il est à noter que d'autres variables environnementales entrent également en jeu (**Encadré 5**).

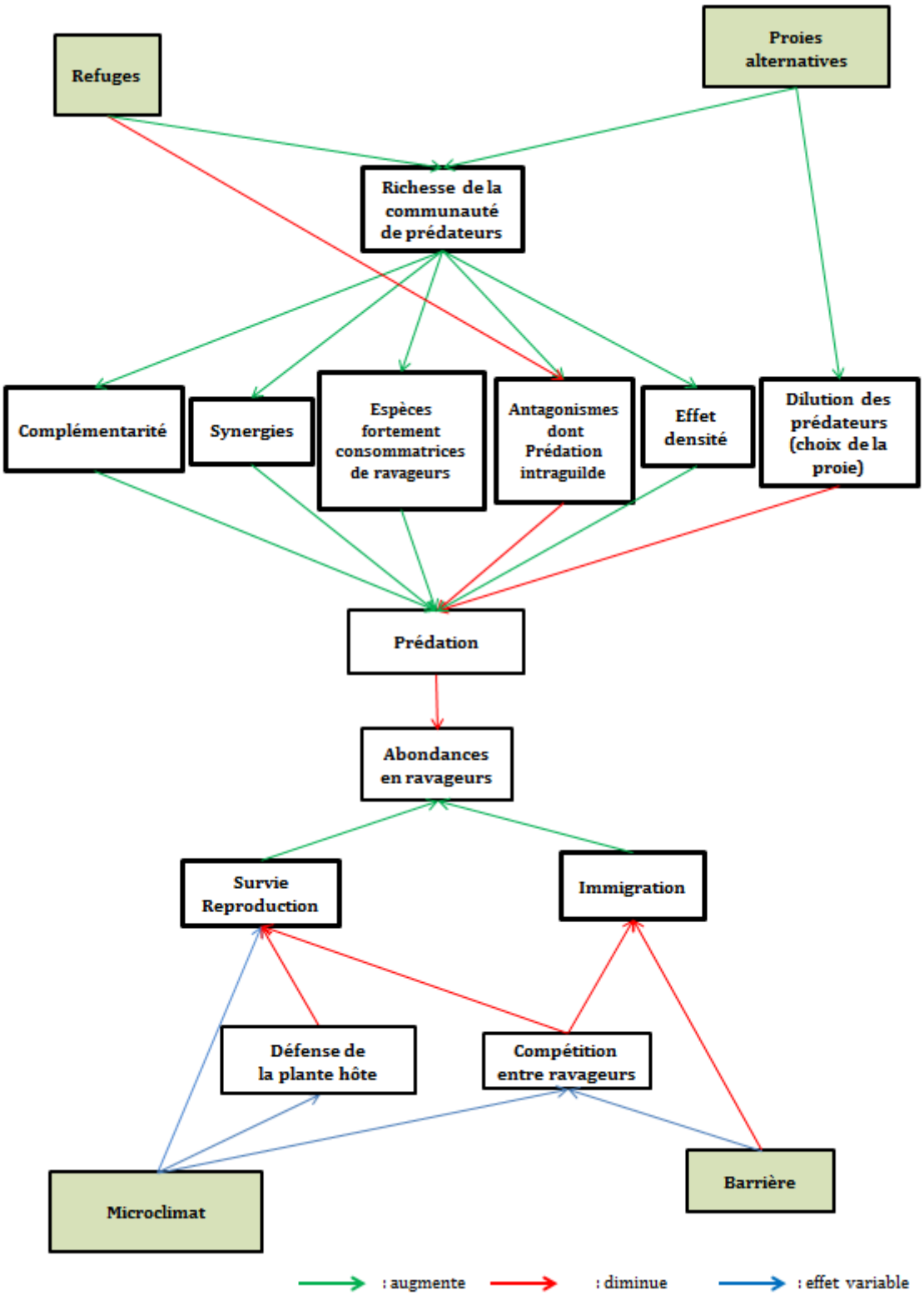


Figure 7. Mécanismes régissant le contrôle biologique dans les vergers-maraîchers

ENCADRE 5 : AUTRES VARIABLES AGISSANT SUR LA REGULATION DES RAVAGEURS

L'**identité des ravageurs, des ennemis naturels et des plantes** présentes a un effet sur l'efficacité du contrôle biologique par conservation **(Pumariño et al., 2015; Straub and Snyder, 2006; Tylianakis and Romo, 2010**). La **saisonnalité** est une autre variable à prendre en compte quand on vise à extrapoler aux systèmes tempérés des résultats acquis sur des systèmes tropicaux pour lesquels la littérature scientifique est plus fournie. La saisonnalité des climats tempérés conditionne les abondances en ravageurs. A l'arrivée de l'hiver, leur population décroît. Sous les climats tropicaux, cette diminution des abondances en ravageurs peut dans de plus rares cas également avoir lieu **(Wolda, 1988**). Le **paysage** est lui aussi régulièrement cité comme variable pouvant modifier le niveau de contrôle biologique par conservation. La **complexité du paysage** est souvent mesurée par la quantité d'habitats naturels ou d'espace non cultivé, présente dans le paysage entourant la parcelle. La complexité du paysage augmente en moyenne l'abondance et la diversité en ennemis naturels et la prédation des ravageurs mais cela ne se traduit pas en moyenne par une réduction de l'abondance en ravageurs (**Chaplin-Kramer et al., 2011; Karp et al., 2018; Veres et al., 2013**). Les prédateurs généralistes présentent en moyenne une réponse positive pour toutes les échelles spatiales étudiées alors que les spécialistes répondent positivement surtout aux petites échelles. Le paysage environnant peut servir de sources de prédateurs et de ravageurs. Ainsi, même si ce n'est pas toujours le cas, les habitats forestiers (et les prairies permanentes) sont communément considérés comme des refuges pour les prédateurs, et les parcelles agricoles cultivées avec la même culture que la culture-cible, comme des sources de ravageurs (**Holland et al., 2017; Juhel et al., 2017; Tscharntke et al., 2016**). Par ailleurs, l'hétérogénéité temporelle du paysage est rarement prise en compte **(Gardiner and Harwood, 2017; Vasseur et al. 2013**). **Les techniques agricoles** ont également un effet sur les populations de prédateurs, de ravageurs et de proies alternatives **(Tscharntke et al., 2016**). Les pesticides par exemple, en diminuant drastiquement les abondances en ennemis naturels, réduisent le contrôle biologique par conservation (**Muneret et al., 2018**). La **taille des arbres fruitiers** réduit le nombre de feuilles infestées par leurs ravageurs et ainsi le nombre de proies alternatives **(Simon et al., 2012**). De plus, le microclimat généré par les arbres est modifié (**Martin-Chave, 2018**). La **tonte** de l'herbe et des adventices, en détruisant l'habitat des phytophages du sol, diminue également les abondances en proies alternatives de la parcelle (**Horton et al., 2003**). A contrario, le **paillage** et les **couverts végétaux** favorisent les prédateurs en leur fournissant des zones de refuge **(Langellotto and Denno, 2004**).

CHAPITRE 2 :
DISPOSITIF EXPERIMENTAL

1. OBJECTIFS DU CHAPITRE

Dans ce chapitre, nous allons présenter les différentes expérimentations mises en place durant cette thèse. Nous verrons que certaines d'entre-elles ont été effectuées sur les mêmes échantillons. Nous parlerons également des analyses des contenus stomacaux, du travail de taxonomie et du recueil des traits fonctionnels.

2. LES PARCELLES EXPERIMENTALES

2.1. ZONE D'ETUDE

Les expérimentations ont été effectuées sur le domaine St Paul de l'INRA d'Avignon (43°54'58.0"N 4°52'44.6"E) **en 2016 et une partie en 2017**. Le domaine comporte des bâtiments, des haies, des parcelles agricoles et des prairies (**Plan 1**).

Plan 1. Plan de la zone d'étude et localisation des parcelles expérimentales

Le climat est **méditerranéen**, avec des étés chauds et secs, des printemps pouvant être pluvieux et des hivers doux. Les pluies estivales sont rares mais peuvent être violentes. Les rafales du Mistral atteignent 90km/h (**Fig. 1**). Les expérimentations ont eu lieu **d'Avril à Juin**.

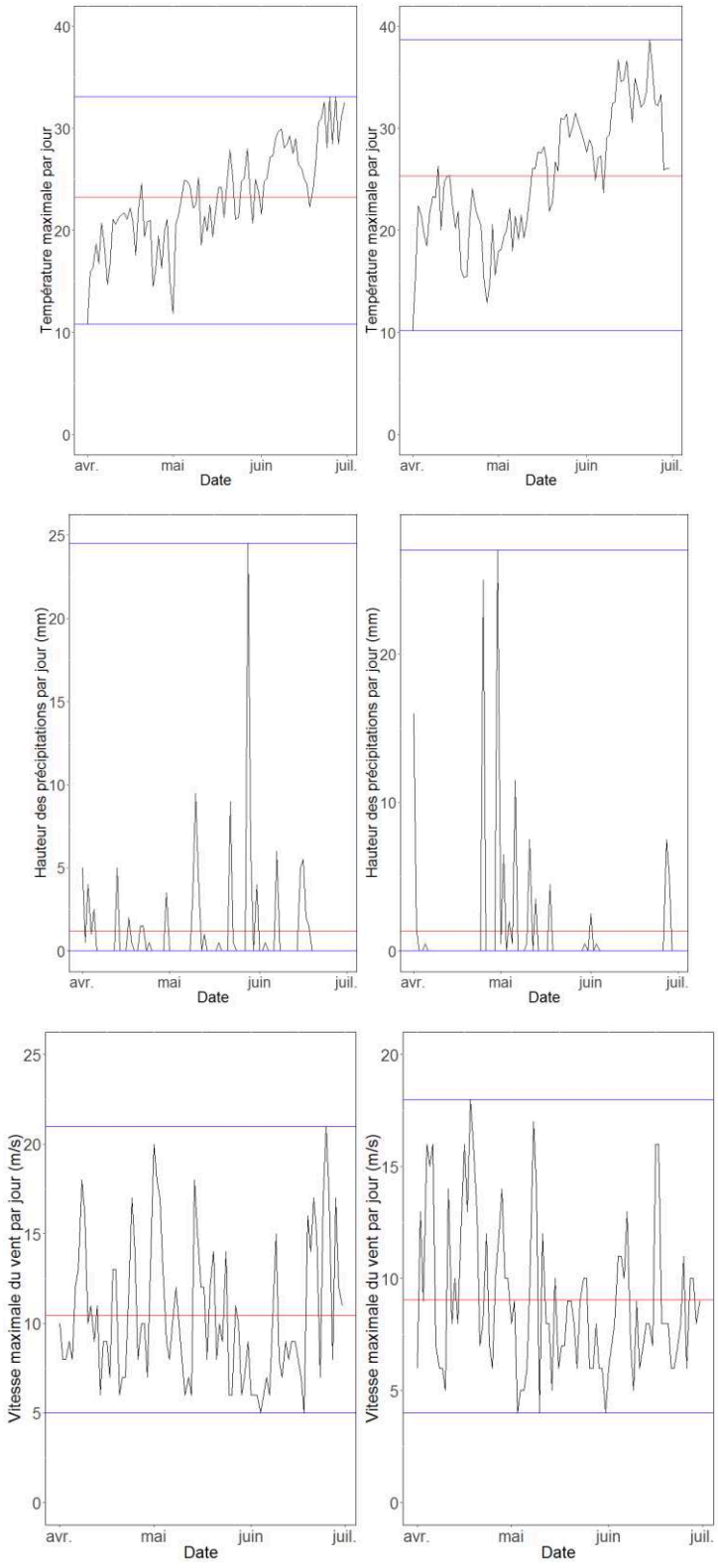
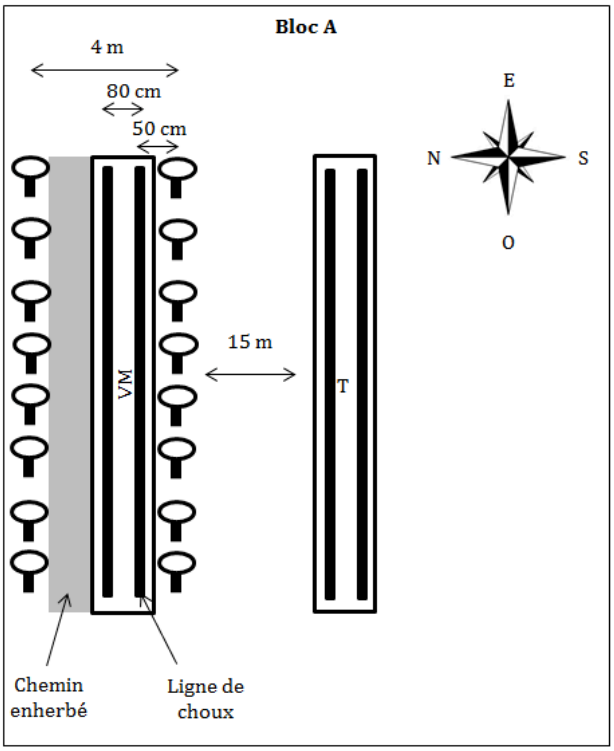


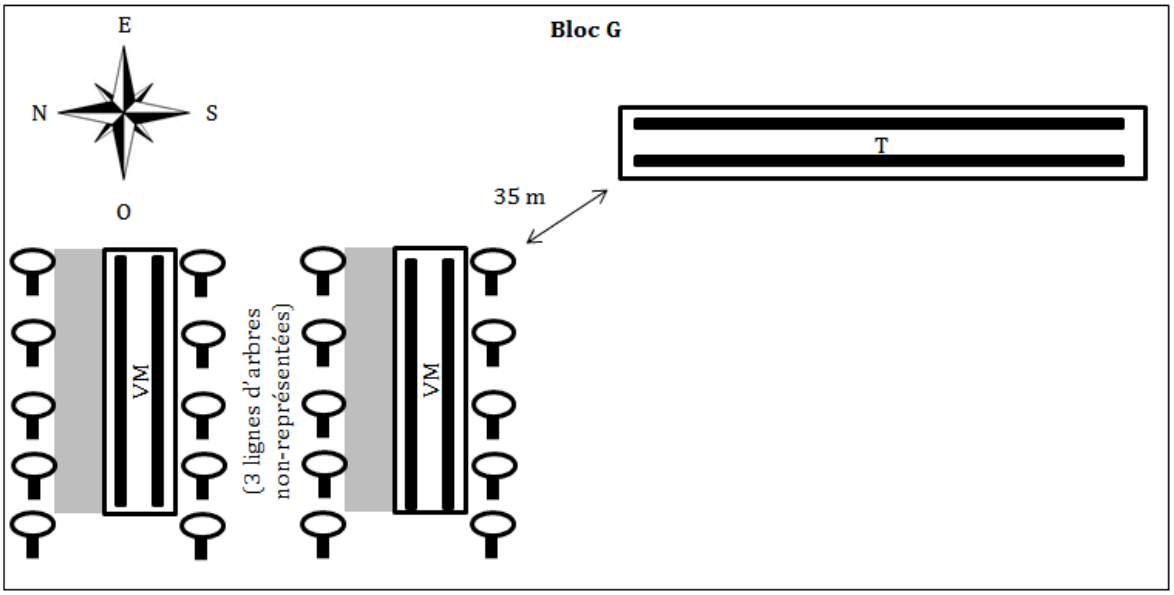
Figure 1. Température maximale/jour, Hauteur des précipitations/jour et Vitesse maximale du vent/jour d'Avril à Juin en 2016 et 2017 sur le domaine St Paul
(en bleu, les minima et maxima et en rouge, la moyenne ;
Source : Climatik Agroclim)

2.2. DESCRIPTION DES PARCELLES EXPERIMENTALES

L'**approche expérimentale** a été privilégiée pour cette thèse. Elle s'appuie sur des parcelles simples avec **une espèce d'arbre fruitier et une espèce de plante maraîchère**. Le choix de l'arbre s'est porté sur le **pommier** car l'unité PSH en étudie les ravageurs et deux vergers étaient disponibles sur le site de l'INRA d'Avignon et pour la culture maraîchère, sur le **chou** car il est facile à faire pousser et présente de nombreux ravageurs. Deux variétés de choux ont été retenues afin de palier à l'éventuelle non-reprise d'une des deux : le brocoli *Belstar* et le pointu *Poët*. **Quatre parcelles** ont été mises en place : **deux parcelles en verger-maraîcher** et **deux parcelles témoins uniquement maraîchères**. Les parcelles en verger-maraîcher se composent de deux lignes de choux, situées à l'inter-rang des pommiers (**Fig. 2**). La première parcelle possède des pommiers de la variété Ariane (parcelle AV- Ariane Verger-) et la seconde des variétés Gala et Granny (parcelle GV). Toutes les parcelles ont été mises en place le 10 mars 2016. 50 grammes de fumier de mouton ont été déposés au pied de chaque plante lors de la plantation (OvinAlp®). Les parcelles ont été irriguées avec des asperseurs.



a. Bloc Ariane



b. Bloc Gala-Granny

Figure 2. Schéma des parcelles a. du bloc Ariane et b. du bloc Gala-Granny

Les parcelles témoins ne comportent que deux lignes de choux et chacune est située à moins de 30 m de la parcelle en verger-maraîcher, ce qui permet d'avoir un paysage similaire autour de la parcelle en verger-maraîcher et de la parcelle témoin associée. La parcelle témoin correspondant à AV est appelée AT (Ariane Témoin) et pour GV, GT. Chaque paire « verger-maraîcher » - « témoin » constitue un **bloc** : bloc 1 ou A pour le

verger-maraîcher avec des pommiers Ariane et bloc 2ou G pour celui comportant des pommiers Gala et Granny (**Fig. 3**).

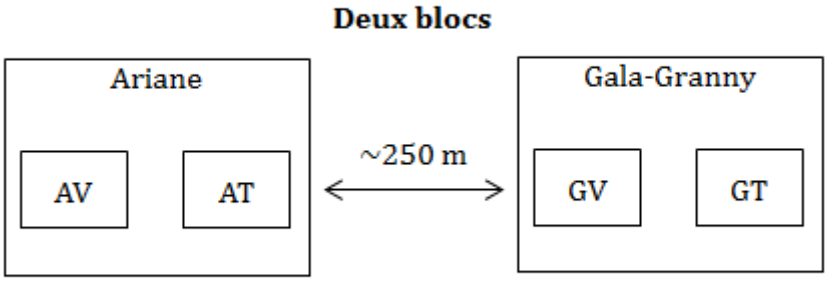


Figure 3. Blocs Ariane et Gala-Granny chacun comportant une parcelle en verger-maraîcher (respectivement AV et GV) et une parcelle témoin en monoculture (respectivement AT et GT)

Peu d'interventions ont été effectuées sur les parcelles. L'herbe le long des parcelles (sur le chemin en verger-maraîcher) a été coupée sommairement lorsqu'elle bloquait le passage. Les plantes adventices présentes sur les parcelles ont été arrachées à la main. Des pièges à phéromones et des dispositifs de confusion sexuelle contre le carpocapse ont été mis en place dans les parcelles en verger-maraîcher. Aucune autre technique n'a été utilisée pour manipuler les abondances des ravageurs des choux. Aucun traitement de pesticide chimique n'a été utilisé.

3. BIOLOGIE DES RAVAGEURS

3.1. UNE GUILDE DE RAVAGEURS DU CHOU TRES RICHE

Le chou présente une grande diversité de ravageurs. Le parti pris a donc été de **considérer toute la guilde de ravageurs du chou** et pas seulement une espèce en particulier. Les espèces présentes étaient les aleurodes *Aleyrodes proletella*, des pucerons *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae*, *Macrosiphum euphorbiae*, des Lépidoptères *Pieris rapae, P. napi* et P. *brassicae*, *Plutella xyllostella* et *Evergestis forficalis,* des altises *Phyllotreta atra et P. nemorum* et des punaises ornées *Eurydema ornata*. Les plus communes étaient le puceron vert du pécher *Myzus persicae*, le puceron cendré du chou *Brevicoryne brassicae*, les piérides de la rave *Pieris rapae*, du navet *P. napi* et du chou *P. brassicae*, la teigne des crucifères *Plutella xylostella* et l'aleurode du chou *Aleyrodes proletella*.

3.2. CHOIX DE LA PLANTE HOTE

La plupart des ravageurs était polyphages (**inra.fr ; Barro and Carver, 1997; Porteneuve, 2015; Van Emden et al., 1969)** excepté *B.brassicae* qui est un spécialiste des crucifères (monoécique, **Mesmin, 2018**). Les ravageurs se distinguent aussi par leur

préférence pour des feuilles fraîches ou des feuilles sénescentes (**White, 2014**). Dans notre étude, *Myzus persicae* est un consommateur de feuilles sénescentes et est donc favorisé si les plantes sont endommagées. A contrario, *Brevicoryne brassicae* est un consommateur de feuilles fraîches et préfèrent donc les plantes vigoureuses (**White, 2014**). C'est le cas aussi des principaux Lépidoptères. Les piérides comme *Plutella xyllostella* préfèrent pondre leurs œufs sur des plantes vigoureuses **(Chew and Renwick, 1995; Renwick, 1989; Sarfraz et al., 2009**).

3.3. SURVIE ET REPRODUCTION

3.3.1. CONDITIONS CLIMATIQUES OPTIMALES

Durant l'étude, les températures avec une moyenne de 24°C, étaient plutôt favorables à la survie et à la croissance des populations de ravageurs. La température maximale de 38°C était juste à la limite des températures létales pour les ravageurs. Une température dépassant les 38-40°C est létale pour *Pieris rapae* (**Kingsolver, 2000**). En moyenne, ce sont des températures plutôt favorables au développement des ravageurs. En effet, *Myzus persicae* peut se développer entre 4 et 30°C avec un optimal à 20°C (**Whallon, 1979** dans **Davis et al., 2006, Davis et al., 2006**). Concernant la tolérance à l'humidité, *Brevicoryne brassicae* craint la forte humidité car elle est propice au développement du champignon *Entomophtora aphidis* (**Bonnemaison, 1965**).

3.3.2. VITESSE DE REPRODUCTION

Le nombre de générations des ravageurs est variable, allant de 2 générations pour *P.rapae* (**inra.fr**) à une cinquantaine pour *M.persicae* (**Vorburger, 2006**).

3.3.3. MOYENS ANTI-DEFENSES DES PLANTES

Les glucosinolates sont les principales défenses du chou mais servent paradoxalement à la reconnaissance de l'hôte et lors des phases d'oviposition pour *Pieris rapae* (**Porteneuve, 2015**). Les isothiocyanates réduisent la croissance des chenilles de *Pieris rapae* lors qu'elles en consomment beaucoup mais *Brevicoryne brassicae* est capable les assimiler (**Porteneuve, 2015**).

3.4. LA PREDATION

La prédation d'un ravageur dépend du nombre de stades phénologiques de ce ravageur, de son niveau d'agrégation et de ses comportements anti-prédation (**Tylianakis et Romo, 2010**).

3.4.1. DIFFERENTS STADES PHENOLOGIQUES

La régulation d'un ravageur avec différents stades phénologiques avec des morphologies distinctes nécessitent plusieurs prédateurs car les prédateurs préfèrent pour certains les proies mobiles et pour d'autres les proies sessiles (**Tylianakis et Romo, 2010**). Les lépidoptères présentent trois stades : œufs, chenilles et chrysalides. Les aleurodes présentent également trois stades : œufs, puparіums et adultes. Par contre, chez les pucerons, les larves ont le même comportement que les adultes et donc sont chassées par les mêmes prédateurs.

3.4.2. NIVEAU D'AGREGATION

Le niveau d'agrégation conditionne quant à lui le taux de prédation mais cet effet dépend de la proie (**Stephens and Krebs, 1986**). Ainsi, pour les petites proies comme les pucerons, plus une colonie est grande, plus le taux de prédation (le nombre d'individus consommés) est grand car un prédateur doit consommer plusieurs pucerons pour atteindre la satiété. A contrario, pour des chenilles dans les derniers stades larvaires et donc de grande taille, la probabilité qu'une chenille soit mangé diminue avec l'abondance en chenilles car le prédateur n'a besoin de manger qu'une seule chenille. Les ravageurs présentant une forte agrégation étaient les aleurodes, les chenilles de *Pieris brassicae* (jusqu'à une quarantaine sur un chou) et les colonies de *Brevicoryne brassicae*. Les autres chenilles étaient plus éparses et les colonies de *Myzus persicae* beaucoup plus petites comptant une dizaine d'individus au maximum.

3.4.3. COMPORTEMENT ANTI-PREDATION

Le comportement anti-prédation peut se traduire par de l'intimidation, la fuite ou l'empoisonnement. Les prédateurs s'attaquent le plus souvent à des proies plus petites qu'eux. Les chenilles en dernier stades mesurant entre 1 et 2cm sont donc délaissées. Concernant la fuite, elle se traduit chez les pucerons par des sauts volontaires de la plante-hôte. *Plutella xyllostella* se débat rapidement au moindre contact et saute, accrochée à un fil de soie. *Brevicoryne brassicae* stockent les glucosinolates (toxines produites par le chou) ce qui empoisonne le prédateur les consommant.

3.4.4. QUALITE NUTRITIONNELLE DE LA PROIE

Les prédateurs choisissent également leur proie en fonction de la qualité nutritionnelle de celle-ci. Certaines araignées ne peuvent donc consommer exclusivement de qualité nutritionnelle médiocre comme les pucerons, pauvres en protéine.

4. LIEN ENTRE LES EXPERIMENTATIONS

4.1. EXPERIMENTATIONS EFFECTUEES A PEU DE JOURS D'INTERVALLE

Les suivis ont été effectués à l'échelle du chou sur **l'ensemble de la saison**, de la plantation jusqu'à la récolte. Les expérimentations de 2016 ont été effectuées à peu de jours d'intervalle (**Fig. 3**).

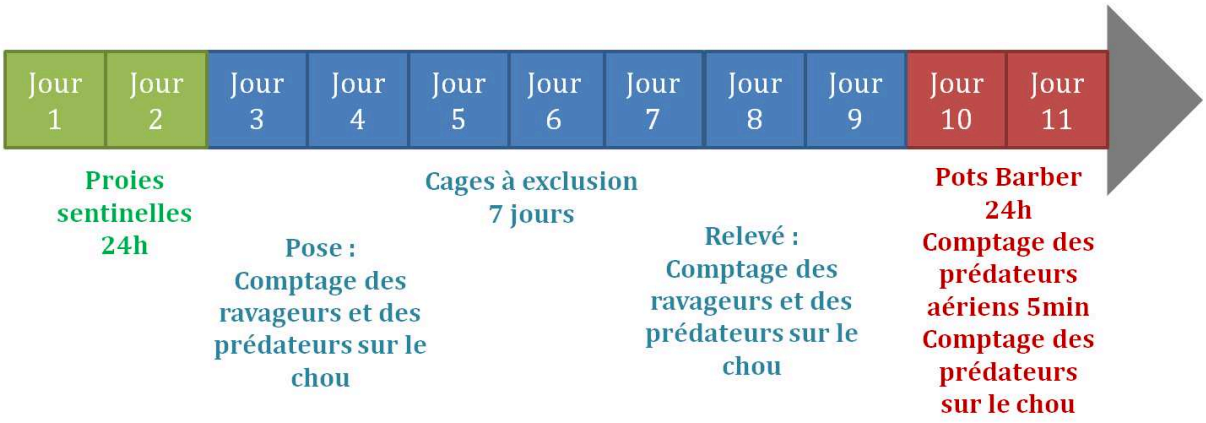


Figure 3. Déroulé des expérimentations de 2016 pour chaque session

4.2. Differents suivis sur les memes choux

Sur 16 choux par parcelle pour chaque session de 2016, les abondances en ravageurs et prédateurs ont été relevées et des cartes de prédation ont été posées. Pour les sessions 2, 4 et 6, les prédateurs du sol ont été identifiés jusqu'à l'espèce et leur contenus stomacaux analysés (**Tab. 1**).

Année	Session	Abondances par grand groupe	Abondances par espèce (taxonomie fine)	Analyse des contenus stomacaux
2016	1	x		
	2	x	x	x
	3	x		
	4	x	x	x
	5	x		
	6	x	x	x
2017	7	x	x	x
	8	x	x	x

Tableau 1. Suivis effectués sur les mêmes pots Barber
(la croix signifie que le suivi a été effectué)

5. Abondances en ravageurs et en predateurs (Chapitre 3 – Partie 1)

5.1. Suivis des ravageurs

5.1.1. Objectifs

Le parti pris a été de recenser tous les ravageurs présents sur les choux. Pour les analyses, nous nous sommes focalisés sur les ravageurs les plus abondants et présents durant la plupart des sessions. Par exemple, les punaises étaient abondantes uniquement lors de la dernière session et ont donc été écartées des analyses.

5.1.2. NOMBRE ET REPARTITION DES ECHANTILLONS

Les ravageurs ont été comptés sur 48 choux par parcelle pour une session donnée soit 96 choux par modalité (**Tab. 2**). Les choux sélectionnés étaient répartis équitablement entre les 6 microparcelles, entre les deux lignes et les deux variétés de choux.

	Nombre de choux échantillonnés		
Suivi	Pour une parcelle à une session	Pour un type de parcelle	Total
Comptage des ravageurs	48	96	1152
Pots Barber	16	32	384
Observation de 5min	16	32	384
Comptage des prédateurs sédentaires	16	32	384
Cages à exclusion	16 par modalité soit 48	32 par modalité soit 96	1152
Cartes de prédation	16	32	384

Tableau 2. Nombre d'échantillons par suivi

5.2. SUIVIS DES PREDATEURS

5.2.1. OBJECTIFS

L'objectif était d'avoir un aperçu de l'ensemble de la communauté d'ennemis naturels. **Trois méthodes** de suivis ont été combinées selon les **modes de déplacement des prédateurs** : **piégeage Barber** pour les prédateurs terrestres, **observations de 5 min** pour les aériens et **comptage direct** sur les choux pour ceux ne quittant pas le chou ou très peu. Ces dernières devaient également permettre de limiter le recours aux pièges létaux, leur répétition pouvant conduire à un dépeuplement de la parcelle.

5.2.2. DESCRIPTION DU SUIVI

Les deux premiers types de suivis sont des mesures d'**activité-densité** plus que d'abondance. Les **pièges Barber** correspondaient à des pots en plastique de 10 cm de hauteur et de 5,2 cm de diamètre, que nous avons enterrés au ras du sol à 20 cm du chou échantillonné (**Photo 3**). Le piège est laissé durant 24 h avec quelques feuilles et cailloux au fond pour limiter la prédation intraguilde. Les individus piégés, une fois comptés et identifiés, sont relâchés à proximité aux sessions 1, 3 et 5 et conservés pour identification fine aux sessions 2, 4 et 6.

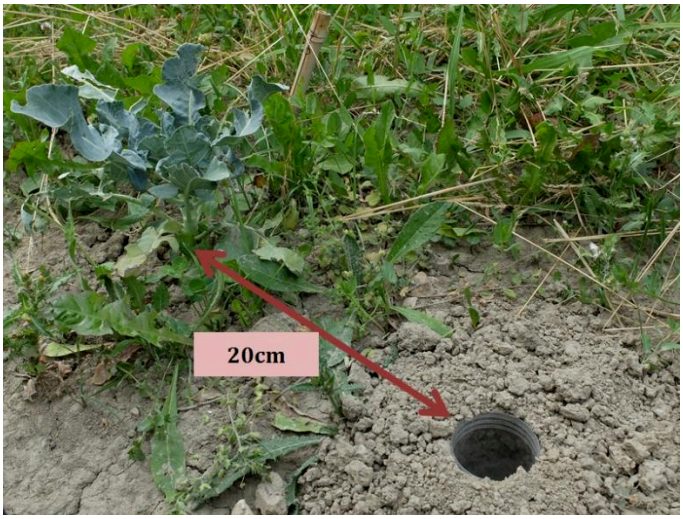


Photo 3. Piège Barber

Les **sessions d'observation** ont duré 5 min et pendant celles-ci, tous les prédateurs volant dans un rayon de 20 cm autour du chou ont été notés. Si un individu passait à plusieurs reprises, il n'était, autant que possible, compté qu'une seule fois.
Les prédateurs ne se déplaçant pas ou peu ont été **comptés directement sur les choux**. Ce sont les œufs, les larves et pupes, les petits prédateurs tels que les acariens et les thrips et ceux à comportement agrégatif comme les forficules. L'abondance en parasitoïdes a été estimée via le comptage des **momies**.

5.2.3. NOMBRE ET REPARTITION DES ECHANTILLONS

Ces trois suivis ont été effectués pour 16 choux par parcelles. Deux microparcelles ont été choisies de manière aléatoire et au sein de celles-ci, 8 choux ont été choisis, répartis équitablement entre les deux lignes et les deux variétés de choux.

6. CAGES A EXCLUSION (CHAPITRE 3 – PARTIE 2)

Les cages à exclusion utilisées étaient des cubes en grillage de 60 cm x60 cm x 60 cm recouverts totalement ou en partie (selon la modalité) de tulle (Texinov Euronet 350). **Trois modalités** ont été mises en place : 1) **cages fermées**, 2) **cages ouvertes** couvertes en partie de tulle et 3) les **témoins sans cage**. Les cages étaient fixées au sol avec des agrafes. La partie basse des cages a été recouverte de terre pour éviter autant que possible l'entrée des prédateurs (**Photo 2**). Tous les prédateurs et toutes les momies ont été enlevés des cages fermées. Les cages fermées empêchaient l'entrée ou la sortie de tous les arthropodes. Cependant, celles-ci peuvent entraîner la présence d'un microclimat (**Gardiner et al., 2009; Evans et al. 2018**). Les cages ouvertes permettaient la prédation des ravageurs et la migration. On suppose qu'elles présentent le même microclimat que les cages fermées car elles ont été conçues pour avoir le même effet d'ombrage et de barrière au vent. Seize choux avec cages fermées, 16 avec cages ouvertes et seize choux sans cage ont été échantillonnés pour chacune des six sessions **d'Avril à Juin 2016**.

Photo 1. Exemple de cage fermée. La partie basse est recouverte de terre pour limiter au maximum l'entrée de prédateurs.

Nous suspections que la présence d'une cage modifie le comportement des ravageurs des choux voisins. Ainsi, les parcelles ont chacune été divisées en deux parties, elles-mêmes divisées en trois **sous-blocs (Fig.2)**. Une microparcelle de chaque partie a été attribuée de manière aléatoire à chaque modalité de cages soit deux sous-blocs par modalité. Dans chaque sous-bloc, 2 choux par variété et par ligne ont été échantillonnées soit 8 choux. Les choux pointus et les choux brocolis sont ensuite appelés indistinctement « choux ». Cette procédure a été répétée pour chaque session. Au final, 192 choux ont été échantillonnés c'est-à-dire 36 par modalité de cage et type de parcelle.

Photo 2. Division de la parcelle en sous-bloc pour l'expérimentation des cages à exclusion

7. Proies sentinelles (Chapitre 4-Partie 2)

Les **proies sentinelles** correspondent à des cartes en papier sur lesquelles dix pucerons du pêcher *Myzus persicae*, provenant des élevages du laboratoire, ont été collés. Ces cartes sont ensuite collées sur chaque chou, **relevées après 24h** et les pucerons restants comptés. On peut ainsi déterminer le taux de prédation. Or, les pucerons collés peuvent disparaître pour d'autres raisons que la prédation (comme par exemple du fait des conditions climatiques). On a donc mis en place deux types de cartes : une carte pour laquelle la **prédation était possible** et un autre type où les pucerons étaient recouverts de tulle et pour lequel la prédation était exclue (**témoin ; Photo 4**). On a collé les deux types de cartes sur chaque chou échantillonné.

Photo 4. Cartes de prédation « Prédation » et « Témoin » (avec tulle)

8. GROUPES TAXONOMIQUES ET FONCTIONNELS (CHAPITRE 4)

8.1. COLLECTE DES ECHANTILLONS

Pour une session par mois (**session 2, 4 et 6 et les trois sessions de 2017**), les individus capturés dans les pièges Barber ont été congelés, afin d'être **identifiés**. Ces prédateurs ont été ensuite utilisés pour l'analyse des contenus stomacaux ce qui nécessitait de limiter au maximum la contamination d'ADN entre prédateurs. Ainsi, les individus collectés ont été triés et mis chacun dans un tube Eppendorf individuel avec de l'alcool à 90°.

8.2. TAXONOMIE

Pour l'identification taxonomique, les individus ont toujours été manipulés dans l'alcool à 90° pour préserver l'ADN. Pour limiter les contaminations d'ADN, les boîtes de pétri utilisées ont été lavées à la javel et les échantillons ont été manipulés avec des cure-dents jetables. Les coléoptères et les araignées et les fourmis ont été identifiés jusqu'à l'espèce. Nous avons regroupés les espèces d'Opilions et celles de Chilopodes. L'identification de ces groupes se fait, pour la majorité des espèces sous loupe binoculaire. Pour les araignées par exemple, l'identification se base principalement sur la morphologie des organes sexuels : les pédipalpes chez le mâle et l'épigyne chez la femelle (**Photo 5**).

Photo 5. Pédipalpe et épigyne de *Pardosa hortensis (Lycosidae)*

- Crédits photographiques : P.Oger-

8.3. RECHERCHE DES TRAITS FONCTIONNELS

Les traits fonctionnels ont été recherchés dans la littérature et dans la base de données Betsi. La plupart des articles sont des notes de naturalistes. Une partie des traits proviennent de l'expertise des membres de l'AsFrA. Le tableau des traits écologiques par espèce est en annexe A de la thèse.

8.4. MESURE DE LA TAILLE DES PREDATEURS

Les prédateurs identifiés ont été pris en photo dans une boîte de Pétri contenant de l'alcool à 90° avec une échelle. Ils ont ensuite été mesurés avec le logiciel Image J, du labium à la pointe de l'abdomen (**Photo 6**).

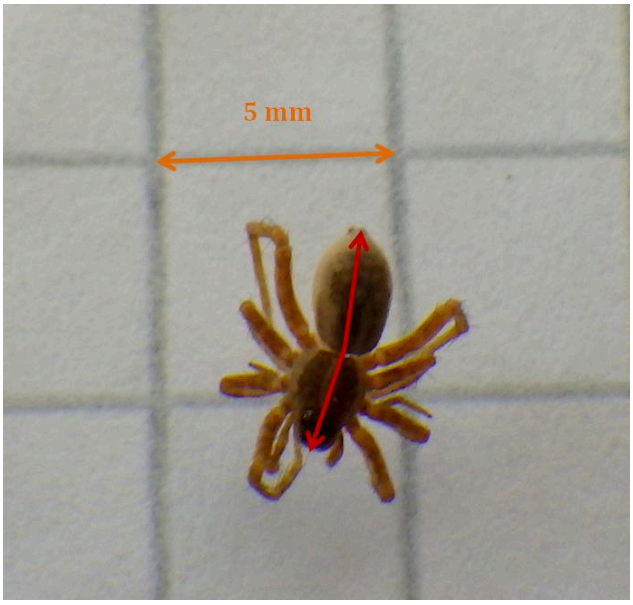


Photo 6. Mesure d'une *Lycosidae* (en orange, l'échelle)

9. ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX

Les analyses des contenus stomacaux ont été effectuées sur les prédateurs relevés par piégeage Barber lors des **sessions 2, 4 et 6 de 2016 et pour les 3 sessions de 2017**. Les sessions de 2016 ont été effectuées sur les deux types de parcelles alors que celles de 2017 n'ont été effectuées que sur les parcelles en verger-maraîcher. Notre choix a été de se focaliser sur les groupes majoritaires de prédateurs. Ainsi, l'analyse de contenus stomacaux a été effectuée sur les carabes et les 3 principales familles d'araignées : *Lycosidae, Gnaphosidae* et *Lyniphidae.* Les juvéniles ont été exclus de l'analyse. Les proies à tester proviennent des choux et des pommiers. Nous avons choisi de tester les ravageurs les plus abondants durant les expérimentations. Les proies des choux sont *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae*, *Pieris rapae*, *Plutella xyllostella* et *Aleyrodes proletella* et des pommiers *Dysaphis plantaginea* et *Cydia pomonella.* Des amorces spécifiques de chacune de ces espèces ont été élaborées à partir des séquences ADN au gène de la Cytochrome Oxydase I (COI).

Primer Forward	Séquence 5'-3'	Primer reverse	Séquence 5'-3'	Taille
PX-COI-F (*P.xyllostella*)	GATGAACTGTTTATCCTCCTT	PX-COI-R	GTATACGATCAAATGACATTCC	171 pb
PR-COI-F (*P.rapae*)	CTAATATTGCTCATAGAGGTTC	PR-COI-R	GAACTGGTAATGATAATAGTAAAAGT	204 pb
CP2-F (*C.pomonella*)	AATTTCAAGCAGAATCGTT	CP2-R	TTAACAGCTCCTAAAATA	153 pb
AP-COI-F (*A.proletella*)	GGGATTTGAAGGGGTATGC	AP-COI-R	CCAAAAAAGAACCAATATTTCTG	79 pb
DP2-3F (*D.plantaginea*)	GTTATCAAATAATATTGCACAC	DP-COI-R	GAAATTCCTGCTAAATGTAGAGAG	105 pb
MP-COI-F (*M.persicae*)	GAGCAATTAATTTTATTTGTACAATCT	MP-COI-R	AATATTGTAATAGCACCTGCTAGA	146 pb
BB-COI-F (*B.brassicae*)	TTTGATTACTCCCTCCATCAC	BB-COI-R	ATTATTATGAGCAATATTATTTGATAGA	116 pb

Tableau 1. Séquence des amorces pour chacune des proies à tester

L'amorce DP-COI-R de la paire DP2-3F et DP-COI-R provient de la thèse de **Boreau de Roincé, 2012.** Les autres amorces ont été spécialement élaborées pour cette étude par comparaison de séquences du gène mitochondrial de la Cytochrome Oxydase I (COI). Les séquences COI des différentes espèces de ravageurs sont issues de la banque de données BOLD System (**Tableau 1**) et comparées à l'aide du logiciel Bioedit. Les amorces sont définies dans les zones les plus divergentes possibles entre espèces et sélectionnées pour amplifier des fragments d'ADN entre 100 et 200 paires de bases.

9.1. PREPARATION DES ECHANTILLONS

Les prédateurs ont été ouverts longitudinalement avec une lame de scalpel, placés dans une plaque « Deepwell » et broyés 2x 30 secondes avec 2 billes de 3.2 mm à l'aide d'un broyeur MiniG 1500. Le protocole du kit Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit (Ref.: 69581 /4 plaques) a ensuite été suivi. L'élution a été effectuée dans 70 µl de tampon AE. Des échantillons d'espèces références ont été extraits de la même manière et leur quantité d'ADN a été estimée par dosage sur spectrophotomètre NANODROP ND1000.

9.2. PCR

Les ravageurs des choux et *Dysaphis plantaginae* ont été testés par PCR multiplex. *Cydia pomonella* a été testé avec une PCR simplex. Pour la PCR multiplex, on a utilisé le kit de multiplexage Qiagen Master Mix avec 2µL d'ADN extrait pour un volume final de 10 µl. L'amplification PCR des fragments d'ADN des différentes espèces a été réalisé dans un thermocycleur (Eppendorf) ; après une 1 phase d'activation de la Taq Polymérase de15 minutes à 94°C, 35 cycles composés de : Dénaturation 30s à 94°C / Hybridation des amorces 1min30s à 58°C / élongation 1min30s à 72°C, puis une phase d'extension finale de 20 minutes à 72°C. Le mélange a ensuite été dilué par 10x dans l'eau ultra pure. 2µL de cette dilution ont été ajouté à 8µL de marqueurs de taille pour séquenceur (GENESCAN-600 LIZ / Life Technologie) et injecté 30 secondes sur un séquenceur ABI3730XL (Applied Biosystem). Pour la PCR simplex (*Cydia pomonella*), le mélange est composé de 1X Buffer Taq (Promega), 200µM d'NTP (Promega), 0,500µM de primer F, 0,500µM de primer R, 1 unité de Taq, 2,5mM de MgCl2, 100µg/mL de BSA, 20mM de $(NH_4^+)_2SO_4$ et 2 µL d'ADN pour un volume final de 10 µl.

9.3. VERIFICATION DE LA SPECIFICITE DES AMORCES

Des proies non-cibles ont été collectées sur les parcelles expérimentales pour tester la spécificité des amorces. Celles-ci étaient des pucerons présents sur du mouron, des euphorbes, du chardon ou des renouées et d'autres ravageurs du chou comme les cicadelles (très présentes sur les choux) et *Eurydema ornata.* D'autres ravageurs des pommiers ont également été testées : *Grapholita molesta*, *Aphis pomi* et *Aphis spiraecola*.

Les amorces ont été testées sur un extrait ADN 100 pg/µl sur ces espèces non-cibles, proches taxonomiquement des ravageurs testés ou présentes sur les choux. Ces tests permettent de s'assurer de l'absence de faux positifs. Des gammes de dilution d'ADN cibles avec 0.1pg, 1pg, 10pg, 100pg/µL d'ADN de l'espèce cible ont été effectuées, et pour la PCR multiplex, en mélange. Les amorces ont été testées sur ces références et les concentrations de chacune ajustées pour obtenir une sensibilité équivalente pour chaque espèce.

9.4. DEFINITION DU SEUIL DE POSITIVITE

Les mesures de fluorescence ont été analysées avec le logiciel Genmapper V4.1 (Applied biosystem). Nous avons utilisé la moyenne des niveaux de fluorescence obtenus comme seuil de positivité à partir des deux gammes de dilution à 0,1pg, 1pg, 10pg, 100pg/µL d'ADN de chaque espèce de ravageurs ciblées.

Cydia pomonella, Plutella xyllostella, Pieris rapae et *Brevicoryne brassicae* présentaient des niveaux de fluorescence pour une concentration d'ADN de 1pg/µL proches de la saturation (plus de 20000). De plus, *A. proletella* ne présentait pas de signal à 0,1pg/µL. Ainsi, nous avons fait le choix de prendre comme seuil pour toutes les espèces les niveaux de fluorescence à 0,1pg/µL excepté pour *A. proletella* pour lequel nous avons utilisé le niveau de fluorescence à 1pg/µL (**Tableau 2**).

Concentration (pg/L)	*D.plantaginae*	*C.pomonella*	*M.persicae*	*P.xylostella*	*P.rapae*	*B. brassicae*	*A. A.proletella*
0,1	**1517**	**3255**	**1039**	**2839**	**24907**	**3478**	0
1	11481	30447	2876	24145	23591	22379	**2012**
10	22963	31426	32145	32305	30539	31582	32269
100	30469	31678	31766	31675	22618	30950	30619

Tableau 2. Moyenne des niveaux de fluorescence des gammes des proies-cibles. Les niveaux en gras ont été utilisés comme seuil de positivité

CHAPITRE 3 :
LE VERGER-MARAICHER FAVORISE-T-IL LES RAVAGEURS ET LES PREDATEURS PAR RAPPORT A UNE MONOCULTURE ?

1. OBJECTIFS DU CHAPITRE

Dans ce chapitre, nous souhaitons évaluer des différences en abondances des ravageurs entre les deux types de parcelles et savoir si elles découlent d'une différence du taux de prédation, d'immigration ou du taux de survie des ravageurs. La présence d'arbres pourrait influencer les abondances en ravageurs 1) en modifiant le taux de prédation par la communauté de prédateurs, 2) en modifiant les défenses des cultures maraîchères, 3) en modifiant la compétition entre les ravageurs et 4) en agissant directement sur la survie et la reproduction des ravageurs via la modification du microclimat et sur l'immigration via l'effet barrière (**cf Chapitre 1**). Ces mécanismes dépendant de l'identité du ravageur (**cf Chapitre 1 Encadré 5**), nous avons pris le parti d'étudier plusieurs ravageurs du chou (Lépidoptères, pucerons, aleurodes), à différents stades (œufs, larves et pupes) pour voir s'il était possible de dégager des tendances plus générales. Nous avons donc comparé dans un premier temps les **abondances de plusieurs ravageurs du chou** entre verger-maraîchers et parcelles en monoculture. Nous avons adopté la même démarche pour les **abondances en prédateurs** en prenant en considération à la fois les prédateurs du sol, les prédateurs volants et les prédateurs sédentaires sur les choux.

Dans la littérature, l'effet de la présence d'arbres sur les abondances en ravageurs des plantes maraîchères semble dépendre du contexte de chaque étude (**cf Chapitre 1**). Cependant, la théorie sur les mécanismes régissant les abondances en ravageurs pousse à penser que **le couvert agroforestier en verger-maraîcher tendrait à défavoriser les ravageurs**. De même, **il bénéficierait aux prédateurs (cf Chapitre 1)**. Ce sont donc nos deux hypothèses de départ.

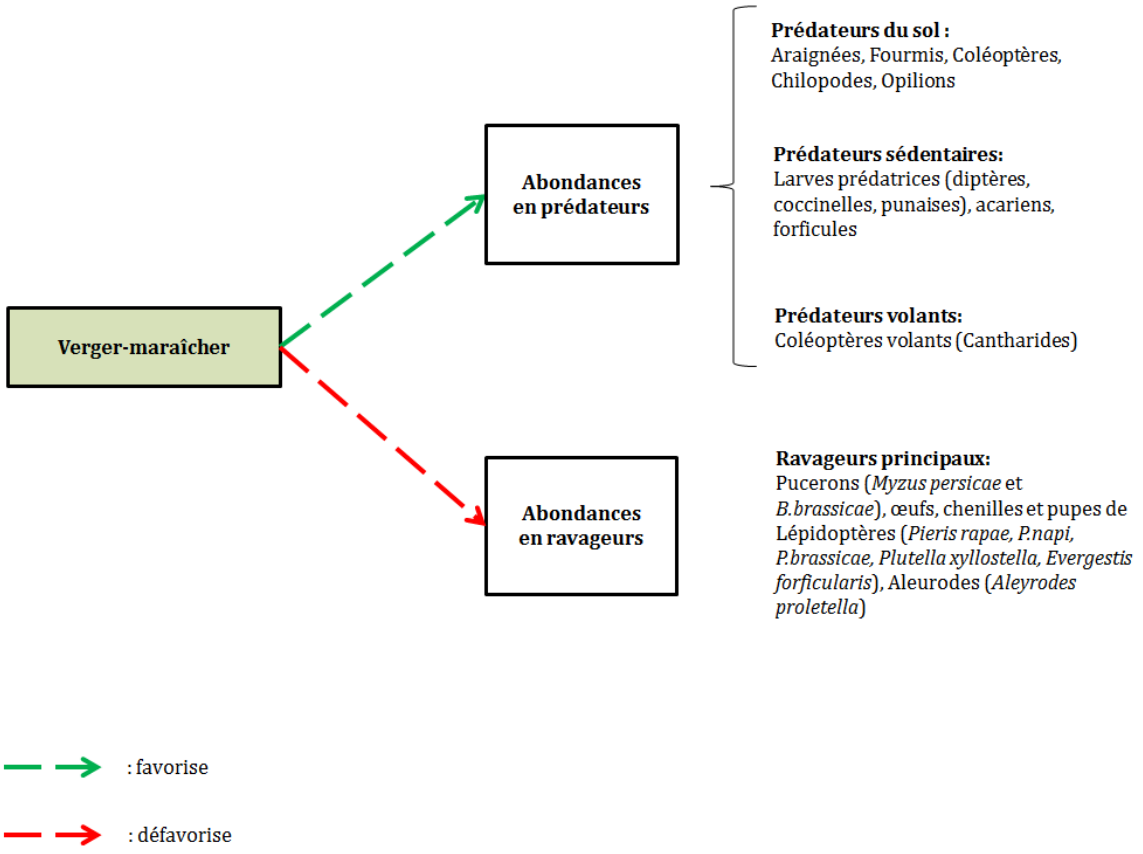


Figure 1. Hypothèses sur les différences d'abondances en prédateurs et en ravageurs entre verger-maraîcher et monoculture maraîchère et taxons étudiés

Dans un second temps, nous avons cherché à identifier en quoi les mécanismes régissant l'abondance des ravageurs que sont la **prédation, la survie, la reproduction, le changement de stade, l'immigration et l'émigration** étaient modifiés en verger-maraîcher. Pour ce faire, nous avons associé une expérimentation avec cages à exclusion et l'utilisation d'un modèle mécanistico-statistique de dynamique de population des ravageurs. Nous émettons l'hypothèse que le taux de prédation des ravageurs est plus élevé en verger-maraîcher, que leur arrivée dans la parcelle est plus faible et que les différences de survie et reproduction dépendront du ravageur étudié (**cf Chapitre 1** ; **Fig.2**).

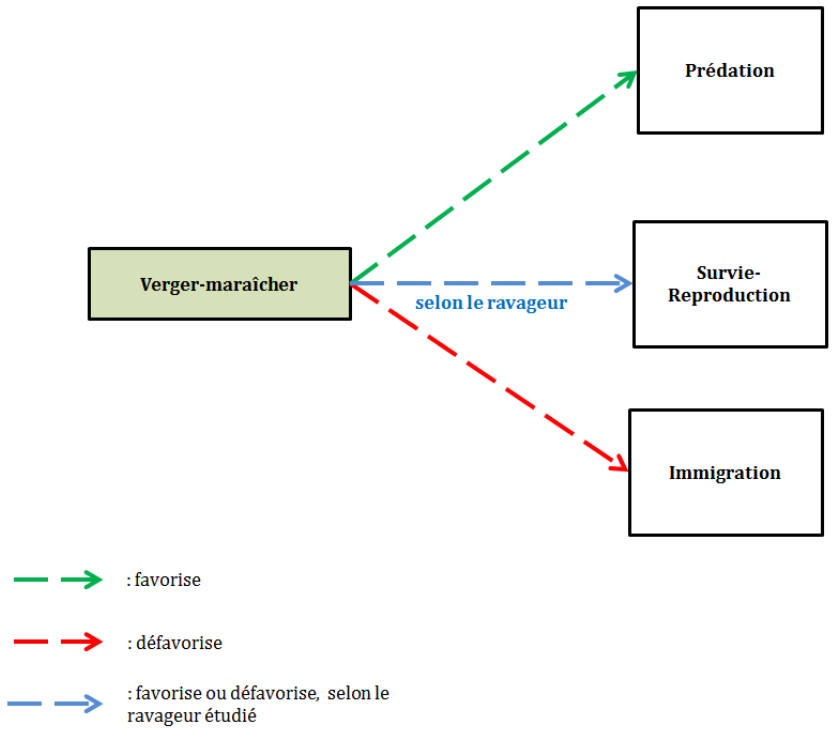


Figure 2. Hypothèses sur les différences de prédation, survie-reproduction et immigration des pucerons entre verger-maraîcher et monoculture

2. ABONDANCES EN RAVAGEURS ET EN PREDATEURS EN VERGER-MARAICHER ET EN MONOCULTURE

L'article présenté ici a été soumis au journal *Agroforestry Systems.* Cette étude a été menée en collaboration avec Julien Papaïx, biostatisticien, et les données ont été récoltées dans le cadre du stage de DUT de Léa Husson, que j'ai encadrée. Cet article indique que 4 des 7 stades de ravageurs étudiés étaient plus abondants dans les parcelles en verger-maraîcher (le puceron *Myzus persicae*, les chenilles et deux stades d'aleurodes) et que seul le puceron *Brevicoryne brassicae* était plus abondant dans les parcelles en monoculture. Au contraire, 4 des 6 principaux ennemis naturels étaient plus abondants ou fréquents dans ces parcelles. Il s'agit des coléoptères, des chilopodes, des forficules et des fourmis.

ARTICLE 1: PESTS, BUT NOT PREDATORS, INCREASE IN MIXED FRUIT TREE-VEGETABLE PLOTS COMPARED TO CONTROL VEGETABLE PLOTS

Camille Imbert[1], Julien Papaïx[2], Léa Husson[1], François Warlop[3], Claire Lavigne[1*]

[1]INRA, UR 1115 PSH, Plantes et Systèmes de culture Horticoles, F- 84000 Avignon, France
[2]INRA, UR 546 BioSP, Biostatistique et Processus Spatiaux, F-84000 Avignon, France
[3]GRAB, Maison de la Bio, 255 Chemin de la Castelette, 84911 Avignon, France

ABSTRACT

Mixed fruit tree-vegetable systems simultaneously combine the production of vegetables at the ground level with that of fruits in tree canopies. We tested whether such crop diversification may reduce herbivores on the vegetable crop in the case of an apple fruit-cabbage association. For this purpose, we monitored arthropod pests and natural enemies during six sampling sessions over one growing season and analysed the results in a Bayesian framework to account for the time dependence in the data. Unexpectedly, we found that four out of seven pest stages (the aphid *Myzus persicae*, caterpillars, and two stages of whiteflies) were more abundant or more frequent in the mixed fruit tree-vegetable plots than in control plots. Only the aphid *Brevicoryne brassicae* was more abundant in control plots. In contrast, we observed more of four out of the six main predator taxa in the control plots. These were Coleoptera, chilopods, earwigs and ants. The mechanisms explaining our results include better microclimatic conditions and the dilution of predators in the mixed plots as well as the longer generation time of predators versus pests.

Keywords: Agroforestry; Alley cropping; *Brassica*; Conservation biological control; *Malus*; Mixed fruit-vegetable.

2.1. INTRODUCTION

Mixed fruit tree-vegetable systems, also known as horticultural agroforestry systems or fruit alley cropping, simultaneously combine the production of vegetables at the ground level and that of fruits in tree canopies. Such diversified systems are expected to be ecologically efficient by making the best use of the available 3D space in fields (**Warlop et al., 2017; Wolz and DeLucia, 2018**). Furthermore, being diversified systems, they are expected to have low pest abundance **(Snyder et al., 2006; Letourneau et al., 2011; Michaelides et al., 2018**). Direct impacts of diversification on the pest population may result from a resource dilution that decreases the pest colonisation rate and population growth **(Ratnadass et al., 2012**). This hypothesis, also known as the "resource concentration hypothesis" (**Root, 1973**), predicts that specialist herbivorous insects should be more abundant in monocultures than in diversified systems. Most effects, however, are expected from changes in the natural enemy communities. A main expectation concerns the enhancement of natural enemy abundance and diversity that would increase the predation pressure, the probability of the presence of key voracious predator species and the functional complementarity of species (**Loreau, 2001**). This prediction is known as the "enemies hypothesis" (**Root, 1973; Russell, 1989**). Such expected changes in the composition of the natural enemy community are mediated by the heterogeneity of crop composition and structure, which provide natural enemies with a diversity of habitats and resources (**Sunderland and Samu, 2000; Langellotto et al., 2004; Altieri et al., 2005; Ratnadass et al., 2012)**. These effects may be exacerbated by the presence of trees because perennial species assure long-term refuges and because the vegetation structure of trees is a source of new habitats both in the canopy and in the understorey vegetation (**Landis et al., 2000**). Furthermore, as trees are located within the plot, the distances between pests and natural enemies are reduced, so natural enemies with low mobility may more easily move from trees to vegetables **(Tscharntke et al., 2007; Harterreiten-Souza et al. 2014**).

The presence of trees within plots, however, leads to equivocal effects on the control of annual crop pests (**Smits et al., 2012; Pumariño et al., 2015**). There are a number of possible explanations linked to pest dynamics or their interactions with their natural enemies. Lower temperatures, higher humidity, and reduced light and wind speed under the trees may create favourable conditions for pest and disease development, particularly in hot conditions (for example, slugs in **Griffiths et al., 1998**). This impact of microclimatic conditions may directly affect the pests or may be mediated by lower crop defences in milder environments (**Coley et al., 1985**). Predators may also be favoured by a milder microclimate, but they may consume fewer of the annual crop pests because they are diverted away from them by alternative prey in the trees (i.e., the dilution effect, **Koss and Snyder, 2005**), experience increased intraguild predation, or both (**Halaj and Wise, 2002**). Consequently, pest control efficiency in diversified systems results from the balance of the effects of diversification on pest and predator abundances and on the rate of pest consumption by each individual predator.

Other factors explaining the variability in results are pest ecological preferences, habitat complexity, , the surrounding landscape and agricultural techniques **(Schroth et al., 2000; Smits et al., 2012; Jonsson et al., 2015; Pumariño et al., 2015; Brezzi et al., 2017**).

In the present study, we investigated whether growing vegetables between orchard tree rows affects the abundance of vegetable pests and predators using an experimental case study based on apple trees and cabbages. We chose such a simple alley cropping system to limit the number of factors possibly affecting pest control. We monitored the main

cabbage pests and focused on generalist predator groups known to attack cabbage pests or similar species. These included spiders, which are predators of both caterpillars and aphids, including cabbage pests (e.g., **Furlong et al., 2014; Senior et al., 2016**); earwigs, which are predators of aphids (e.g. **Campos et al., 2011; Dib et al., 2010**); harvestmen, which are known to be predators of pest caterpillars on cabbage (e.g., **Schmaedick and Shelton, 2000**), Chilopods, and Coleoptera families known to include predatory species. Our hypotheses were that, overall, vegetables in mixed fruit tree-vegetable plots would host fewer pests than those in control plots and that they would host a higher abundance of predators. Furthermore, given the diversity of results from the literature, we also investigated whether the response to plot type differed among pest species.

2.2. Materials and methods

2.2.1. Experimental design

The study was carried out at Avignon, south-east France (43°54'55"N 4°52'49"E), from March to June 2016. The climate is Mediterranean with an average (± sd) monthly precipitation of 33.6 ± 19.00 mm, an average monthly temperature of 17.56 ± 6.12°C and an average monthly wind speed of 2.46 ± 0.23 $m.s^{-1}$ during the study period (source: INRA CLIMATIK platform, weather station located less than 500 m from the study site).

Two pairs of experimental plots (hereafter named blocks, Supporting Information, **Fig. S1**) were established at the local French National Agricultural Research Institute (INRA) experimental site. Each block was composed of one "mixed fruit tree-vegetables" (FV) plot and one "vegetables only" (control) plot. The distance between blocks was approximately 250 m. Within a block, the FV and control plots were at distances of approximately 13 m for block 1 and 35 m for block 2. These distances were meant to ensure that the landscape was similar around the two plots within one block. Cabbage was chosen as the vegetable because it usually hosts a large variety of pests. Two cultivars, broccoli (*Brassica oleracea* L. var *Belstar*) and the pointed cabbage (*Brassica oleracea* L. var *Poët*), were used in the experiment. The term "cabbage" will later refer to both the broccoli and pointed cabbage.

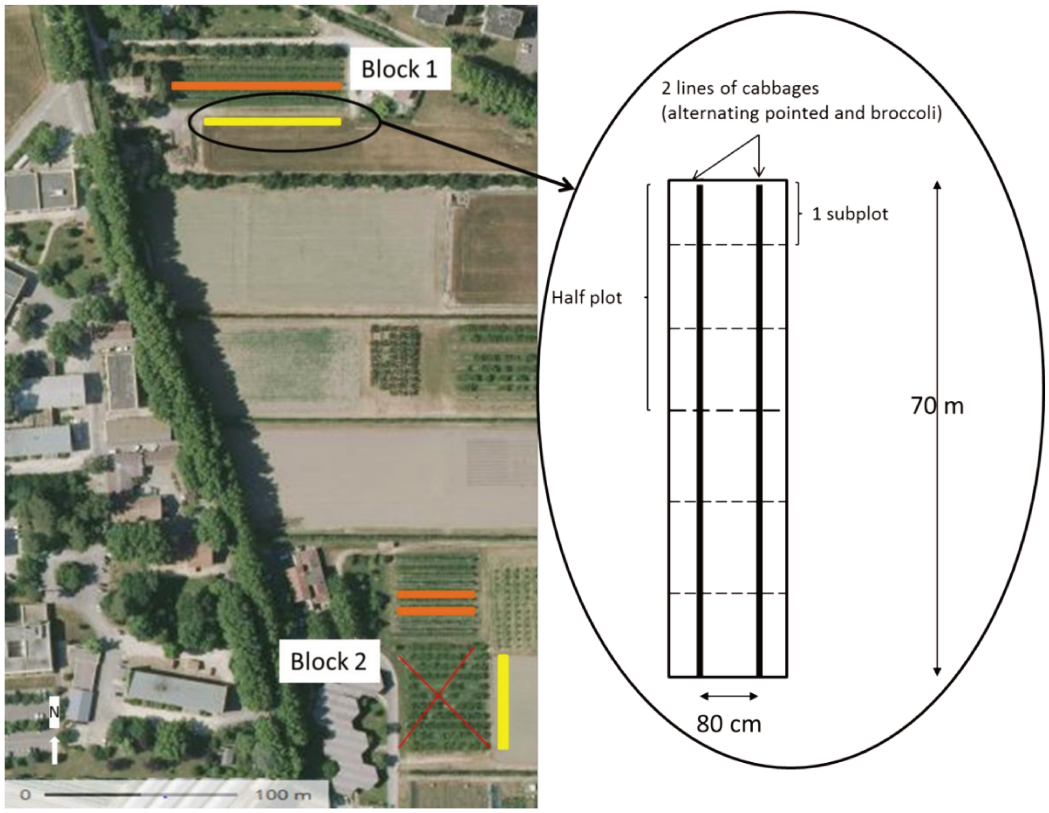


Figure S1: View of the experimental site, showing the location of mixed fruit-vegetable (orange) and control plots (yellow), and schematic (not to scale) representation of the control plot in block 1. At each session, monitoring of pests was performed on 2 randomly drawn pointed cabbages and 2 randomly drawn broccolis per line per subplot. Monitoring of predators was performed on the same cabbages (pointed and broccolis) in one subplot per half plot. The crossed (apricot) orchard was removed the year preceding the experiment.

The FV plots were established in experimental apple orchards. The orchard in block 1 was planted in 2004 with 6 rows of 48 apple trees of the cultivar 'Ariane'. The distance between rows was 4 m. The FV plot was established in one central alley of the orchard by planting two parallel lines of cabbages 80 cm apart when the plants were approximately 10 cm high. The line closest to the trees was located 50 cm from the tree trunks, while the other line was near the centre of the alley. Cabbages were spaced 70 cm apart on the line, alternating one pointed cabbage and one broccoli cabbage, resulting in a total of 238 cabbages. The orchard in block 2 was planted in 1996 with 10 rows of 24 apple trees of the cultivars 'Granny' and 'Gala' (5 rows each). The distance between rows was also 4 m. The FV plot was established on the same date and followed the same pattern as for block 1 except that cabbage lines were planted along two central orchard alleys. In total, the FV plot in the second orchard contained 216 cabbages.
Control plots contained two lines of 102 cabbages and 69 cabbages per line for block 1 and 2, respectively. Similar to the FV plots, the distance between lines was 80 cm, and the distance between plants within the line was 70 cm.
All plots were planted on 10th March 2016. Each plant was fertilised at planting with 50g of organic fertiliser (OVIBIO™, Terres et Traditions, France). The plots were free of pesticides and hand weeded, and the four plots were simultaneously irrigated when necessary with 70 cm-high sprinklers.

2.2.2. SAMPLING DESIGN

The sampling design was based on 48 sampling points per plot, i.e., 192 points, on six sampling occasions that occurred every two weeks from mid-April to the end of June 2016. The sampling points were determined as follows: each plot was first subdivided into six subplots (Supporting Information, **Fig. S1**), and during each sampling session, we randomly chose 2 pointed cabbages and 2 broccoli cabbages on each of the two lines in each subplot, resulting in 8 points per subplot and 48 points per plot. Such a sampling strategy made it possible to randomly choose cabbages that were evenly distributed in the plot. The resulting distributions of sampling occasions for each sampling point are provided for pests and predators in **Fig. S2**. Most cabbages (76%) were sampled only once or twice.

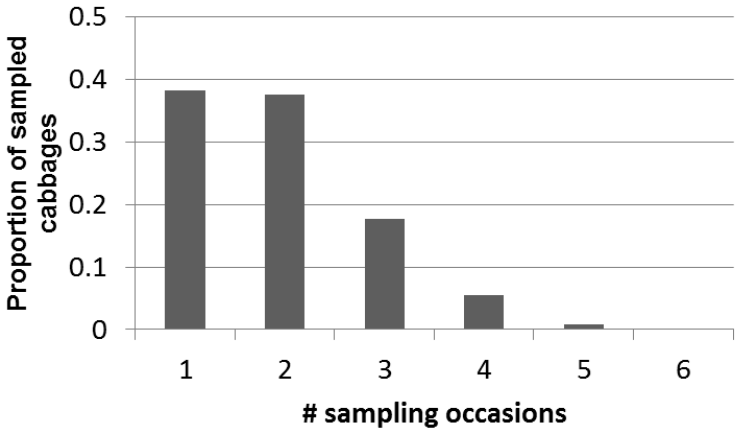


Figure S2: Distribution of the numbers of sampling occasions per cabbage.

2.2.3. PEST MONITORING

The adults, larvae and eggs of pests were monitored on the 48 cabbages per plot on each sampling occasion, resulting in 1152 observations. Green peach aphids (*Myzus persicae* Sulzer) and Cabbage grey aphids (*Brevicoryne brassicae* L.) were counted individually. The number of Lepidoptera caterpillars and the presence of Lepidoptera eggs were assessed without distinguishing between those of the Large white (*Pieris brassicae* L.), the Small white (*P. rapae* L.), the Green veined-white (*P. napi* L.), the Garden pebble moth (*Evergestis forficalis* L.), and the Diamondback moth (*Plutella xylostella* L.). Cocoons of the Diamondback moth were pooled with the caterpillars. The presence of eggs, larvae, pupae and adults of the whitefly (*Aleyrodes proletella* L.) was also assessed. Larvae and pupae were pooled.

2.2.4. PREDATOR MONITORING

Monitoring was performed on or in the vicinity of 16 cabbages per plot on 6 sampling sessions one week following pest monitoring, resulting in 384 observations. These 16 cabbages were a subset of those monitored for pests and were located in two randomly chosen subplots per plot. Three complementary non-lethal methods were used to assess predator abundance. These methods made it possible to monitor predators with distinct

movement abilities with minimal impact on predator abundances or behaviour. Predators were identified at the taxonomic level of order.
Flying predators were counted during 5-min observations within 20 cm around each cabbage. Only flying Coleoptera (mostly Cantharidae) are reported, other taxa (including Syrphidae) being too rare. The activity-density of ground-dwelling predators was assessed using 5.4 cm diameter pitfall traps containing stones and leaves to avoid intraguild predation within the trap. Traps were deployed for 24 hours. The predators were monitored and released at the same location immediately after counting. We classified them as spiders, terrestrial Coleoptera, chilopods and harvestmen. The presence of ants was also recorded. Finally, sedentary predators and predators that stayed on the cabbages, such as larvae of Diptera, Coleoptera and predatory Hemiptera, earwigs and Acari, were counted directly on the cabbages.

2.3. DATA ANALYSES

Variation in pest and predator abundance or occurrence was analysed using autoregressive models to account for possible temporal correlations in population dynamics resulting from the same cabbage being visited during different sessions. To address the fact that all cabbages were not sampled on each date, the autoregressive structure was assumed on the basis of an unobserved latent variable conditioning the observations. This allowed us to predict the full dynamics for each cabbage even if no observation was available for a given session. The model is thus as follows:

$$\begin{cases} \epsilon_{i,t} \sim N(0,\sigma) \\ \log(\lambda_{i,t}) = \alpha^0 + \alpha^1_{b(i)} + \alpha^2_{p(i)} + \alpha^3_{c(i)} + \sum_{i=1}^{q} \rho_i \lambda_{i,t_i} + \epsilon_{i,t}\,, \\ Y_{i,t} \sim \text{Poisson}(\lambda_{i,t}) \end{cases} \qquad \text{(Equation 1)}$$

in the case of count data and

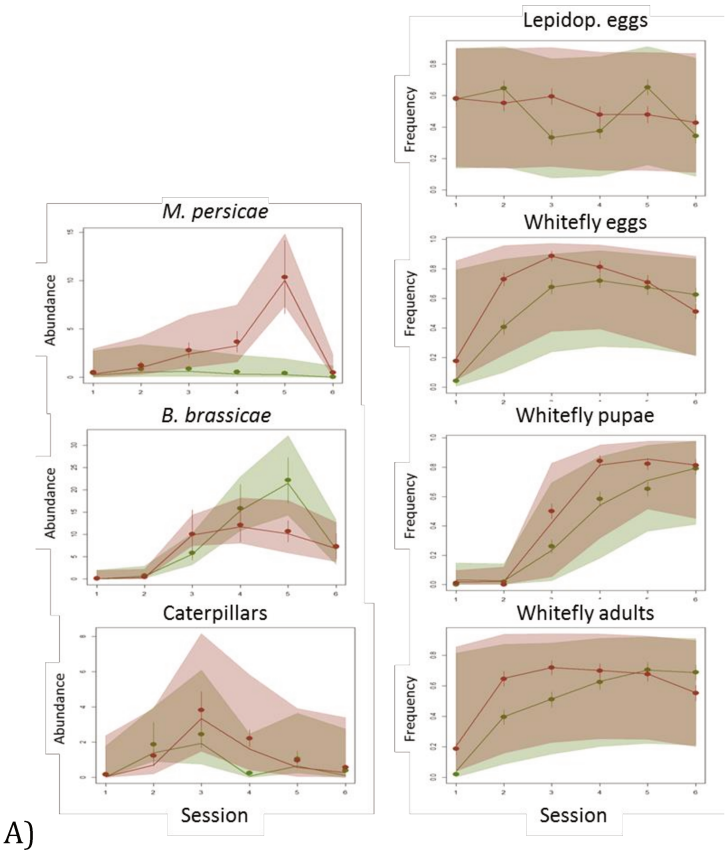
$$\begin{cases} \epsilon_{i,t} \sim N(0,\sigma) \\ \text{logit}(\lambda_{i,t}) = \alpha^0 + \alpha^1_{b(i)} + \alpha^2_{p(i)} + \alpha^3_{c(i)} + \sum_{i=1}^{q} \rho_i \lambda_{i,t_i} + \epsilon_{i,t}\,, \\ Y_{i,t} \sim \text{Bernouilli}(\lambda_{i,t}) \end{cases} \qquad \text{(Equation 2)}$$

in the case of occurrence data. In equations 1 and 2, α^0 is an intercept, α^1, α^2 and α^3 are, respectively, a block effect (1 or 2), a plot type effect (FV or control), and a cabbage cultivar effect (broccoli or pointed), and ρ accounts for temporal correlations. Parameter q determines the order of the autoregressive model; given the observed dynamics, q was fixed to 2 for pests and to 1 for pest enemies. No a priori information was assumed to be available for the parameters, and non-informative priors were thus used. Parameter estimation was performed in a Bayesian framework.

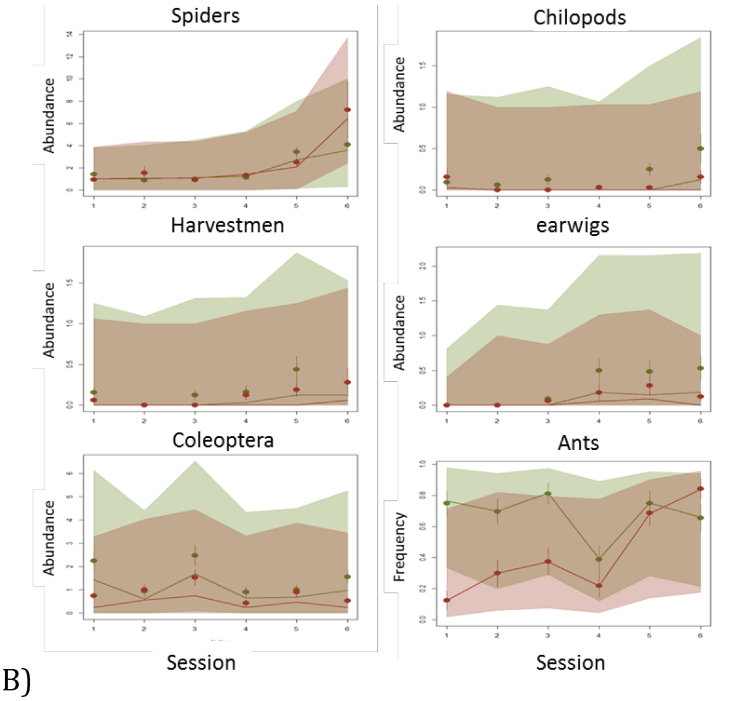
Parameters α^0, α^1, α^2, α^3 and ρwere assumed to be normally distributed with a mean of 0 and 18 variances of 1000; parameter $\sigma$was assumed to be uniformly distributed on the [0,10] interval. Four Monte-Carlo Markov chains (MCMC) of 10,000 iterations were

computed using the JAGS 4.3.0 software (**Plummer, 2017**) and package R2Jags **(Su and Yajima, 2015**) with R 3.4.1 (**R Core Team, 2015**). The burn-in was set to 5,000, and thinning was applied every 5 iterations. Posterior distributions of parameters were thus established on 1000 values. Chain convergence was checked by calculating the shrink factor, which proved to be good (all values were below 1.01). The Bayesian predictive check based on a comparison of the observed and replicated data revealed a very good fit with all observed data, falling inside the 95% credibility interval of predictions for all the species (**Fig. S3**).

Comparisons of abundance or probability of occurrence between the control and FV plots were performed by computing the posterior probability that the estimated parameter for the FV plot type was higher than that for control plots. Below, only differences leading to a probability higher than 0.975 or lower than 0.025 are discussed.



A)



B)

Figure S3: Posterior distribution of replicated data (solid lines, median; shaded areas, 95% credible interval) along with observed data (points, mean value; vertical bars, standard deviation). Dynamics are displayed in red for FV plots and green for control plots. A) pests; B) pest enemies.

2.3. RESULTS

2.3.1. PESTS

Pests on the cabbages were diverse, with an overall average of 3.04 (se=0.05) different pests per cabbage.

2.3.1.1. TEMPORAL DYNAMICS

Pests showed specific seasonal dynamics, with abundance or occurrence peaking from the fourth to the sixth sampling session (mid-May to the end of June), except for Lepidoptera eggs and caterpillars, which had more or less steady values during the season (**Fig. 1**). The overall average caterpillar abundance was 1.3±0.17 (mean ± se) individuals per cabbage, and the overall Lepidoptera egg frequency was 0.50±0.01. The two aphids showed a typical bell-shaped curve, with maximum values (all plots pooled) of 5.4±1.9 and 16.4±2.8 individuals per cabbage during the 5th session for *M. persicae* and *B. brassicae*, respectively. The adult whitefly frequency increased during the season, reaching a plateau with an average presence of 65.5% over the last three sessions. The frequency of whitefly pupae followed the same pattern, while that of eggs tended to decrease by the end of the season (**Fig. 1**).

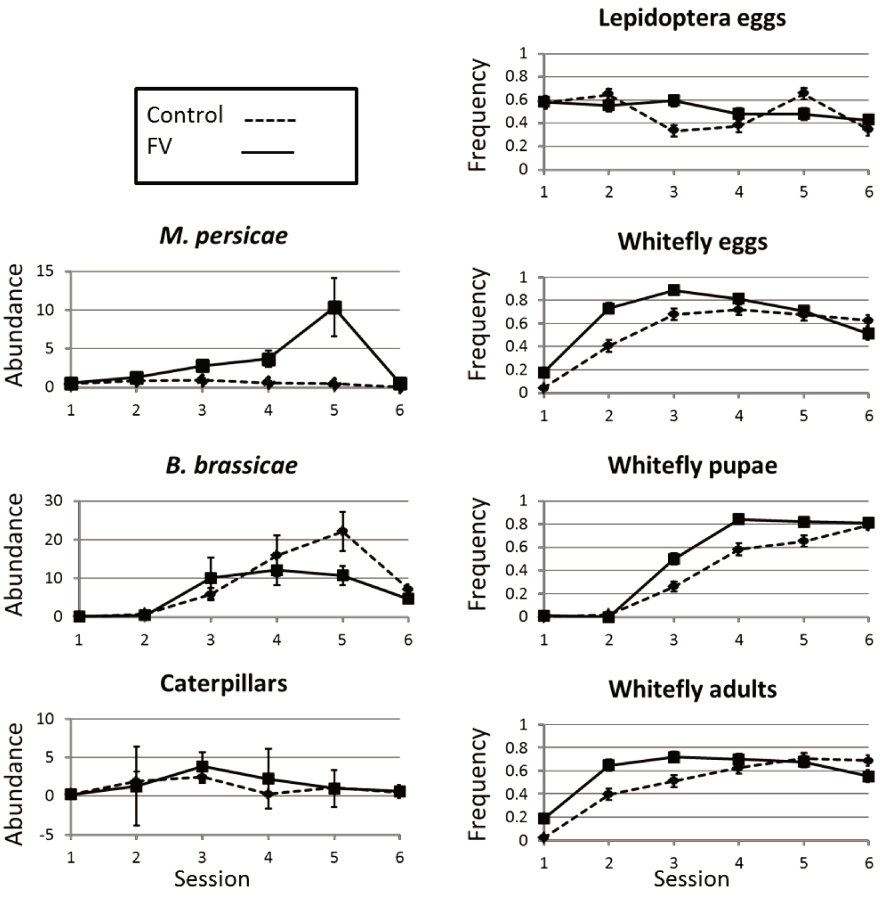


Figure 1. Mean pest abundance (a) and occurrence frequency (b) in control and FV plots as a function of the sampling session. Error bars represent standard errors over cabbages. Note that the y-axes differ.

2.3.1.2. FACTORS AFFECTING INDIVIDUAL PEST ABUNDANCE OR OCCURRENCE

There was a clear pattern when comparing pest abundance or occurrence in the FV and control plots. Contrary to our expectations, four out of seven pest stages were more abundant or frequent in FV plots; these were the aphid *M. persicae*, caterpillars, and both eggs and adults of whiteflies. The aphid *B. brassicae* exhibited a different response, being more abundant in control plots (**Fig. 2**). The two other differences between plot types were not significant (**Fig. 3**). The differences between plot types peaked during the 5th sampling session, i.e., during the population peaks, for the two aphid species, with 23.4 times more *M. persicae* individuals per cabbage in the FV than control plots and 2.1 times more *B. brassicae* in the control than FV plots. In contrast, differences were larger at the beginning of the season for whitefly eggs and adults, with 4.2 and 8.9 times larger frequencies in the FV than control plots, respectively (**Fig. 1**).

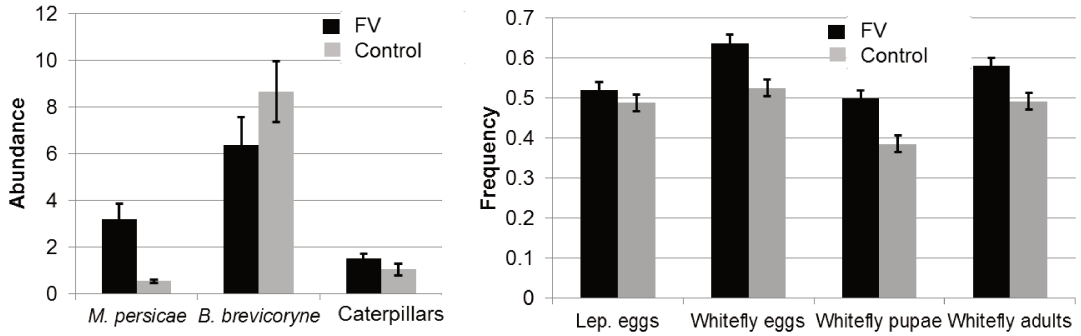


Figure 2. Mean pest abundance (a) and occurrence frequency (b) in control and FV plots. Error bars represent standard errors over cabbages.

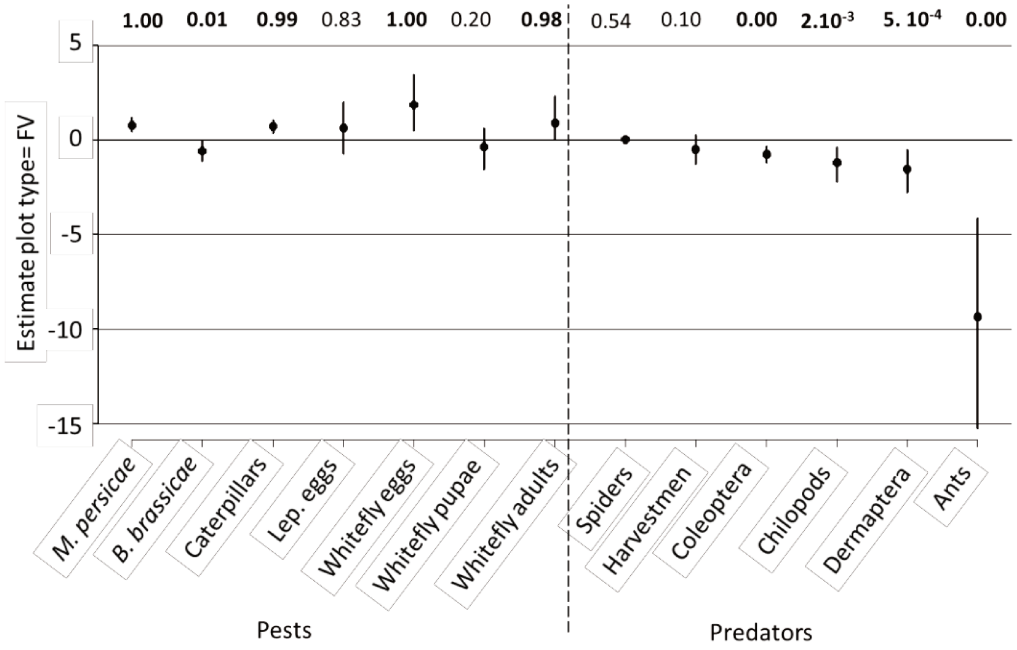


Figure 3. Posterior density of the plot type effect (control =0). Positive values indicate higher abundance or probability of occurrence in FV plots, while negative values indicate higher abundance or probability of occurrence in control plots. Points represent the posterior median, and vertical bars represent the [0.025, 0.975] credibility intervals. The probability that the plot type effect for FV is positive is provided above each individual graph. Values below 0.025 and above 0.975 in bold.

There were also a few differences between the cultivars: *B. brassicae* aphids were more abundant and whitefly pupae were more frequent on pointed cabbages, while whitefly adults and eggs were more frequent on broccolis (**Fig. S4**). There was only one difference between blocks, with caterpillars being more abundant in block 1 (**Fig. S4**).

2.3.2. PREDATORS

The most common ground-dwelling predators in the pitfall traps were ants, spiders and Coleoptera. The overall average frequency of ants in the traps was 0.55, and we caught a total of 840 spiders and 455 Coleoptera, corresponding to an average of 2.20 ± 0.25 (mean ± se) and 1.19 ± 0.08 individuals per trap, respectively. Harvestmen and chilopods were much less abundant, with overall averages of 0.15 ± 0.03 and 0.12 ± 0.02 individuals per trap, respectively. Spiders were mostly from the families Lycosidae, Gnaphosidae and Linyphiidae. Coleoptera were mostly from the families Carabidae and Staphylinidae, many of which are predatory (**Thiele, 1977; Warner et al., 2008**). Independent sampling further showed that most ants belonged to the species *Lasius grandis* and *Messor structor*. The most common predators observed directly on cabbages were earwigs of the species *Forficula auricularia* (Dermaptera), with an overall average of 0.19 ± 0.03 individuals per cabbage (**Fig.4**).

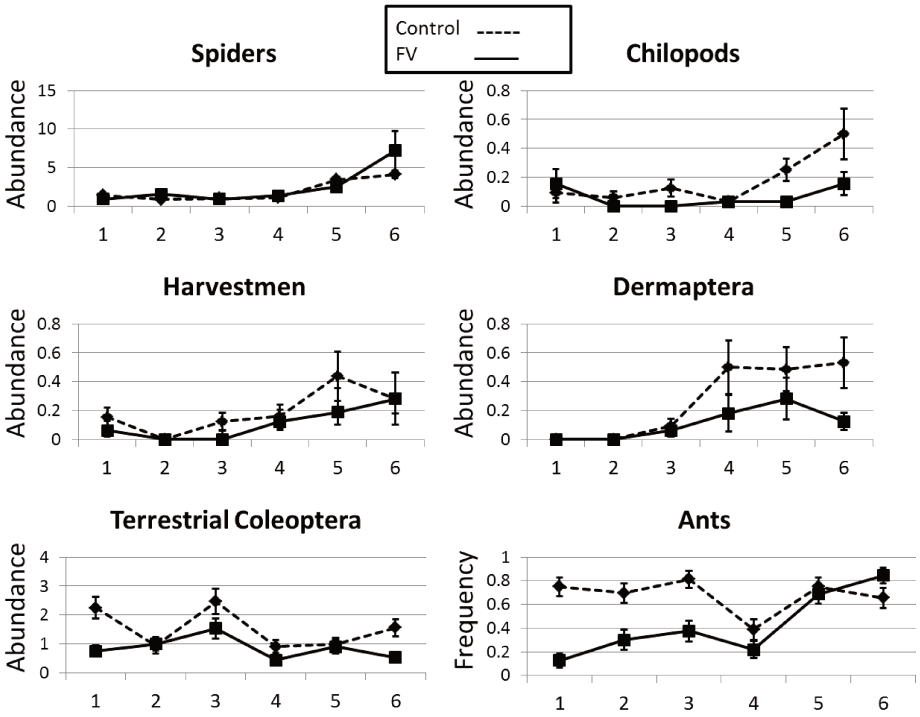


Figure 4. Mean predator abundance or occurrence frequency (ants) in control and FV plots as a function of the sampling session. Error bars represent standard errors over cabbages. Note that y-axes differ.

Other predator taxa, i.e., Diptera larvae, Hemiptera larvae, Coleoptera larvae, Acari and flying Coleoptera, were rarely observed (fewer than 40 individuals over the duration of the experiment each), and their abundance was not further analysed. These rare taxa were mainly observed during the later sampling sessions (**Fig. S4**).

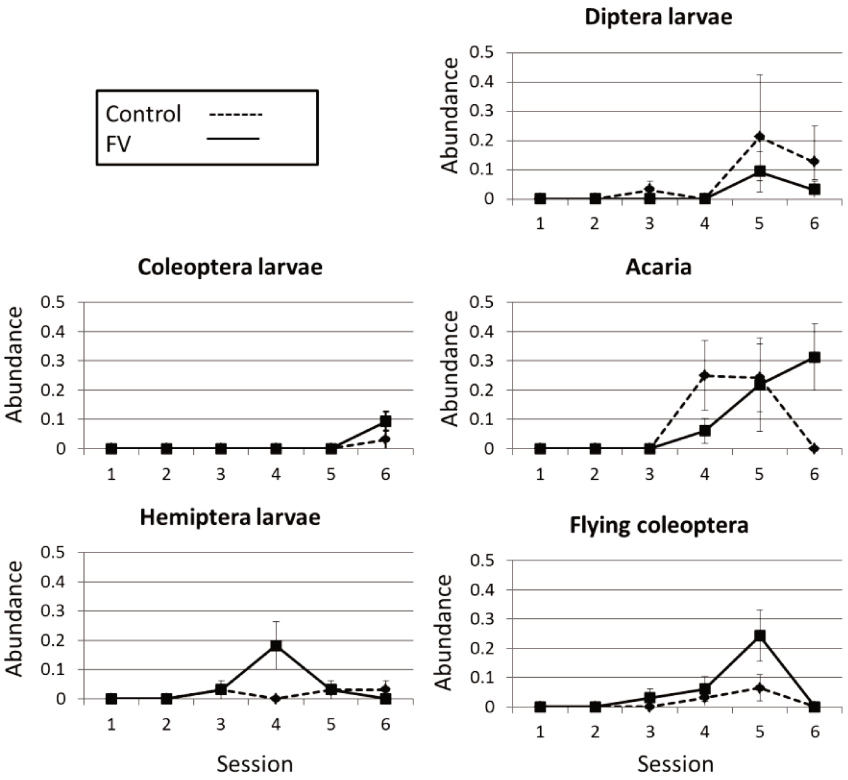


Figure S4: Mean rare predator abundance in control and FV plots as a function of the sampling session. Error bars represent standard errors over cabbages.

2.3.2.1. TEMPORAL DYNAMICS

Except for Coleoptera and ants, the abundance of predator taxa was low during the first sampling session and increased during the later sampling sessions (**Fig. 4 et S4**). Coleoptera tended to show steady dynamics throughout the season, while ants increased in the FV plots, reaching in the FV plots the highest frequency observed in the control plots (**Fig. 4**).

2.3.2.2. FACTORS AFFECTING INDIVIDUAL PREDATOR ABUNDANCE OR OCCURRENCE

Overall, there was a clear tendency towards differences between plot types. Contrary to our expectations, four predator taxa (Coleoptera, chilopods, earwigs and ants) were more abundant or frequent in the control plots, and the other two showed no differences (**Fig. 5**). While overall significant, the differences between plot types were particularly marked at the beginning of the season for ants and at the end of the season for earwigs and chilopods (**Fig. 4**).

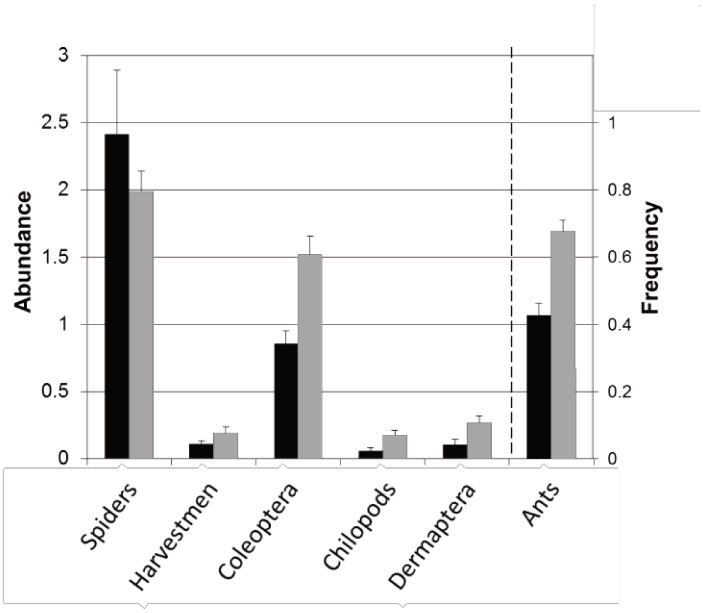


Figure 5. Mean predator abundance or occurrence frequency (ants) in control and FV plots. Error bars represent standard errors over cabbages.

The abundance of predator taxa also varied between blocks and cultivars with no clear overall pattern. Harvestmen were more abundant in block 2, while spiders were more abundant in block 1, but this latter effect was very small (**Fig. S5**). Cultivars had little effect on predators; only earwigs were more abundant on pointed cabbages than broccolis (**Fig. S6**).

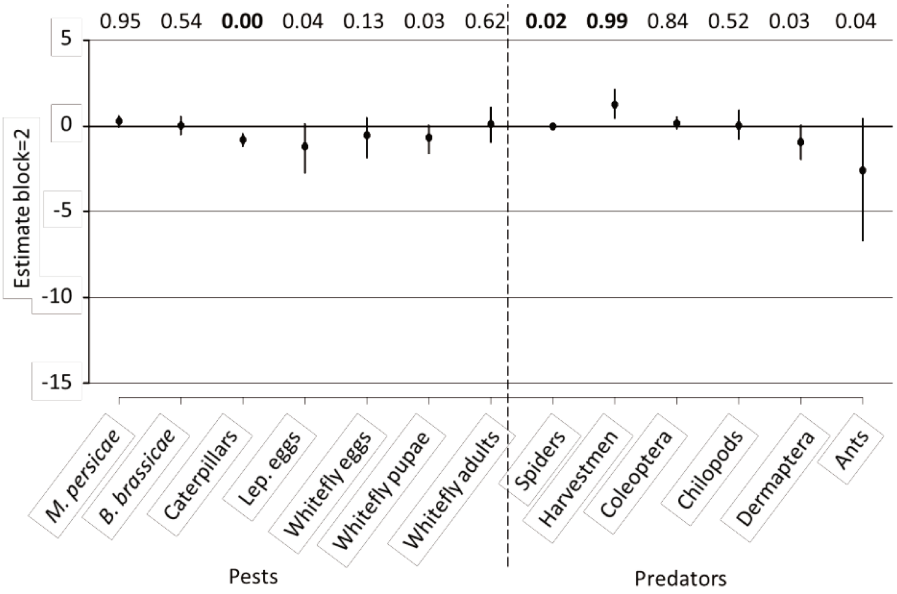


Figure S5. Posterior density of the block effect (block 1 =0). Positive values indicate higher abundance or probability of occurrence in block 2 while negative values indicate higher abundance or probability of occurrence in block 1. Points represent the posterior median and vertical bars represent the [0.025, 0.975] credibility intervals. Probability that the block effect for block 1 is positive is provided above each individual graph. Values below 0.025 and above 0.975 in bold

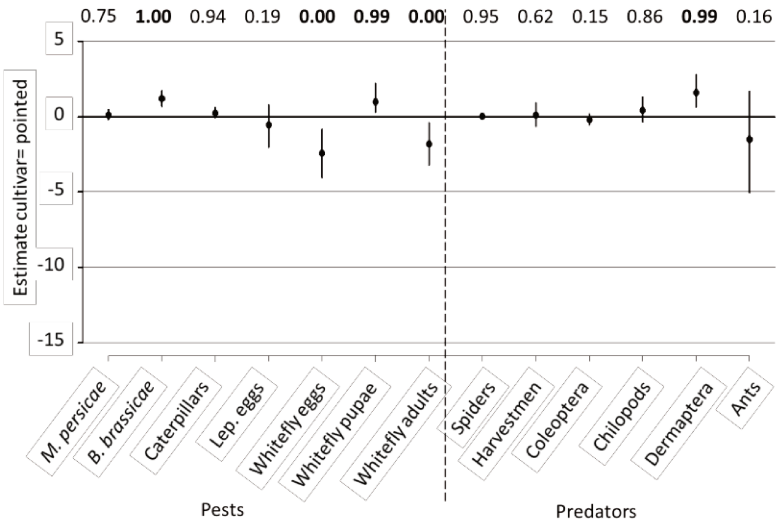


Figure S6. Posterior density of the cultivar effect (broccoli =0). Positive values indicate higher abundance or probability of occurrence on broccoli while negative values indicate higher abundance or probability of occurrence on pointed cabbages. Points represent the posterior median and vertical bars represent the [0.025, 0.975] credibility intervals. Probability that the cultivar effect for broccoli is positive is provided above each individual graph. Values below 0.025 and above 0.975 in bold

2.4. DISCUSSION

In the present study, contrary to our expectations, we found that four out of the seven tested pest stages were more abundant in mixed plots and that predators were generally less abundant in these plots.

Lower pest abundance in more diversified systems is a general expectation (**Letourneau et al., 2011**), but there are many exceptions to this pattern (**Andow, 1991**), especially in agroforestry systems **(Pumariño et al., 2015**). Pest identity has been argued to be one variable explaining the variety in the published results (**Jonsson et al., 2015; Pumariño et al., 2015**). In the present study, we considered all the main cabbage pests, differentiating their life stages when they are possibly attacked by different predator taxa and experience different predation rates (**Furlong et al. 2014**). We indeed found different results depending on the pest. The two aphid species, in particular, were not affected similarly; *M. persicae* was more abundant in the mixed plots, while *B. brassicae* was more abundant in the control plots. Overall, however, there was a clear trend towards a higher abundance of pests in the mixed plots. In contrast, there was a trend for the activity-density or abundance of predators to be higher in control plots. Four out of six taxa differed between plots, and, in contrast to pests, they were more numerous in control plots.

Microclimate, resource dilution and natural enemies have been suggested to explain differences in pest abundance between monocultures and temperate agroforestry plots (**Stamps and Linits, 1998**). Microclimate is a possible explanation for the higher pest abundance in the present study. This study took place in a Mediterranean region

characterised by both strong winds and hot temperatures. During the study period, the maximum daily temperatures reached 33°C in the shade. There were also 12 days with maximum wind speeds above 50 km/h. It is likely that the wind and temperature were lower and more favourable for pest survival and reproduction in the mixed plots. The oviposition rates of other whitefly species, for example, have been shown to decrease with increasing temperatures (**Cui et al., 2008; Alonso et al., 2009**) which may explain why whiteflies had a higher abundance in FV plots. Similarly, feeding and growth of *P. rapae* caterpillars have also been shown to decline at temperatures above 35°C (**Kingsolver, 2000**). Finally, the higher abundance of *M. persicae* in FV plots is consistent with its lower optimal temperature than *B. brassicae* (35°C for *B. brassicae* and 30°C for *M. persicae* **(Whalon and Smilowitz, 1979; Satar, 2005**).

Resource dilution in mixed plots would result in a lower immigration of pests to crops because of the barrier effect of trees and a reduction in crop attractiveness (**Ratnadass et al., 2012**). Lesser colonisation of aphids on *Brassica* crops grown in mixed stands has been reported (**Hooks and Johnson, 2002**). There are, however, exceptions. *P. rapae*, for example, has adapted to finding scattered host plants (**Root and Kareiva, 1984**), and its caterpillars were found to be more abundant on intercropped broccolis (**Hooks and Johnson, 2002**). In the present study, the temporal dynamics of pest abundance show no indication of earlier colonisation in the control plots for any of the pest species, not even for *B. brassicae* (**Figs 1, 3**), even though this species may locate host plants during upwind flights (**Ludwig et al., 2018**), so it is unlikely that trees limited access to the crop. More diverse associations of trees and vegetables and larger plots may be necessary for the crop to be hidden from its pests, although the trees were grown and had their leaves during the study period (leaf onset started at the beginning of April).

Finally, it is possible that the higher observed abundance of pests in the mixed plots partly resulted from lower predation due to a lower predator abundance. Indeed, predator/prey ratios are common indicators of the intensity of pest control (e.g.,**Thies et al., 2011; Vandervoet et al., 2018**). Pest control by generalist predators is most efficient early in the season, when pest abundance is low (**Symondson, 2002**). During this period, among the predators that were more numerous in the control plots, ants, and to a lesser extent Coleoptera, showed marked differences between the control and FV plots. As *M. persicae* and *B. brassicae* are not attended by ants, ants may thus have contributed to the control of most pests. Earwigs, which are known as efficient aphid predators, particularly in orchards (**Romeu-Dalmau et al., 2012**), were abundant in control plots but only over the last three sampling sessions. At that time, *B. brassicae* colonies had already increased in size in the control plots, so that the higher abundance of earwigs in these plots was likely not sufficient to reduce populations significantly. Chilopods were also mostly abundant at the end of the season, and their abundance was therefore unlikely to explain the pest differences.

The tendency towards the lower predator abundance in mixed plots was unexpected **(Russell, 1989; Stamps and Linit, 1997; Sunderland and Samu, 2000**). Similar to pests, better microclimatic conditions could have benefited predator reproduction and survival. Furthermore, trees increased the plot habitat heterogeneity at the ground level, increasing niche diversity and possibly the colonisation of arthropods, whose habitat preferences take place not only at the plot scale but also at smaller scales **(Langellotto and Denno, 2004**). Finally, some predators, such as spiders or coccinellids, also use

resources from the tree canopy (e.g. **Sunderland and Samu, 2000**). However, we found no evidence for increased predator populations in the mixed plots. A major difference between the pests and the predators that we monitored is that the predators are more generalist regarding their food sources and less restricted to cabbages. Their abundance on or near cabbages thus resulted not only from their population growth but also from their spatial distribution within the plot. It is possible that predators aggregated on the cabbages in the control plots, as cabbages hosted the most resources, while they were diverted from the cabbages in the mixed plots, looking for alternative prey both in the trees and in the vegetation between trees **(Prasad and Snyder, 2006**). Aggregation on the cabbage is a possible explanation for the observed abundance of predator taxa, such as spiders, harvestmen, Coleoptera, earwigs and ants, since they are mostly mobile taxa that are likely to search for prey. This explanation is particularly likely for earwigs that are known to forage both in trees and in the ground vegetation **(Moerkens et al., 2009**) and that furthermore seek refuge in shelters during the day (**Lamb, 1976**). The cabbages in control plots offered shelter, and earwigs were frequently observed in humid spots between the pointed cabbage leaves. The dilution effect of the habitat surrounding the cabbages on the predators in the FV plots is expected to be particularly large in our experiment because the time needed for predator abundance to respond to increased habitat diversity through reproduction exceeds the duration of the experiment. Ground beetles, for example, generally have one or two generations per year, and spiders only have one (**Thiele, 1977; Foelix, 2011**); earwigs have one or two reproductive cycles a year (**Moerkens et al. 2009**). In contrast, aphids perform continuous asexual reproduction on cabbages, and whiteflies can have up to four to five generations per year; therefore, better environmental conditions may directly translate to higher population abundances for these pests. The temporal pattern for ants is particularly interesting, suggesting that colonies became established in the FV plots throughout the season, possibly due to the removal of ground cover for planting the cabbages (**Campos et al. 2011**), and that a high frequency may be expected over the long term in FV plots early in the season.

In the present study, we thus confirmed that the response to mixed fruit-vegetable cropping may differ among pests, and we did not find an overall short-term benefit in terms of pest control for farmers growing cabbages within apple orchards. This result may highly depend on the cropping system that we investigated, which was both simple and little managed, and on the Mediterranean climatic conditions. A higher diversification level and longer time scales may have provided different results. Positive impacts of crop diversification may also rely on the buffering of between-year variations or pest outbreaks (**Altieri et al., 2015**), which could not be observed in our experiment. Nevertheless, mixed fruit-vegetable systems have been shown to provide other benefits to farmers, such as the better use of space, improved input sharing, viability of smaller plots near cities where free land is scarce, enhancement of work quality in the shade during summer (**Morel, 2016**) and climate and water cycle regulation (**Jose, 2009**). Improving the plot spatial design to decrease predator dilution (**Collard et al., 2018**), designing practices that reduce pest densities and longer-term studies are thus next steps to further investigate how to improve pest control in mixed fruit tree-vegetable systems (**Lovell et al., 2018**).

Acknowledgements

This work and C.I. PhD were funded by Fondation de France (grant 00056292). The authors thank Jérémy Cortello and Ruoyin Long for helping with the field and lab work.

3. ESTIMATION ET COMPARAISON DES VALEURS DE PARAMETRES DE DYNAMIQUE DES POPULATION DE RAVAGEURS EN VERGER-MARAICHER ET EN MONOCULTURE

3.1. INTRODUCTION

Nous avons vu précédemment que les abondances en ravageurs sont pour la plupart plus élevées en verger-maraîcher qu'en parcelles témoins. Ce résultat pourrait être dû à une plus faible prédation car les abondances en prédateurs y sont plus faibles. Cependant, d'autres explications sont possibles car les abondances en ravageurs dépendent également de leurs taux de survie et de reproduction, des taux de changements de stade, de l'immigration et de l'émigration (**Fig. 7**).

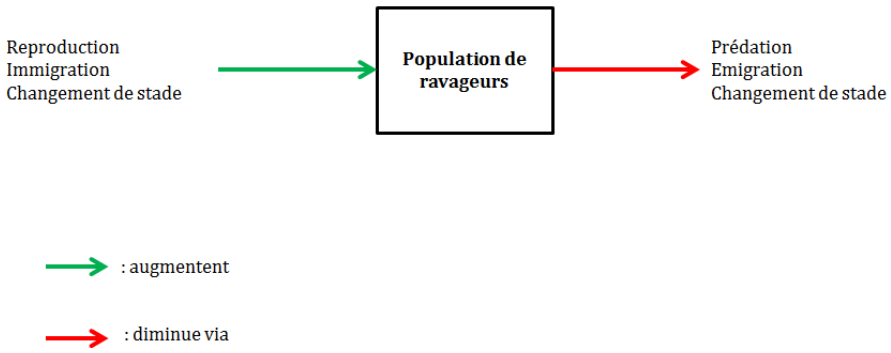


Figure 7. Processus impliqués dans les variations d'abondance de la population de ravageurs

Pour distinguer ces processus et ensuite déterminer si leurs valeurs diffèrent en verger-maraîcher et témoin, une possibilité est d'utiliser une expérimentation avec cages à exclusion. Les **méthodes d'exclusion** reposent sur la comparaison entre des plantes dont les ravageurs subissent la prédation et des plantes « sans prédation » et permettent donc d'isoler la prédation des autres processus. La prédation peut également être attribuée à un groupe d'ennemis naturels donné quand l'exclusion n'est pas totale **(Chisholm et al., 2014; Holland et al., 2008**). L'abondance en ravageurs est souvent **standardisée** en début d'expérience afin de simplifier les analyses et d'homogénéiser par exemple, la compétition entre ravageurs (**Chisholm et al., 2014**). Nous avons choisi, au contraire, de ne pas modifier les abondances en ravageurs afin d'être le moins intrusif possible. Ces méthodes d'exclusion ne sont pas parfaites. D'une part, la prédation reste confondue avec l'immigration et l'émigration des ravageurs car les cages bloquent aussi bien l'entrée (et la sortie) des prédateurs que celle des ravageurs (**Fig. 8**; **Chrisholm et al., 2014**). D'autre part, la cage crée un **microclimat** qui peut influencer les abondances en ravageurs (**Evans et al., 2018**). Si ce microclimat favorise par exemple la reproduction ou la survie du ravageur, cela conduira à surestimer la prédation. L'écart

de microclimat entre les plantes sans cages et les plantes sous cage peut différer selon l'habitat étudié. Ainsi, la comparaison du contrôle biologique par conservation entre habitats nécessite l'utilisation d'un second témoin. Ce témoin correspond à des plantes sous une cage ouverte pour lesquelles le microclimat au niveau de la plante est similaire à celui des plantes « sans prédation » ; ces cages étant ouvertes elles laissent passer les ravageurs et les ennemis naturels (**Costamagna and Landis, 2006**).
Le recours à la modélisation mécaniste permet ensuite de démêler les effets d'une plus forte immigration de ceux d'une plus faible prédation. La prédation reste confondue avec l'émigration puisque les deux processus conduisent à une diminution du nombre de ravageurs sur les témoins et les cages ouvertes mais pas sous les cages fermées. Ainsi, pour distinguer prédation et émigration, c'est en connaissant la biologie des ravageurs que l'on peut trancher (**Fig 8**.).

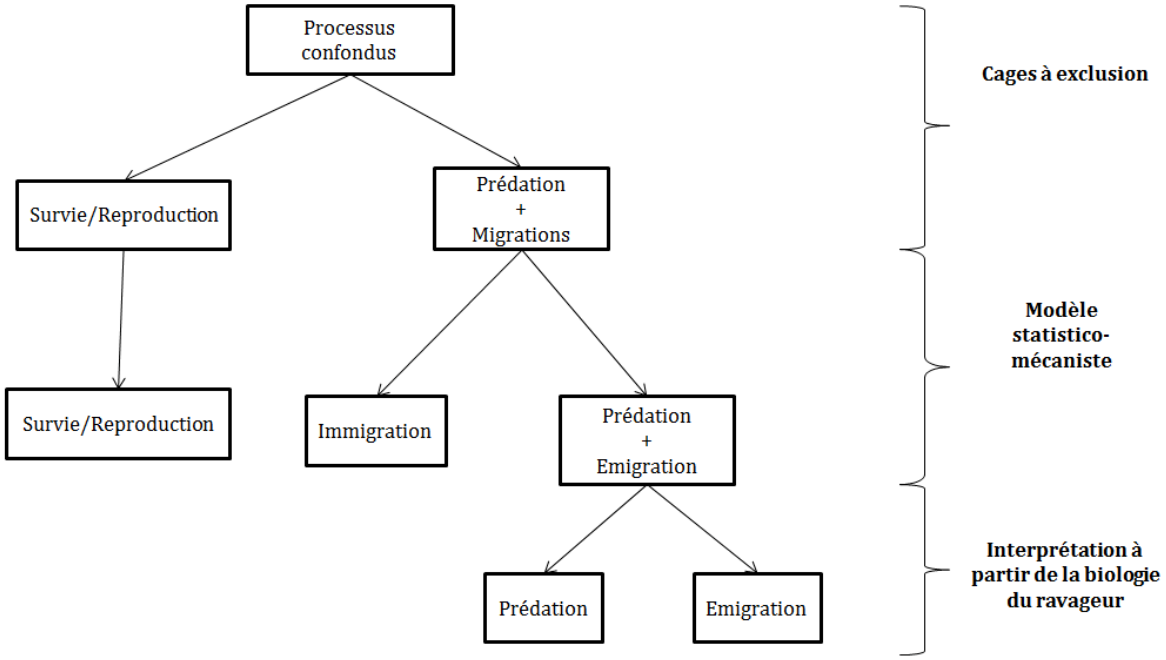


Figure 8. Association de trois méthodes pour dissocier les processus régissant la dynamique de population d'un ravageur

Cependant, à l'exception des pucerons (*Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae*), d'autres processus peuvent expliquer les variations d'abondances. Dans cette étude, nous nous intéressons également aux chenilles et aux œufs de Lépidoptères et aux trois stades d'aleurodes (œufs, pupariums et adultes). Pour les stades œufs et larves, l'arrivée de nouveaux individus correspond à des pontes (pour les œufs) ou au taux d'éclosion (pour les larves) et la perte d'individus soit à la prédation, soit au passage au stade suivant. Pour les aleurodes adultes, l'arrivée d'individus correspond également à la métamorphose des pupariums en adultes et la perte d'individus peut être due à la prédation. Les déplacements entre plantes-hôtes peuvent augmenter ou diminuer le nombre d'individus.

Nous nous attendons à trouver des différences entre types de parcelles pour tous ces processus. Le microclimat généré par les arbres conduirait à la modification des taux

d'éclosion et de métamorphose, du taux de survie et de reproduction et de la fréquence des mouvements (ces paramètres sont fortement influencés par les conditions climatiques chez les espèces ectothermes, **Huey and Berrigan, 2001**). Cependant il est possible que le microclimat entre les feuilles du chou soit peu variable entre types de parcelles. La présence d'arbres conduirait également à un effet barrière (**cf Chapitre 1**) qui limiterait l'immigration des ravageurs sur la parcelle. Concernant la prédation, les prédateurs étant moins abondants en verger-maraîcher, la première hypothèse est que le taux de prédation soit plus bas en verger-maraîcher qu'en parcelle témoin. Cependant, d'autres caractéristiques (autres que les abondances, **cf Chapitre 1**) de la communauté de prédateurs agissent sur le taux de prédation donc cette hypothèse reste à nuancer.

3.2. MATERIELS ET METHODES

3.2.1. EXPERIMENTATION DE CAGES A EXCLUSION

Les expérimentations[2] ont été effectuées sur deux parcelles en verger-maraîcher et deux parcelles témoins. Les parcelles en verger-maraîchers correspondent à deux lignes de choux (brocoli et chou pointu plantés en alternance) plantées au sein d'un verger de pommiers. Les parcelles témoins ne présentent que les deux lignes de choux. Chaque parcelle témoin était située à moins de 30m de l'une des parcelles en verger-maraîcher ce qui permettait d'avoir un effet du paysage semblable sur les deux parcelles associées. Chaque paire de parcelles est ensuite appelé **bloc** (A ou G).

Les cages à exclusion utilisées étaient des cubes recouverts totalement ou en partie (selon la modalité) de tulle. **Trois modalités** ont été mises en place : 1) **cages fermées**, 2) **cages ouvertes** couvertes en partie de tulle et 3) les **témoins sans cage**. La partie basse des cages fermées a été recouverte de terre pour éviter autant que possible l'entrée des prédateurs et tous les prédateurs et toutes les momies de pucerons ont été enlevés des choux au moment de la pose des cages fermées. Les cages fermées visaient donc à empêcher l'entrée ou la sortie de tous les arthropodes. Cependant, celles-ci peuvent modifier le microclimat sous la cage (**Evans et al., 2018; Gardiner et al., 2009**). Les cages ouvertes permettaient la prédation des ravageurs ainsi que l'entrée et la sortie des arthropodes. On suppose qu'elles présentaient un microclimat assez similaire aux cages fermées car elles ont été conçues pour avoir le même effet d'ombrage et de barrière au vent. Seize choux avec cages fermées, 16 avec cages ouvertes et 16 choux sans cage, pour chaque type de parcelle (et répartis équitablement entre les parcelles d'un même type, les variétés de choux et les deux lignes de plantations) ont été échantillonnés à six sessions **d'Avril à Juin 2016 (fig. 9)**.

[2]L'expérimentation est plus détaillée dans le chapitre 2.

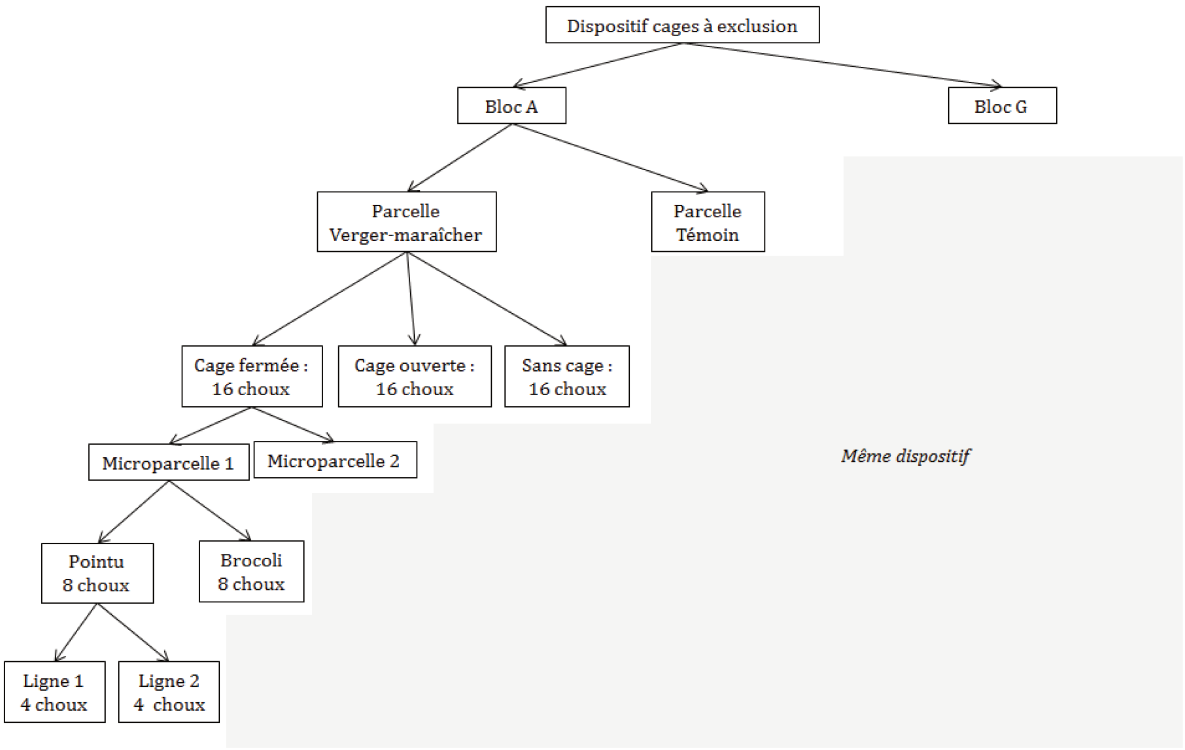


Figure 9. Dispositif de l'expérimentation des cages à exclusion et répartition des choux échantillonnés entre les différents blocs, parcelles, modalités de cages, variétés et lignes de plantation.

Nous suspections que la présence d'une cage pouvait modifier le comportement des ravageurs des choux voisins. Ainsi, les parcelles ont chacune été divisées en deux parties, elles-mêmes divisées en trois **microparcelles (Fig.9.)**. Une microparcelle de chaque partie a été attribuée de manière aléatoire à chaque modalité de cages soit deux microparcelles par modalité. Dans chaque microparcelle, 2 choux par variété et par ligne ont été échantillonnés soit 8 choux. Les choux pointus et les choux brocolis sont ensuite appelés indistinctement « choux ». Cette procédure a été répétée pour chaque session. Au final, 192 choux ont été échantillonnés à chaque session, c'est-à-dire 96 par modalité de cage et type de parcelle. Comme dans l'étude précédente, nous avons regroupé au sein du groupe « chenilles » les chenilles de toutes les espèces de Lépidoptères présentes et de même pour les œufs. Les autres groupes étudiés sont *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae* et les trois stades d'aleurodes (œufs, pupariums, adultes).

3.2.2. Modele mecanistico-statistique bayesien

3.1.2.1. L'equation

Nous considérons le modèle suivant de dynamique des populations de ravageurs :

$$\frac{dN}{dt} = rN - \alpha NP - mN + \nu (1)$$

où N est le nombre de ravageurs, r est le taux de croissance intrinsèque, α le taux de prédation, m le taux d'émigration, ν le nombre d'immigrants, et P la densité de prédateurs. La solution de l'équation (1) donne le modèle mécaniste de croissance de la population de ravageurs suivant :

$$N_1 = \left(N_0 + \frac{\nu}{R}\right) exp(R) - \frac{\nu}{R}, \qquad (2)$$

avec $R = r - \alpha P - m$. De plus, on suppose que :

i. $P = 0$ pour les cages fermées, et constant pour chaque type de cages.

ii. Le taux de croissance intrinsèque est le même dans les cages fermées et les cages ouvertes (r_1) mais est différent pour les choux sans cage (r_2). On considère que le taux de croissance pour les choux avec cage est influencé par le microclimat généré par la cage.

iii. Il n'y a pas d'immigration ni d'émigration dans les cages fermées ($\nu = m = 0$)

iv. Le taux d'émigration (m) est le même pour les cages ouvertes et les choux sans cage en supposant que les individus réussissent facilement à sortir de la cage ouverte s'ils quittent le chou.

v. Le nombre d'immigrants diffère entre les cages ouvertes (ν_1) et les choux sans cage (ν_2). On suppose que la cage peut en partie décourager les arthropodes de rentrer.

Ainsi, nous avons:

$$\begin{cases} R_c = r_1 \text{ pour les cages fermées,} \\ R_o = r_1 - \alpha P - m \text{ pour les cages ouvertes,} \\ R_w = r_2 - \alpha P - m \text{ sans les cages.} \end{cases} \qquad (3)$$

Pour prendre en compte l'effet du type de parcelle, du bloc B et de la session S, R_c, R_o and R_w ont été calculés grâce à une régression suivant le modèle suivant (le même modèle a été développée pour R_0 et R_W) :

$$R_{c,i,j,t,k} = \overline{R_{c,i}} + B_{c,j} + S_{c,t} + \epsilon_{i,j,t,k}$$

où i, j, t et k indiquent le type de parcelles, le bloc, la session et le numéro du chou, respectivement. A partir du set d'équations 3, le taux de prédation-émigration δ a été calculé tel que :

$$\delta = \alpha P + m = \overline{R_{c,i}} - \overline{R_{o,i}}.$$

De plus, le taux intrinsèque de croissance pour les choux sans cage r_2 a été calculé tel que :

$$r_2 = \overline{R_{c,i}} - \overline{R_{o,i}} + \overline{R_{w,i}}.$$

3.1.2.2. Processus d'observation

Nous supposons que les abondances observées N_0^{obs} and N_1^{obs} suivent une loi de Poisson avec une moyenne égale aux abondances théoriques de N_0et N_1. De plus, la surdispersion des données a été prise en compte pour *B. brassicae* en multipliant la valeur de N_0 théorique par un effet aléatoire avec une distribution log-normale.

3.1.2.3. Distributions a priori

Nous avons utilisé des distributions *a priori* peu informatives : les effets du type de parcelles, du bloc et de la session suivent une distribution normale avec une large

variance centrée sur zéro. Les écart-types suivent une loi uniforme sur $[0,10]$; les abondances initiales théoriques suivent une distribution uniforme sur$[0,1000]$. Pour garantir l'identifiabilité des paramètres, l'effet du bloc A a été fixé à zéro.

3.1.2.4. Estimation des parametres par methode de Monte-Carlo par chaines de Markov

Les paramètres du modèle ont été estimés par la méthode de Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC). Trois chaînes de Markov de 500 000 itérations ont été lancées avec le logiciel JAGS 4.3.0 (**Plummer, 2017**). Le "burn-in" a été établi à 250000, c'est-à-dire que nous n'avons conservé que les 250000 dernières itérations. Pour établir les distributions postérieures des paramètres, nous avons appliqué un "thinning" de 250 itérations, c'est-à-dire que nous avons gardé une valeur de la chaîne toutes les 250 itérations. Les distributions postérieures des paramètres ont donc été établies sur 1000 valeurs par chaîne, soit 3000 valeurs au total. Le « Shrink factor » (mesure du ratio entre la variabilité entre chaînes et la variabilité au sein de chaque chaîne) a été calculé pour estimer la convergence des chaînes. L'ajustement des chaînes a été évalué en utilisant des p values bayésiennes basées sur la mesure de divergence du χ^2(**Kéry, 2010**).

3.1.2.5. Comparaison des valeurs des parametres entre verger-maraicher et temoin

La comparaison des paramètres entre les deux types de parcelles a été effectuée en estimant la probabilité qu'un paramètre donné soit plus élevé pour le verger-maraîcher que pour le témoin. Cette probabilité a été estimée à partir des distributions postérieures du paramètre. Elle a été calculée comme le nombre de fois que le paramètre prenait une valeur supérieure en vergers-maraîchers qu'en témoin, divisé par le nombre de points (3000) retenus pour la constitution de la distribution postérieure du paramètre. Seules les différences conduisant à une probabilité supérieure à 0,85 ou inférieure à 0,15 ont été discutées.

3.3. Resultats

3.3.1. Evaluation des hypotheses du modele

L'ajustement du modèle à N_1 était correct pour tous les stades de ravageurs étudiés (la p-value variait entre 0,20 et 0,80).

Nous avons observé que l'évolution des abondances dans les cages ouvertes et les témoins sans cage différaient, ce qui confirme la nécessité de considérer les trois types de cages pour estimer les paramètres de dynamique de population. Les ravageurs présentaient majoritairement des valeurs de r supérieures dans les cages ouvertes par rapport aux témoins sans cage (6 fois sur 7, **Tab. 1**).

	r		ν	
	Verger-maraîcher	Témoin	Verger-maraîcher	Témoin
Myzus persicae	0,16	0,44	**0,88**	0,53
Brevicoryne brassicae	0,18	**0,94**	0,44	0,54
Chenilles	**0,99**	**0,98**	**0,03**	0,29
Œufs de Lépidoptères	**0,89**	0,16	**0,04**	0,75
Œufs d'aleurodes	0,69	**0,90**	0,78	0,62
Puparіums d'aleurodes	0,77	**0,91**	0,80	0,41
Aleurodes adultes	**0,11**	0,49	**0,95**	**0,88**

Tableau 1. p-value bayésienne testant l'hypothèse que les paramètres du modèle *r* (idem pour ν) sont plus grands pour les modalités "sans cage" que pour celles "cages ouvertes" pour les sept ravageurs. Les comparaisons ont été effectuées pour les deux types de parcelles. Les p-value au-dessus de 0,85 et en dessous de 0,15 sont en gras.

Nous avons supposé dans le modèle que l'immigration (ν) différait entre les cages ouvertes et les témoins sans cage et nous avons estimé séparément ν_1 (cage ouverte) et ν_2 (sans cage). Des différences entre ν_1 et ν_2 ont été observées aussi bien dans les parcelles en verger-maraîcher que dans les parcelles témoins (**Tab. 1**).

3.3.2. Comparaisons des parametres entre types de parcelles

Les estimations du paramètre de croissance, r_2, étaient négatives excepté pour les aleurodes (**Fig.9**), ce qui indique en moyenne un faible déclin des abondances en ravageurs pendant la durée de chaque session. Les trois différences principales entre les deux types de parcelles concernaient *M. persicae* et les chenilles, pour lesquels r_2 était supérieur dans les vergers-maraîchers par rapport aux parcelles témoins (p pour les chenilles était de 0,84), et les œufs de papillons pour lesquels r_2 était supérieur dans les parcelles témoins (**Fig. 10**).

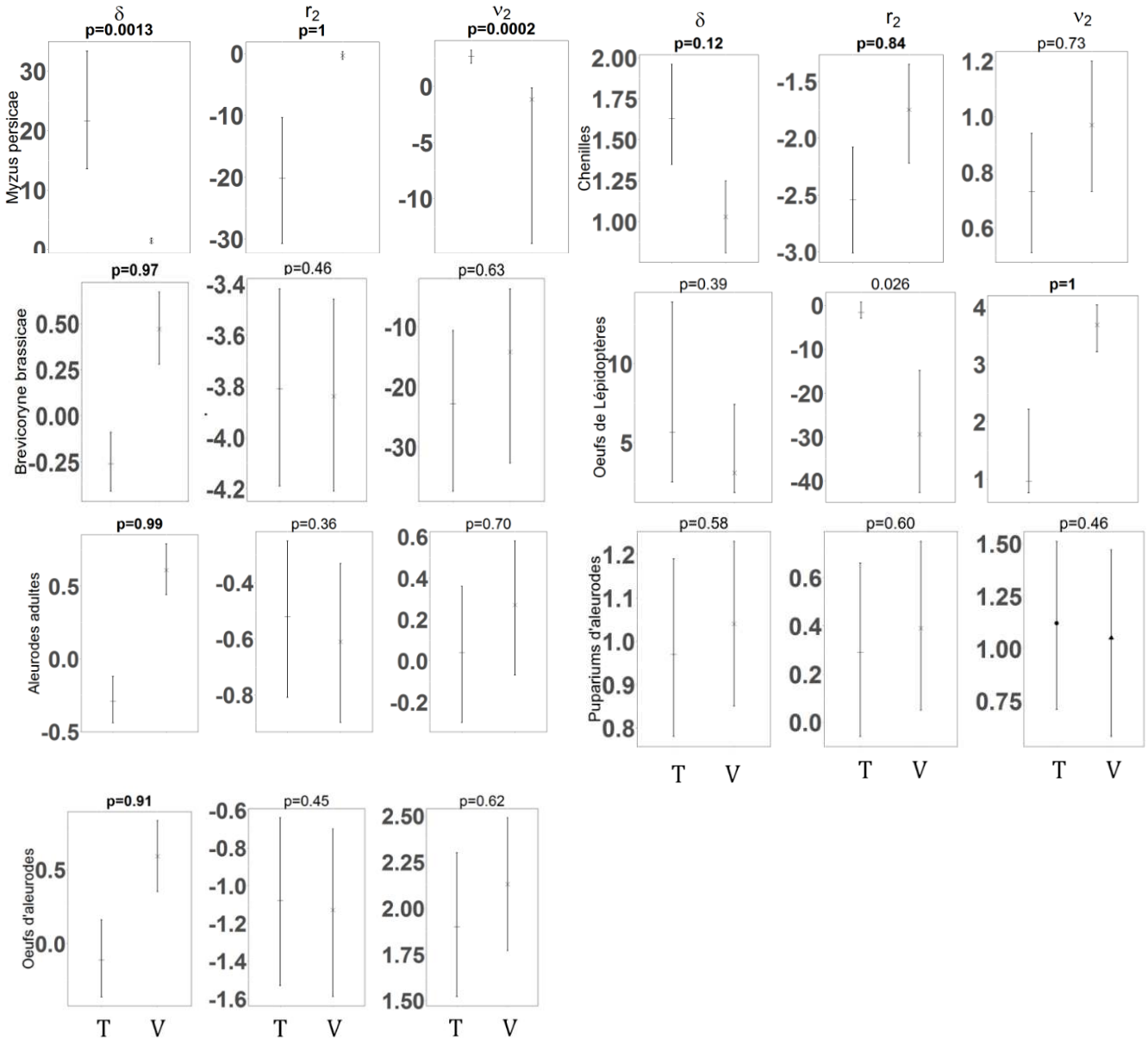


Figure 10. Médiane des estimations des paramètres du modèle (δ, r_2, ν). T correspond aux parcelles témoins et V aux parcelles en verger-maraîcher. Les barres d'erreurs représentent les premier et troisième quantiles ; p : p-value bayésienne avec les valeurs au-dessous de 0,15 et au-dessus de 0.85 en gras.

Les estimations de δ étaient positives ou nulles dans 11 cas sur 14, ce qui indique que les abondances en ravageurs augmentent de manière similaire ou davantage dans les cages fermées que dans les cages ouvertes. Les trois exceptions étaient *B. brassicae,* les adultes et les œufs d'aleurodes dans les parcelles témoins pour lesquels les estimations de δ sont négatives dans les parcelles témoin. δ diffère entre les deux types de parcelles pour cinq ravageurs sur sept sans tendance claire. Il est plus élevé dans les parcelles en témoin pour deux d'entre eux (*M. persicae* et les chenilles) et plus élevé en verger-maraîcher pour les œufs et les adultes d'aleurodes et *Brevicoryne brassicae*. (**Fig. 10**).

Les estimations de ν_2 pour *M. persicae* dans les parcelles en verger-maraîchers présentent un intervalle de crédibilité très étendu. Les intervalles sont également très grands pour *B. brassicae.* Les estimations sont donc très imprécises pour ces deux

paramètres. Les estimations des paramètres ν_2 étaient positives, exceptées pour les deux espèces de pucerons ce qui indique l'arrivée de nouveaux individus sur les choux, indépendamment de la reproduction. Les estimations de ν_2 ne différaient pas entre les types de parcelles, excepté pour *M. persicae* et les œufs de papillons. Pour *M. persicae,* ν_2 était supérieur dans les parcelles témoins alors qu'au contraire, pour les œufs de papillons, il était supérieur dans les parcelles en verger-maraîcher (**Fig. 9**).

3.4. DISCUSSION

Dans cette étude, l'objectif était de **distinguer les processus** expliquant les différences d'abondances observées dans l'étude précédente et de mettre en évidence d'éventuelles différences entre **verger-maraîcher et témoin** pour ces processus. L'approche de modélisation mécanistico-statistique est particulièrement bien adaptée pour cet objectif car elle permet 1) d'estimer des paramètres avec une signification biologique directe, 2) de prendre en compte le plan d'échantillonnage (bloc et sessions) et 3) d'estimer l'incertitude due à l'échantillonnage (**Clark, 2004**). Nous avons choisi un modèle classique de croissance de la population, similaire pour tous les ravageurs. La signification des paramètres n'est néanmoins pas la même selon les ravageurs.

3.4.1. SIGNIFICATION DES PARAMETRES

Les trois paramètres que nous souhaitions estimer sont r_2, δ, et ν_2. Pour les pucerons, ces trois paramètres représentent respectivement la reproduction et la mort "naturelle", la somme de la prédation et de l'émigration et enfin l'immigration. Pour les œufs, les larves et les pupariums, il n'y avait pas de reproduction et r_2 correspondait donc uniquement à la survie, δ à la fois à la prédation et au passage au stade phénologique suivant (par exemple, des œufs aux chenilles pour les œufs de Lépidoptères) et ν_2 à l'arrivée par la ponte ou à partir du stade phénologique précédent. Les valeurs de paramètres ont été globalement peu différentes entre types de parcelles.

Nous avons mis en évidence que **la reproduction ou la survie de *M. persicae* et des chenilles étaient plus élevées dans les parcelles en verger-maraîcher alors que la survie des œufs de papillons était plus élevée dans les parcelles témoins**. La reproduction et la survie ne diffèrent pas entre les types de parcelles pour *B. brassicae* et les trois stades d'aleurodes.

Les valeurs de δ estimées sont difficiles à interpréter car elles correspondent à la prédation, l'émigration et pour certains ravageurs, au changement de stade phénologique. Cette dernière possibilité était probable pour les oeufs et les pupariums d'aleurodes pour lesquels le temps de développement entre l'oviposition et le stade adulte dure environ 20 jours pour des températures de 25°C et 30°C **(Alonso et al., 2009**). Les ravageurs pour lesquels les valeurs de δ peuvent être interprétées comme de la prédation sont *M. persicae, B. brassicae* et les chenilles. Pour ces ravageurs, l'émigration était peu probable du fait de la petite taille des colonies de pucerons (médiane et moyenne ± se: *M. persicae:* 2 et 9,71 ± 0.94 pour les parcelles en verger-maraîcher et 1 et 2,73 ± 0,27 pour les parcelles témoins ; *B. brassicae:* 8, et 16,73 ± 1,03 pour les parcelles en verger-maraîcher et 7 et 19,26 ±1,34 pour les parcelles témoins) et de la faible mobilité des chenilles une fois qu'elles sont sur le chou (**Jones, 1977** pour *P. rapae*). Donc, une plus forte valeur de δ indique plutôt une plus forte prédation dans les

parcelles témoins pour *M. persicae* et les chenilles et une plus forte prédation dans les parcelles en verger-maraîcher pour *B. brassicae*.

3.4.2. METHODOLOGIE DES CAGES A EXCLUSION

L'étude a aussi validé l'utilisation des trois modalités de cages pour estimer la prédation. Tout d'abord, nous avons mis en évidence des différences de croissance des abondances en ravageurs entre les cages ouvertes et les témoins sans cage : pour quatre ravageurs en verger-maraîcher et pour quatre également en parcelle témoin. On ne peut pas exclure que ces résultats proviennent de différences d'émigration ou de prédation qui pourraient être influencées par la présence de la cage. Cependant, il est probable que celles-ci résultent de différence dans le taux de croissance intrinsèque pour les choux sous cage et sans cage et ceci particulièrement pour les pucerons et les chenilles qui n'émigrent pas. Dans un second temps, nous avons mis en évidence l'arrivée de nouveaux individus avec des estimations de v_2 positives. Celle-ci aurait pu masquer les effets de prédation si nous avions comparé seulement le taux de croissance entre cage fermée et sans cage.

3.4.3. POURQUOI CES DIFFERENCES DE VALEURS DE PARAMETRES ENTRE VERGER-MARAICHER ET TEMOINS ?

3.4.3.1. PROCESSUS EXPLIQUANT DES DIFFERENCES DE SURVIE ENTRE VERGER-MARAICHER ET MONOCULTURE

Une plus forte reproduction ou survie pouvait être globalement attendue (indépendamment de la prédation) dans les vergers-maraîchers du fait d'un **effet direct des conditions climatiques** plus tamponnées même si cet effet reste dépendant de l'identité du ravageur (**Dempster, 1967**). Cet effet était particulièrement attendu pour *M. persicae* qui devait bénéficier de l'atténuation des fortes températures grâce aux arbres plutôt que pour *B. brassicae*, car la température optimale pour *B. brassicae* est légèrement supérieure (35°C for *B. brassicae* and 30°C for *M. persicae,* **Whalon et Smilowitz, 1979; Satar, 2005**). Les chenilles de *P. rapae* présentaient également une survie plus faible pour une température de 35°C (**Chen and Su, 1982** dans **Kingsolver et al. 2000**).

Le microclimat généré peut également avoir un **effet indirect** sur la survie et la reproduction des ravageurs en modifiant les interactions de compétition entre ravageurs et notamment via les dégâts. En occasionnant des dégâts, celle-ci va avoir un effet sur le choix de la plante-hôte par un autre ravageur. Dans notre étude, la présence de dégâts aurait un effet négatif sur les papillons (pondant sur des plantes intactes, **Landolt, 1993** et dont les chenilles consomment des feuilles fraîches, **White, 2014**) et la présence de *Brevicoryne brassicae*, (espèce consommant également des feuilles fraîches, **White, 2014**) mais au contraire, encouragerait l'établissement de *Myzus persicae* se nourrissant de la sève de feuilles sénescentes, plus courantes sur les plantes endommagées (**White, 2014**). Ainsi, *Myzus persicae* seraient à la fois favorisé par le microclimat et par la quantité de dégâts possiblement plus grande en verger-maraîcher (les abondances en ravageurs y étant globalement plus élevées même si ce n'est pas la seule composante à prendre en compte dans l'effet de la communauté de ravageurs sur la quantité de dégâts).

3.4.3.2. L'EFFET BARRIERE DIMINUERAIT L'IMMIGRATION EN VERGER-MARAICHER

Le taux d'immigration dépend de la capacité des individus ailés à repérer leur plante-hôte. Les arbres peuvent créer un effet barrière qui masquent les stimuli visuels et olfactifs des individus (**Ratnadass et al., 2012**). Bien que les arbres soient âgés et pourvus de leurs feuilles durant toute la période d'étude (la feuillaison commence début Avril), cette explication est peu probable pour la plupart des ravageurs de l'étude. En effet, de nouveaux individus arrivent sur les choux et nous n'avons pas trouvé de différences de valeur de ν_2 entre types de parcelles sauf pour *M. persicae* et les œufs de papillons. ν_2 était comme attendu, plus élevé dans les parcelles témoins pour *M. persicae*, mais plus élevé dans les parcelles en verger-maraîcher pour les œufs de papillons ce qui suggère que les arbres n'entravent pas l'arrivée des femelles papillons et leur oviposition.

3.4.4. DIFFERENCES DE TAUX DE PREDATION ENTRE VERGER-MARAICHER ET MONOCULTURE ET ENTRE RAVAGEURS

3.4.4.1. DES ABONDANCES PLUS FAIBLES EN PREDATEURS

Dans l'étude précédente, nous avons montré que globalement, les prédateurs étaient moins abondants en verger-maraîcher qu'en témoin. Cette plus faible abondance conduirait à une plus faible prédation des ravageurs même si d'autres caractéristiques de la communauté de prédateurs jouent également un rôle dans le taux de prédation (**cf Chapitre 1 – Partie 3**). Cependant, cela n'explique pas les différences de taux de prédation entre ravageurs.

3.4.4.2. LE CHOIX DE LA PROIE DIFFERERAIT ENTRE VERGER-MARAICHER ET TEMOIN

Dans notre étude, les taux de prédation de *Myzus persicae* et de chenilles étaient plus faibles en verger-maraîcher qu'en témoin et celui de *Brevicoryne brassicae* plus élevé.

Tylianakis et Romo (2010) exposent plusieurs traits des ravageurs pouvant influencer leur taux prédation. Le taux de prédation serait plus faible quand 1) la communauté de ravageurs est diversifiée, 2) quand les proies sont distribuées en patches et non agrégées et 3) quand les ravageurs sont abondants. De plus, les comportements anti-prédation et la taille de la proie influencent le taux de prédation des ravageurs **(Stephens and Krebs, 1986**). Ces caractéristiques sont d'autant plus importantes à prendre en compte que **la richesse de la guilde des ravageurs** car le prédateur choisira parmi les membres de cette guilde le ravageur apportant le plus d'énergie avec le moins de d'énergie dépensée (Théorie de l'*Optimal foraging*, **Stephens and Krebs, 1986**). Dans notre étude, plus de 10 espèces de ravageurs ont été notées et plusieurs espèces étaient présentes sur la plupart des choux échantillonnés. Le choix de la proie dépend donc de la combinaison des caractéristiques des proies présentes et du type de prédateur.

Concernant les prédateurs, **on peut se demander si ce sont les mêmes espèces de prédateurs qui sont présentes en verger-maraîcher et en témoin (cf Chapitre 4).** Par exemple, un prédateur ayant besoin de consommer une forte quantité de ravageurs sera plus prompt à s'attaquer à *Brevicoryne brassicae*, regroupé en grande colonies que *Myzus persicae* dont les individus sont plus éparpillés sur le chou. De même, les prédateurs choisissent le plus souvent des proies plus petites qu'eux **(Nentwig and**

Wissel, 1986). On peut se demander si le verger-maraîcher favorise un type de prédateur (ex : une taille particulière) et ainsi a un impact sur le taux de prédation des ravageurs.

3.5. CONCLUSION

Dans cette étude, les différences de valeurs de paramètres entre verger-maraîcher et témoin dépendent des ravageurs. Celles-ci peuvent être expliquées par leur traits écologiques (comme la température et le type de feuilles consommées) et pas les intéractions entre ravageurs. Concernant le taux de prédation, les plus faibles abondances en prédateurs ne permettent pas d'expliquer les différences entre ravageurs. Ainsi, le type de prédateurs présents en verger-maraîcher et en témoin est également à prendre en compte.

4. SYNTHESE DU CHAPITRE

La modélisation mécanistico-statistique nous a permis de faire des hypothèses sur les processus de dynamique des populations de ravageurs à l'origine des différences d'abondances entre types de parcelles. En compilant les informations du modèle, on peut dire que ***M. persicae*** **est plus abondant dans les parcelles en verger-maraîcher** car il y présenterait de **plus fortes reproduction et survie** et une **plus faible prédation** malgré **une plus faible immigration** que dans les parcelles témoins. **Les chenilles seraient également plus abondantes** dans les parcelles en verger-maraîcher grâce à **une plus forte survie** et une **plus faible prédation**. A contrario, ***B. brassicae*** **souffrirait d'une plus forte prédation** dans les vergers-maraîchers, ce qui pourrait expliquer une **plus faible abondance** que dans les parcelles témoins. Pour les autres ravageurs, la distinction entre les différents processus reste difficile (**Fig. 10**).

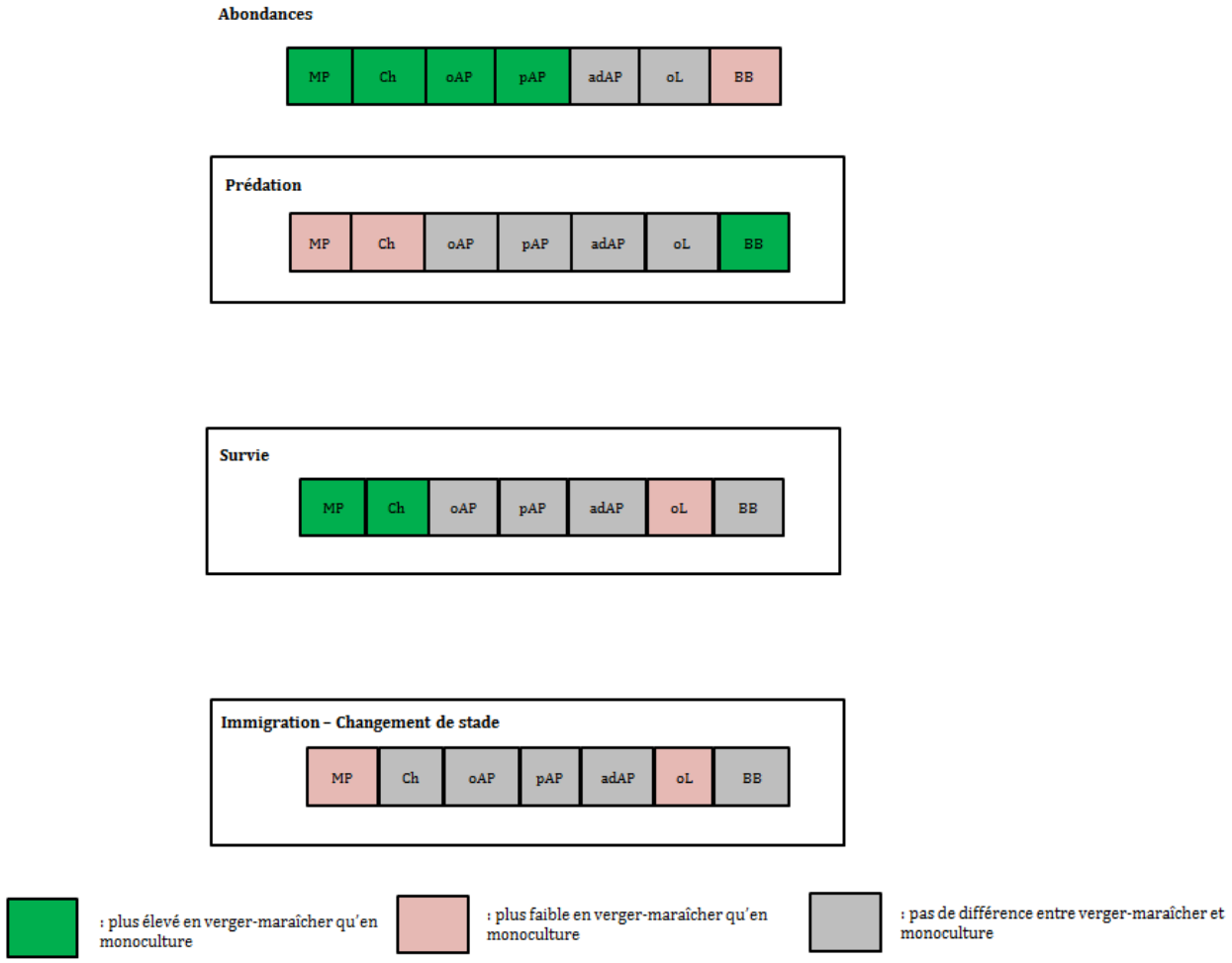


Figure 10. Synthèse des résultats du chapitre 3
(MP : *M.persicae*, Ch: chenilles, oAP : œufs d'aleurodes, pAP :pupariums d'aleurodes, adAP : adultes d'aleurodes, oL :œufs de lépidoptères ; BB : *B.brassicae*)

CHAPITRE 4 : MODIFICATIONS DE LA COMMUNAUTE DE PREDATEURS DU SOL EN VERGER-MARAICHER

1. OBJECTIFS DU CHAPITRE

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que la prédation de *Myzus persicae* et des chenilles était plus faible en verger maraîcher mais que celle de *Brevicoryne brassicae* y était plus élevée. L'effet sur la prédation de la culture en verger maraîcher est donc ambivalent.

Dans ce chapitre, nous utilisons une autre approche, basée sur l'étude de la communauté des prédateurs du sol, pour déterminer si le potentiel de prédation serait plus élevé en verger-maraîcher qu'en parcelles témoin. Nous regardons pour cela les caractéristiques des prédateurs dont le lien avec la fonction de prédation a été avéré dans la littérature (**cf chapitre 1-Partie 2**). Une forte complémentarité, des abondances élevées, la présence de groupes taxonomiques ou fonctionnels fortement consommateurs de ravageurs, des interactions entre prédateurs globalement positives (les synergies plutôt que les antagonismes et notamment, une faible prédation intraguilde) et des prédateurs concentrés sur les ravageurs (faible dilution par les proies alternatives), rendraient cette communauté à même d'exercer une forte prédation et d'être « efficace » dans la régulation des ravageurs **(Casula et al., 2006; Duffy et al., 2007; Greenop et al., 2018; Losey and Denno, 1998**). Nous cherchons à savoir si la communauté de prédateurs en verger-maraîcher possède ces caractéristiques. Nous utilisons deux approches : 1) la caractérisation de la communauté par des indices taxonomiques et fonctionnels et 2) l'analyse du lien entre l'identité d'une espèce ou la valeur d'un trait et la fonction de prédation. Ces deux approches constituent les deux parties de ce chapitre. Les indices seront utilisés pour tenter de mettre en évidence la complémentarité, l'effet-densité, les synergies et la prédation intraguilde en verger-maraîcher et en témoin. La présence de groupes fonctionnels et taxonomiques clés de voûte dans la fonction de prédation (l'augmentant ou la diminuant) seront mises en évidence en utilisant la relation entre présence de ces groupes et présence de prédation de proies sentinelles (**Figure 1**). L'analyse de contenus stomacaux permet enfin de chercher les espèces consommant les ravageurs des choux, les ravageurs des pommiers ou les deux à la fois. Nous nous focaliserons sur la communauté de prédateurs du sol.

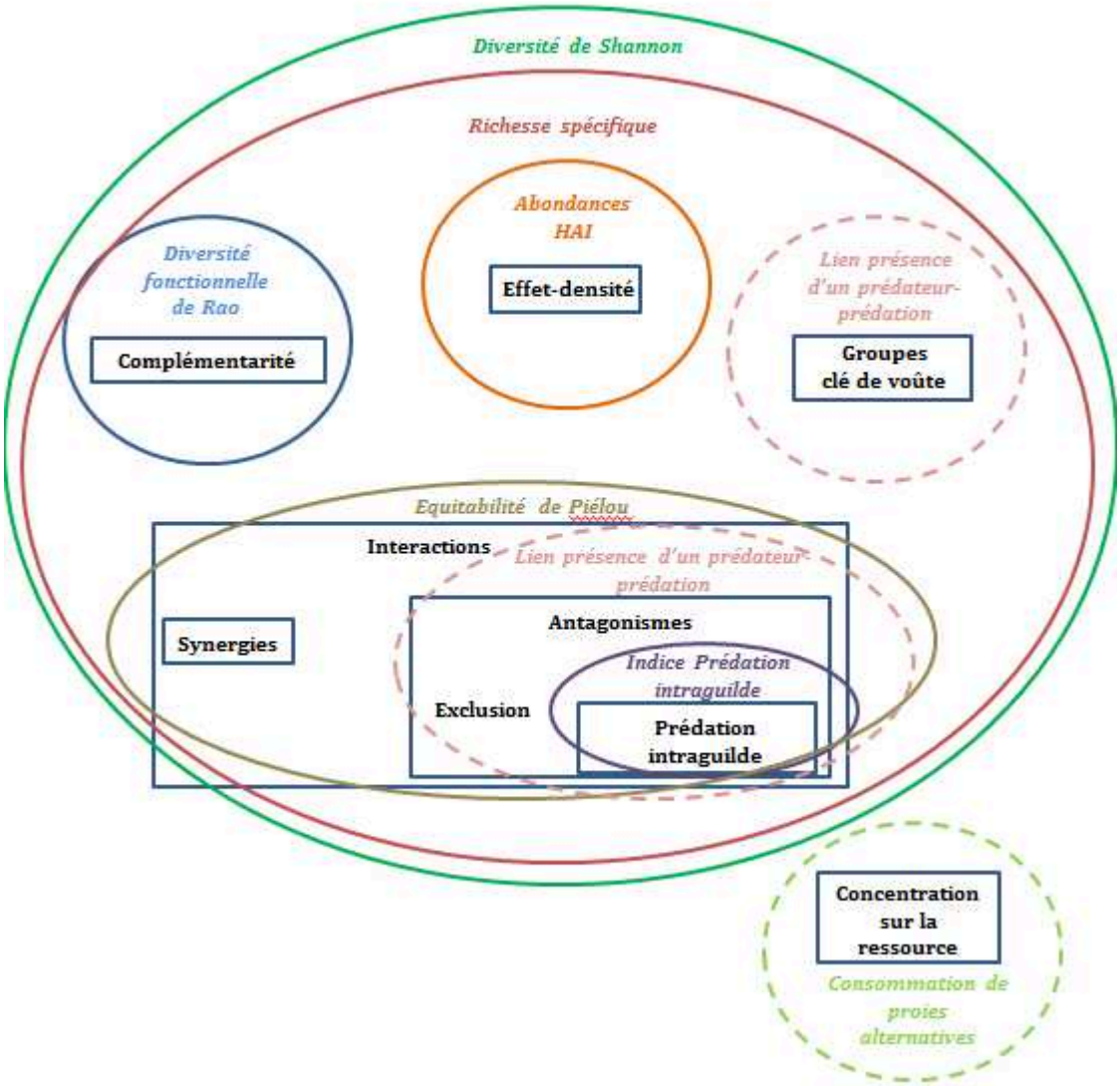


Figure 1. Caractéristiques de la communauté de prédateurs agissant sur la prédation et méthodes pour les estimer. Les mécanismes sont encadrés. La ligne pleine correspond à l'utilisation d'indices (partie 2) et la ligne pointillée à l'utilisation du lien entre abondance en espèces et prédation (partie 3).

2. LA CARACTERISATION DE LA COMMUNAUTE PAR DES INDICES TAXONOMIQUES ET FONCTIONNELS

Le manuscrit composant cette partie s'appuie sur l'utilisation d'indices taxonomiques et fonctionnels (**Tableau 1**).

Approche	Indice	Définition	Mécanismes pris en compte	Bibliographie
Taxonomique	HAI (High Abundance Index)	Proportion d'espèces dont l'abondance est plus élevée dans l'habitat étudié que dans l'habitat de référence	Effet-densité découlant de la redondance fonctionnelle	**Jaunatre et al., 2012**
	Richesse spécifique	Nombre d'espèces	Effet-densité Complémentarité Interactions Espèces-Traits clés de voûte	**Griffin et al., 2013**
	Equitabilité (Piélou J)	La répartition des individus entre les espèces	Interactions globalement positives	**Crowder et al., 2010**
	Diversité (Shannon H)	Nombre d'espèces présentes dans un habitat et la répartition des individus entre elles	Complémentarité Interactions Espèces-Traits clés de voûte	Hypothèses à partir de **Crowder et al., 2010** Et **Griffin et al., 2013**
Fonctionnelle	Prédation intraguilde	Postulat : un prédateur de grande taille est plus à même de consommer un prédateur de plus petite taille qu'un prédateur de taille identique. Indice: ratio entre la taille du plus gros prédateur et celle du plus petit.	Prédation intraguilde	**Greenop et al., 2018**
	Diversité fonctionnelle de Rao (avec la distance de Gower)	Mesure de la distance entre les niches écologiques occupées par les prédateurs	Complémentarité	**Greenop et al., 2018**

Tableau 1. Description des indices utilisés pour caractériser la communauté de prédateur

Manuscrit :

LE VERGER-MARAICHER PROMEUT-T-IL UNE COMMUNAUTE DE PREDATEURS PLUS EFFICACE DANS LA REGULATION DES RAVAGEURS DES CULTURES QU'UNE MONOCULTURE MARAICHERE ?

RESUME

La prédation des ravageurs par leurs prédateurs naturels est influencée par certaines caractéristiques de la communauté des prédateurs et parmi elles, la richesse spécifique, l'équitabilité, la complémentarité, les abondances, les interactions entre prédateurs (dont la prédation intraguilde). Ces caractéristiques seraient différentes selon l'habitat étudié. L'objectif de cette étude est donc de déterminer si celles-ci diffèrent en verger-maraîcher et en monoculture maraîchère. Les arthropodes prédateurs du sol ont été échantillonnés par piégeage Barber lors de trois sessions sur une saison de culture dans des parcelles expérimentales associant pommiers et choux, et dans des parcelles témoins en monoculture de choux. Les espèces dominantes (présentes dans plus de 5% des pièges) dans les deux types de parcelles, étaient les fourmis *Lasius grandis* et *Messor structor* et les araignées-loups *Pardosa proxima* et *Pardosa hortensis*. L'anthicidae *Leptaleus rodriguesi* était également une espèce dominante en témoin. Une analyse exploratoire par ACP indique que les communautés des vergers-maraîchers et des parcelles témoins en monoculture sont différenciées sur la base de leur composition taxonomique mais pas sur celle des traits des espèces. Sur l'ensemble de la saison, 20% des espèces étaient plus abondantes en témoin qu'en verger-maraîcher. La richesse spécifique, l'équitabilité de Piélou et la diversité de Shannon sont également plus faibles en verger-maraîcher. La complémentarité fonctionnelle et la prédation intraguilde ne diffèrent pas entre les deux types de parcelles. Les différences sont globalement plus fortes en fin de saison. Ces plus faibles valeurs d'indices mesurés au niveau des légumes en verger-maraîcher indiquent que le potentiel de prédation de ces communautés est plus faible en verger-maraîcher qu'en monoculture maraîchère. Ce résultat est peut-être en partie dû à un effet de dilution des prédateurs (plus de proies alternatives en verger-maraîcher), à l'échelle temporelle étudiée (une saison de culture) et/ou au faible niveau de complexité de la parcelle (deux espèces cultivées).

2.1. INTRODUCTION

Le **contrôle biologique par conservation** vise à la régulation des ravageurs en favorisant leurs prédateurs et parasitoïdes naturellement présents sur la parcelle **(Ehler, 1998)**. L'étude de la régulation des ravageurs passe par celle du **réseau trophique** centré sur les ravageurs, prenant en compte les ennemis naturels et la plante cultivée. L'effet des ennemis naturels sur les ravageurs correspond à la **prédation** (dont le parasitisme) et est une régulation descendante, ou ***top-down***. La régulation dépend également de l'effet ***bottom-up*** c'est-à-dire de l'effet de la plante-hôte (la culture maraîchère), et des autres plantes de la parcelle, sur la population de ravageurs (défenses, dilution et attraction-répulsion **Ratnadass et al., 2012**). La compétition entre ravageurs, si plusieurs espèces sont présentes, peut également affecter l'abondance des ravageurs (**Jaworski et al., 2015**). Les **techniques agroécologiques** cherchent à combiner l'utilisation des effets *top-down* et *bottom-up*. Concernant l'effet *top down*,

certaines caractéristiques de la communauté de prédateurs sont liées à un plus fort taux de prédation. En effet, une communauté présentant des espèces complémentaires (**Greenop et al., 2018**), de fortes abondances (**Casula et al., 2006**), des individus grands consommateurs de ravageurs **(Rusch et al., 2015; Straub and Snyder, 2006**) et dont les interactions de facilitation entre prédateurs sont plus fréquentes que les antagonismes (prédation intraguilde et phénomènes d'exclusion, **Losey and Denno, 1998; Symondson, 2002**), est susceptible de mieux réguler les populations de ravageurs qu'une communauté n'en étant pas pourvue.

Pour déterminer ces caractéristiques liées au taux de prédation, on peut utiliser des indices appartenant à l'approche taxonomique ou à l'approche fonctionnelle. Au sein de l'approche taxonomique, la **richesse spécifique** (**Griffin et al., 2013**), l'**équitabilité** (**Crowder et al., 2010**) et les **fortes abondances** (**Casula et al., 2006**) augmentent le taux de prédation. Ces mesures sont relativement faciles à mettre en œuvre car elles ne reposent que sur l'identification des espèces mais leur limite principale est le fait que les mécanismes restent difficilement identifiables. En effet, l'augmentation du taux de prédation avec la richesse spécifique peut indiquer soit une augmentation du nombre d'espèces grandes consommatrices de ravageurs (effet d'échantillonnage **Duffy et al., 2007**), soit une plus grande complémentarité des espèces, soit la diminution d'interactions négatives entre prédateurs, soit l'augmentation des synergies ou tout ou une partie de ces mécanismes à la fois (**Griffin et al., 2013**). L'équitabilité est basée sur la contribution de chaque espèce à l'abondance totale. Elle est maximale lorsque toutes les espèces sont équiprobables. Une communauté plus équitable résulterait de la coexistence entre les espèces, dont les interactions seraient globalement positives ou neutres. Mais ici aussi, on ne peut pas savoir si ce sont les antagonismes qui sont freinés ou les synergies qui sont encouragées **(Hillebrand et al., 2008**). Les indices de diversité (comme l'indice de Shannon) combinent la richesse spécifique et l'équitabilité.
L'approche fonctionnelle permet quant à elle d'identifier les mécanismes. Elle est néanmoins plus difficile à entreprendre que l'approche taxonomique car les données nécessaires liées à la biologie des espèces ne sont pas toujours disponibles. La complémentarité est mesurée grâce à un indice de diversité fonctionnelle. **Greenop et al., 2018** ont mis en évidence que cette dernière était la variable la plus importante pour l'augmentation du contrôle biologique. Pour calculer la diversité fonctionnelle, ils utilisent des **traits écologiques** correspondant à la caractérisation de l'habitat du prédateur comme la strate occupée (sol uniquement, sol et strate herbacée, sol et strate arborée, les trois strates), l'humidité du milieu (sec ou humide, les deux), l'ouverture du milieu (fermé ou ouvert, les deux), et de la chasse comme l'étendue du régime alimentaire (omnivore, carnivore, spécialiste d'un ravageur) et la technique de chasse (chasse active ou passive).
Cette étude propose également un indice pour caractériser le risque de prédation intraguilde, indépendamment des autres mécanismes. La prédation intraguilde apparaît lorsqu'un prédateur devient la proie d'un autre prédateur. Pour résumer ce risque, on peut se focaliser sur le rapport entre la taille du plus grand prédateur et celle du plus petit (Size difference dans **Greenop et al., 2018**).

A la lumière de ces indices, les communautés de prédateurs les plus efficaces pour la régulation des ravageurs seraient celles qui présenteraient une plus grande richesse spécifique, une plus grande diversité, une plus grande équitabilité, une plus grande diversité fonctionnelle et un plus faible indice de prédation intraguilde. Comme les prédateurs sont susceptibles d'effectuer des distances de plusieurs mètres, ils peuvent

donc chasser sur l'ensemble de la parcelle (**Lavandero et al., 2004; Lefebvre et al., 2017**). Ainsi, les indices d'abondance, de richesse spécifique, d'équitabilité, de diversité et de complémentarité fonctionnelle peuvent être calculés à l'échelle de la parcelle. Par contre, la prédation intra-guilde devrait être estimée, au minimum, au niveau de la zone de rencontre entre les prédateurs donc à l'échelle du piège. **Greenop et al., 2016** calculent cet indice à petite échelle car ils ne s'appuient que sur des études en micro ou mésocosmes.

La diversification végétale intra-parcellaire, c'est à dire l'association sur une même parcelle de différentes espèces ou variétés de plantes, devrait conduire à des valeurs d'indices plus élevées car la diversité floristique, en augmentant le nombre de refuges, de proies alternatives et de niches microclimatiques disponibles, favoriserait une communauté d'ennemis naturels plus abondante et plus diversifiée (**Russell, 1989; Sunderland et Samu, 2000; Ratnadass et al., 2012**). Cependant la diversification végétale ne garantit pas toujours un niveau de prédation des ravageurs plus élevé (**Andow et al., 1991 ; Russell et al., 1989 ; Pumarino et al., 2015**). Une raison possible est que les caractéristiques de la communauté de prédateurs ne soient pas favorables à un niveau de prédation plus élevé.
Dans cette étude nous considèrerons cette question pour un type particulier de diversification végétale associant arbres fruitiers et légumes : le **verger-maraîcher**.

Nous nous sommes focalisés sur les prédateurs du sol et nous avons choisi six indices taxonomiques ou fonctionnels reflétant des caractéristiques de la communauté de prédateurs liées au contrôle biologique par conservation. Nous avons comparé ces valeurs entre deux parcelles expérimentales en verger-maraîcher simplifié composées chacune d'une espèce d'arbre fruitier et d'une espèce de légume (association pommiers-choux) et deux parcelles en monoculture (choux uniquement) en début, milieu et fin de saison sur une année.

2.2. MATERIELS ET METHODES

2.2.1. PARCELLES EXPERIMENTALES

Quatre parcelles expérimentales ont été mises en place sur le domaine de l'INRA d'Avignon (43°54'55.3"N 4°52'42.2"E, Sud-Est de la France) : deux parcelles en verger-maraîcher et deux parcelles « témoin » en monoculture de légumes (**Annexe A**). Le climat est méditerranéen avec en moyenne mensuelle (± sd) des précipitations de 33,6 ± 19,00 mm, une température de 17,56 ± 6,12 °C et un vent de 2,46 ± 0,23 $m.s^{-1}$ durant la période d'étude (Source : plateforme INRA CLIMATIK, station météorologique située à moins de 500 m du site d'étude). Les parcelles en verger-maraîcher correspondent à deux lignes de choux plantés dans un inter-rang de vergers de pommiers et celles témoins correspondent à deux lignes de choux uniquement. Deux variétés de choux ont été plantées en alternance : le chou brocoli *Belstar* et le chou pointu *Poët*. Chacune des parcelles en verger-maraîcher est associée à une parcelle témoin et ces deux parcelles étaient distantes d'une vingtaine de mètres. Chaque paire est ensuite appelée « bloc ». La distance entre blocs est de 250m environ.
Les parcelles en verger-maraîcher ont été mises en place au sein de deux vergers existants. Le verger du bloc A a été mis en place en 2004 et contient 6 lignes de 48 pommiers *Ariane*. L'inter-rang est de 4m. La parcelle se trouve dans un inter-rang central du verger, comportant deux lignes de choux, distantes de 80 cm. Les plants

mesuraient une dizaine de centimètres (âgées de 2 mois) lorsqu'ils furent plantés. La distance entre la ligne d'arbres et la ligne de choux la plus proche est de 50cm. Sur une ligne, les choux sont distants de 70cm avec en alternance, un brocoli et un pointu. La parcelle comporte au total 238 choux. Le verger du bloc G a été mis en place en 1996 et est composé de dix lignes de 24 pommiers Granny ou Gala (cinq lignes par variété). Les lignes d'arbres sont également espacées de 4 m. La parcelle a été mise en place de la même façon que celle du bloc A. La seule différence est qu'elle occupe deux inter-rangs. Au total, elle présente 216 choux. Les parcelles témoins comporte 102 et 69 choux par ligne respectivement pour le bloc A et le bloc G. Comme pour les parcelles en verger-maraîcher, les lignes de choux sont espacées de 80 cm et, sur une même ligne, les choux sont distants de 80 cm. Les parcelles sont irriguées par aspersion de 70 cm de hauteur. 50 g de fumier de mouton (OvinAlp ® Terres et Traditions) ont été apportés à chaque plant lors de la plantation. Aucun insecticide chimique n'a été utilisé. Les plantes adventices ont été arrachées à la main.

2.2.2. PIEGEAGE DES PREDATEURS

Les prédateurs ont été capturés à l'aide de pièges Barber à sec, laissés pendant 24h. Ils contenaient quelques pierres et feuilles pour limiter la prédation intra-guilde au sein même du piège. Le piégeage Barber est une mesure d'activité-densité. Chaque parcelle a été divisée en deux parties et chacune d'elles a été sous-divisée en trois microparcelles. Une microparcelle par partie a été choisie au hasard. 8 choux par microparcelle ont été choisis au hasard, répartis de manière égale entre les deux variétés de choux et les deux lignes, soit 16 choux par parcelle. Pour chacun des choux choisis, un piège Barber de 5,4 cm de diamètre et 10,5 cm de profondeur, a été mis en place à 10 cm du chou sur la ligne, soit 32 pièges par type de parcelle pour chaque session. Pour chaque session, les choux ont été choisis de nouveau au hasard, en alternant les microparcelles utilisées. Trois sessions ont été effectuées en Avril, Mai et Juin 2016. Les prédateurs ont été conservés à -20°C puis séparés dans un tube Eppendorf individuel avec de alcool à 90°.

2.2.3. TAXONOMIE

Les Coléoptères, les Araignées et les Dermaptères ont été identifiés jusqu'à l'espèce quand cela était possible. Les Opilions et les Chilopodes ont été regroupés à ces niveaux taxonomiques. L'identification des coléoptères est basée sur la clé de la Faune de France (**Jeannel and Coulon, 2011**). La clé de *Spiders of Europe* et le site Les araignées de Belgique et de France ont été utilisés pour l'identification des araignées. Les fourmis ont été identifiées grâce aux clés **Blatrix et Lebas, 2013** et **Lebas, 2016**. Les Dermaptères ont été identifiés avec la clé de **Thilliez, 1992**.

2.2.4. MESURE DE LA TAILLE DES PREDATEURS

Les prédateurs ont été pris en photo avec un Panasonic Lumix DMC-TZ7 ou un Ricoh WG-30, immergés dans l'alcool à 90° avec une échelle, puis ont été mesurés longitudinalement du labre à l'extrémité de l'abdomen, avec le logiciel Image J.

2.2.5. RECUEIL DES TRAITS ECOLOGIQUES

Les valeurs des traits écologiques ont été recueillies par espèce, dans la littérature et sur avis des experts de l'AsFrA (Association Française d'Arachnologie). Les traits choisis sont la strate occupée (sol uniquement, sol et herbacée, sol et arborée, les trois),

humidité du milieu (sec ou humide, les deux), l'ouverture du milieu (fermé ou ouvert, les deux), et liés à la chasse comme l'étendue du régime alimentaire (omnivore, carnivore) et la stratégie de chasse (chasse à courre, chasse avec piège et chasse à l'affût ou deux d'entre-elles ; **cf Annexe A en fin de thèse**).

2.2.6. CALCULS DES INDICES ET ANALYSES STATISTIQUES

Le calcul des indices et les analyses statistiques ont été effectués avec le logiciel R 3.5.1.
Les indices d'abondance ont été calculés à l'échelle de la parcelle pour une session donnée, en sommant les activités-densités mesurées dans les pièges. Le High Abundance Index estime la proportion d'espèces dont l'abondance est plus forte dans l'habitat étudié comparé à l'habitat témoin (**Jaunatre et al., 2013**). Nous avons calculé le HAI pour des abondances supérieures en verger-maraîcher et également pour des abondances supérieures en témoin. Ces deux indices ne sont pas réciproques car les abondances peuvent être égales entre les deux types de parcelles.
La richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon et l'indice d'équitabilité de Piélou ont également été calculés. Pour l'indice de complémentarité fonctionnelle, nous avons choisi d'utiliser l'indice de Rao et la distance de Gower, celle-ci prenant en compte les données manquantes (**Botta-Dukát, 2005**). L'équitabilité de Piélou et la diversité de Shannon ont été calculées avec le package *vegan*. Nous avons utilisé la fonction *melodic* de **Bello et al., 2017**pour calculer la diversité fonctionnelle de Rao.
L'indice de prédation intraguilde correspond au rapport entre la taille du plus grand prédateur et celle du plus petit (**Greenop et al., 2018**). Pour que ces deux prédateurs soient réellement susceptibles de se rencontrer (ce qui n'est pas le cas quand ils sont observés à deux endroits différents de la parcelle), nous avons calculé l'indice de prédation intraguilde pour chaque piège puis nous avons utilisé la moyenne pour chaque parcelle à une session donnée. Cependant, les espèces diurnes et nocturnes ne sont pas séparées. Pour toutes ces analyses, nous avons converti les activités-densités des fourmis en occurrence (présence –absence) car le comportement colonial des fourmis ne permet pas de considérer les individus comme indépendants les uns des autres.

Les communautés des deux types de parcelles ont tout d'abord été comparées qualitativement grâce à deux ACP réalisées d'une part sur les activités-densités par espèce et d'autre part sur les sommes d'activités densités par valeur de trait. Les matrices analysées comportaient 12 lignes correspondant à chaque parcelle à une session donnée et autant de colonnes que d'espèces ou de valeurs de traits. Les types de parcelles ont ensuite été projetés sur les nuages de points représentés sur le plan des deux premiers axes de l'ACP.
Pour comparer les valeurs des indices (HAI, la richesse spécifique, l'indice de Shannon, de Piélou, de diversité fonctionnelle et de prédation intra-guilde) entre les deux types de parcelles, nous avons utilisé un test par permutations. Pour tous les indices sauf le HAI, le test a été conduit sur la différence de valeur d'indice entre les deux types de parcelles. La distribution empirique sous H0 (pas de différence entre les types de parcelles) a été construite par permutation des valeurs d'indices entre types de parcelles au sein d'un bloc. La valeur observée de la différence a été ensuite positionnée dans cette distribution pour déterminer la valeur de test. Cette démarche est détaillée ci-dessous :

- Calcul de la différence de valeurs d'un indice entre verger-maraîcher et témoin (Δ observée)

La différence de valeur d'un indice telle que :

$$\Delta = I(VM)j,k - I(T)j,k$$

avec Δ, la différence (VM pour verger-maraîcher et T pour témoin), I l'indice donné, j le bloc et k la session. On calcule la différence pour chaque paire VM-T pour un bloc et une session donnée.

- Calcul de la distribution de l'indice sous H0 par bootstrap

On détermine de manière aléatoire, deux lots de 16 pièges parmi les 32 pièges échantillonnés dans un bloc à une session. On attribue chaque lot à un type de parcelle puis on calcule l'indice pour les deux lots de 16 pièges. On calcule ensuite la différence Δ. On recommence cette procédure 1000 fois pour établir la distribution H0 de la différence entre les deux types de parcelle.

- Comparaisons des valeurs de δ observées aux valeurs issues du bootstrap

A partir de cette distribution, on calcule la p-value du test bilatéral.

Le même schéma d'analyse a été utilisé pour le HAI sauf que celui-ci étant déjà basé sur une comparaison des deux types de parcelles, la distribution sous H0 a été construite pour l'indice lui-même et non sur une différence de valeur entre deux indices.
Cette analyse a été effectuée par bloc à une session donnée puis blocs et sessions confondus. Pour cette dernière analyse, la moyenne des Δ des différents blocs et sessions a été utilisée.

2.3. Resultats

2.3.1. Comparaisons des communautes entre les deux types de parcelles

2.3.1.1. Description des communautes

288 prédateurs ont été piégés et identifiés en verger-maraîcher et 287 en témoin[3], correspondant à 85 taxons au total dont 30 ont été trouvés dans les deux types de parcelles. Les 53 espèces trouvées dans un seul type de parcelle étaient généralement représentées par un seul individu (38 taxons). 25% des valeurs de traits n'ont pas été renseignées.

[3] Ce résultat semble aller à l'encontre de celui du Chapitre 1-Partie 1 mais cela peut être expliqué par 1) le fait que les individus identifiés correspondent à trois sessions d'échantillonnage et ceux du Ch. 1 à 6 sessions et 2) certains individus appartenant à des espèces ne consommant pas les ravageurs du chou (ex: les *Zodaridae*), ont été éliminés des présentes analyses.

Groupe taxonomique	Espèce	Code	Verger-maraîcher	Témoin
Araignées	*Agelinidae sp.*	Agsp	0	1
	Agyneta innotabilis	Agin	0	1
	Agyneta rurestris	Agru	5	1
	Asagena italica	Asit	1	0
	Chalcoscirtus infimus	Chin	0	1
	Civizelotes civicus	Cici	1	0
	Diplocephalus cristatus	Dicr	1	0
	Diplocephalus graecus	Digr	8	4
	Diplostyla concolor	Dico	5	3
	Erigone dentipalpis	Erde	2	0
	Gnaphosa alacris	Gnal	1	3
	Gnaphosa lucifuga	Gnlu	1	1
	Gnaphosa spp.	Gnaphosasp	1	0
	Gnaphosidae spp.	Gnaphosidaesp	3	11
	Hahniidae spp.	Hahsp	1	0
	Heser nilicola	Heni	0	3
	Improphantes improbulus	Imim	1	0
	Linyphiidae sp.	Lisp	15	5
	Lycosidae sp.	Lysp	24	9
	Nurscia albomaculata	Nual	1	6
	Oxiopes lineatus	Oxli	1	0
	Pachygnatha degeeri	Pade	2	0
	Pardosa agrestis	Paag	0	14
	Pardosa hortensis	Paho	66	23
	Pardosa proxima	Papr	58	37
	Pardosa sp.	Pasp	9	11
	Pardosa vittata	Pavi	1	0
	Pelecopsidis parallela	Pepa	1	0
	Pisaura mirabilis	Pimi	1	0
	Setaphis carmeli	Seca	0	6
	Setaphis spp.	Sesp	0	1
	Tetragnathidae spp.	Tetragsp	0	1
	Thanatus vulgaris	Thvu	0	3
	Theridiidae spp.	Thsp	0	1
	Trachyzelotes barbatus	Trba	3	8
	Trachyzelotes fuscipes	Trfu	2	7
	Trachyzelotes holosericus	Trho	1	0
	Trichoncoides piscator	Trpi	1	2

Groupe taxonomique	Espèce	Code	Verger-maraîcher	Témoin
Araignées suite	*Trochosa hispanica*	Trhi	3	1
	Trochosa ruricola	Trru	2	1
	Trochosa spp.	Trsp	1	0
	Xerolycosa miniata	Xemi	1	0
	Xerolycosa nemoralis	Xene	1	0
	Xysticus acerbus	Xyac	0	1
	Xysticus kochi	Xyko	0	2
	Zelotes callidus	Zeca	0	1
	Zelotes tenuis	Zete	3	0

Groupe taxonomique	Espèce	Code	Verger-maraîcher	Témoin
Chilopodes	*Chilopoda spp.*	Chsp	7	17
Coléoptères	*Acupalpus meridianus*	Acme	0	1
	Aleocharinae sp.1	Alesp1	1	0
	Aleocharinae sp.2	Alesp2	1	0
	Amara aenea	Amae	1	0
	Anchomenus dorsalis	Ando	1	0
	Anotylus spp	Anosp	2	0
	Anthelephila pedestris	Anpe	1	6
	Anthicus laeviceps	Anla	1	1
	Brachinus elegans	Brel	0	1
	Cicindela germanica	Cige	0	1
	Drusilla canaliculata	Drca	3	1
	Gauropterus fulgidus	Gafu	0	3
	Harpalus affinis	Haaf	1	7
	Harpalus distinguendus	Hadi	3	1
	Leptaleus rodriguesi	Lero	2	26
	Microlestes sp.	Misp	1	6
	Nebria brevicollis	Nebr	1	0
	Poecilus cupreus	Pocu	1	0
	Tachyporus sp	Tachsp	1	0
	Xantholinus sp	Xasp	0	1
Dermaptera	*Euborellia moesta*	Eumo	1	1
	Forficula auricularia	Foau	0	5
	Labia minor	Lami	1	0
Fourmis	*Formica cunicularia*	Focu	1	2
	Formica polyctena	Fopo	0	2
	Hypoponera eduardi	Hyed	4	0
	Lasius grandis	Lagr	6	6
	Lasius niger	Lani	0	1
	Messor structor	Mest	1	2
	Myrmica scabrinodis	Mysc	1	0
	Pheidole pallidula	Phpa	0	4
	Plagiolepis pygmae	Plpy	1	2
	Tapinoma madeirense	Tama	0	2
	Tapinoma nigerrimum	Tani	0	1
	Tapinoma spp.	Tasp	1	0
	Tetramorium spp.	Tetramsp	0	4
Opilions	*Opiliones spp.*	Opsp	15	14

Tableau 1. Somme des activités-densités des espèces par type de parcelle

Trait	Valeur de trait	Verger-maraîcher	Témoin
Humidité	Humide	207	125
	Sec	14	47
	Sec-Humide	11	19
Ouverture de l'habitat	Fermé	173	127
	Ouvert	87	81
	Ouvert-fermé	56	59
Période	diurne	5	1
	diurne-nocturne	289	209
	nocturne	17	21
Régime alimentaire	Carnivore	139	124
	Omnivore	249	242
Strate	Sol	115	90
	Sol-Arbre	90	72
	Sol-Herbe	7	16
	Sol-Herbe-Arbre	18	15
Stratégie de chasse	Chasse à courre *Run and kill*	258	220
	Chasse à courre- Chasse avec piège *Run and kill-Trap strategy*	3	0
	Chasse à l'affût *Sit and wait*	41	25
	Chasse à l'affût - Chasse avec piège *Sit and wait-Trap strategy*	1	0
	Chasse avec piège *Trap strategy*	15	20

Tableau 2. Somme des activités-densités par valeur de traits par type de parcelle (les noms en italique sont ceux indiqués dans les graphes)

Les espèces les plus courantes (plus de 5% des effectifs) étaient globalement les mêmes dans les deux types de parcelles : *Lasius grandis*, *Messor structor*, *Pardosa hortensis*, *Pardosa proxima et les Lycosidae non-identifiées* en verger-maraîcher et *L. grandis*, *L.rodriguesi*, *M. structor*, *P. proxima* et *P. hortensis* en témoin (**Tableau 1 et Figure 1**).

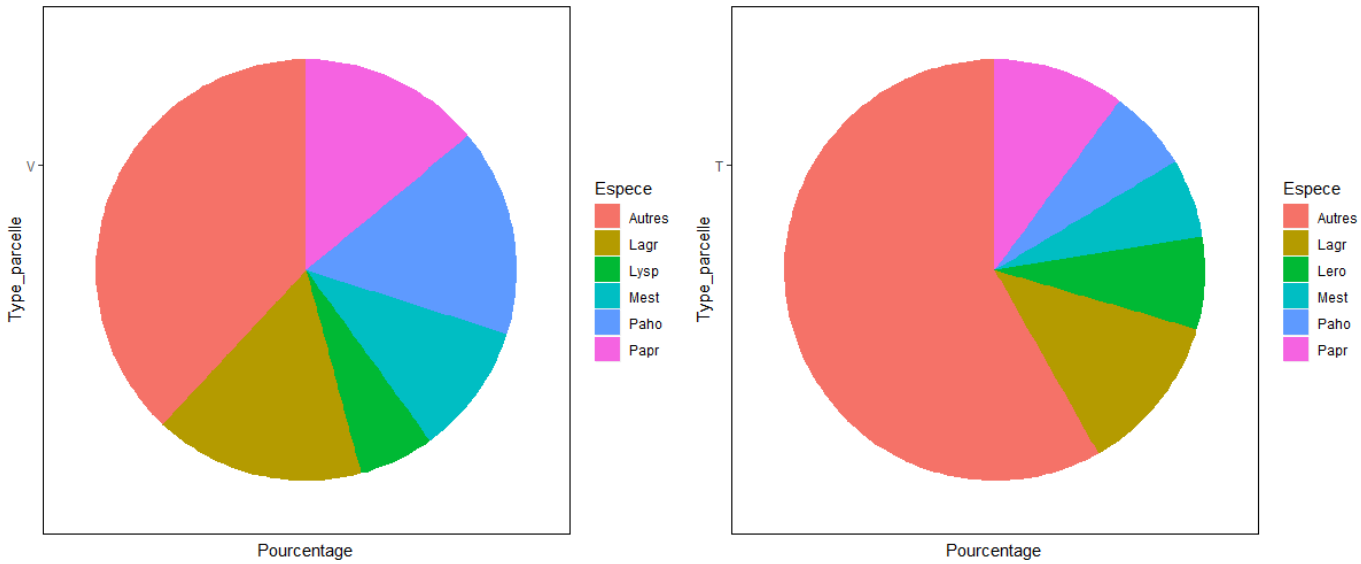


Figure 1. Pourcentages des abondances de chaque espèce de prédateurs en verger-maraîcher (gauche) et témoin (droite ; Lagr : *L.grandis*, Lero: *L.rodriguesi,* Lysp: *Lycosidae* non-identifiées, Mest: *M.structor*, Paho : *P.hortensis*, Papr: *P.proxima*. Les espèces représentant moins de 5% des effectifs ont été regroupées dans la catégorie « Autres ».)

2.3.1.2. Comparaison entre les deux types de parcelles pour les activites-densites par espece

L'ACP sur les activités-densités par espèce permet de bien distinguer les deux types de parcelles. Les deux premières composantes principales expliquent 32% de la variabilité, ce qui est faible. Les espèces présentent toutes une faible contribution (<10%) aux composantes principales. Les abondances les plus corrélées avec la composante principale 1 (chacune contribuant à plus de 4%) sont les araignées *Trachyzelotes barbatus (Trba)*, *Nurscia albomaculata (Nual)*, les fourmis *Formica polyctena (Fopo)* et *Formica cunicularia (Focu)* et les Chilopodes (Chsp) *;* Figure 1 et 2). Pour la composante 2, les abondances ayant la contribution la plus forte (plus de 4%) sont les araignées *Xysticus kochi (Xiko)*, *Setaphis carmelii (Seca)*, les autres espèces de *Gnaphosidae*, les anthicidae *Anthelephila pedestris (Anpe)* et les carabes *Microlestes sp. (Misp).* Les deux types de parcelles sont facilement distinguables. Les parcelles en vergers-maraîchers sont plus proches dans le plan et localisées en bas à gauche du graphe. Les parcelles témoins sont plus étalées et sont situées en haut et à droite du graphe (**Figure 2 et Figure 3**). On remarque que la majorité des espèces sont plus associées aux parcelles témoins. Par contre, les araignées *Agyneta rurestris (Agru)*, *Pachygnatha degeeri (Pade), Linyphiidae sp. (Lisp), Erigone dentipalpis (Erde)* et *Zelotes tenuis (Zete),* les staphylins *Anotylus sp. (Ansp)* et les fourmis *Hypoponera eduardi (Hyed)* sont plus associées aux parcelles en verger-maraîcher.

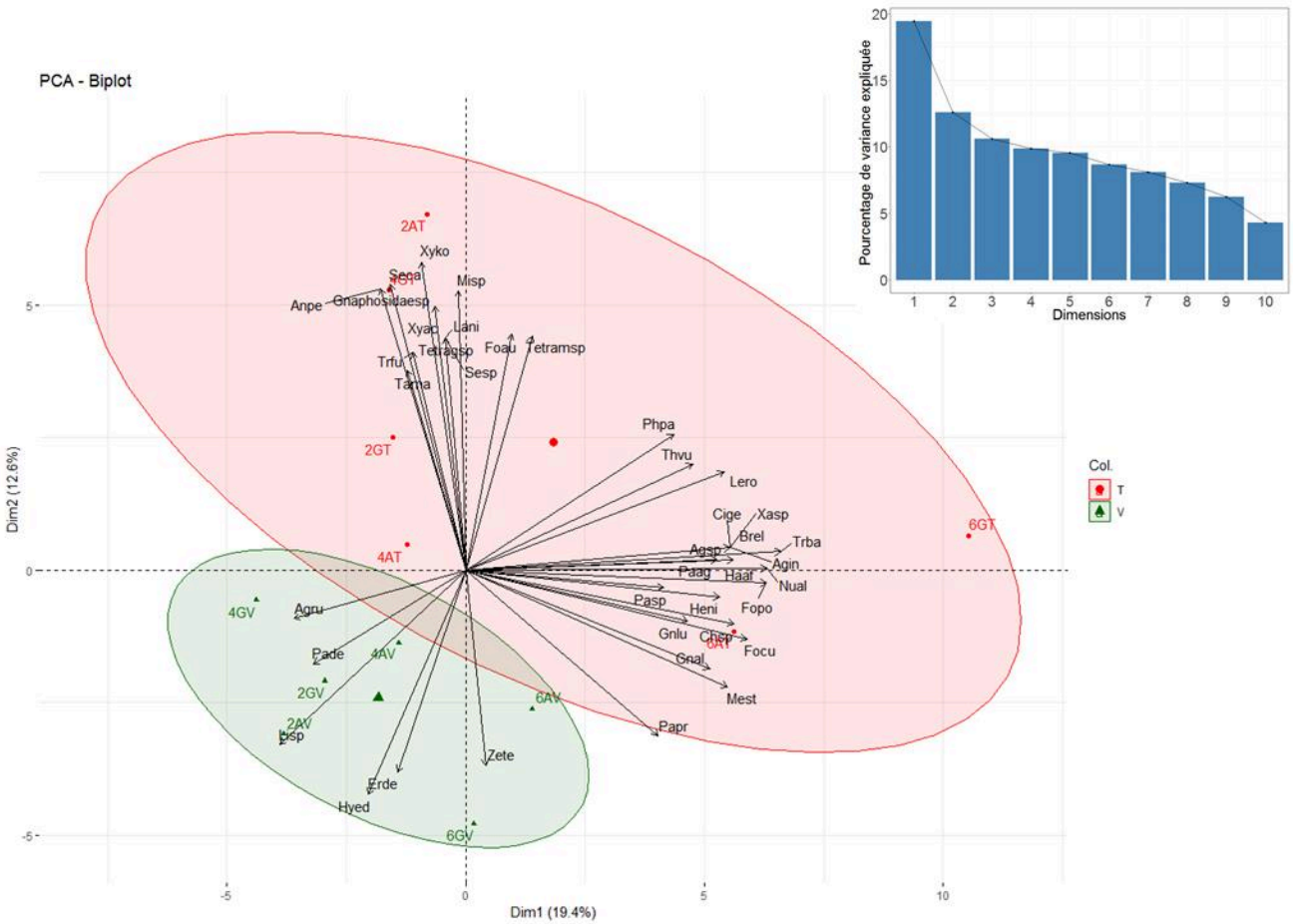


Figure 2. ACP sur les activité-densités par espèce (occurrence pour les fourmis). Les points correspondent aux parcelles à une session donnée. Les flèches indiquent les variables les plus corrélées avec les composantes principales. Les ellipses englobent chacune 75% des points (pour une loi de probabilité normale) des parcelles en verger-maraîcher (verte) et en témoin (rouge). Les chiffres correspondent aux sessions à une session donnée (2 : première session ; 4 : 2e session ; 6 : 3e session). AV et AT sont respectivement les parcelles en verger-maraîcher et témoin du bloc A et GV et GT celles du bloc G. La contribution de chaque dimension est donnée en haut à droite (cf Tableau 1 pour les codes des noms d'espèces).

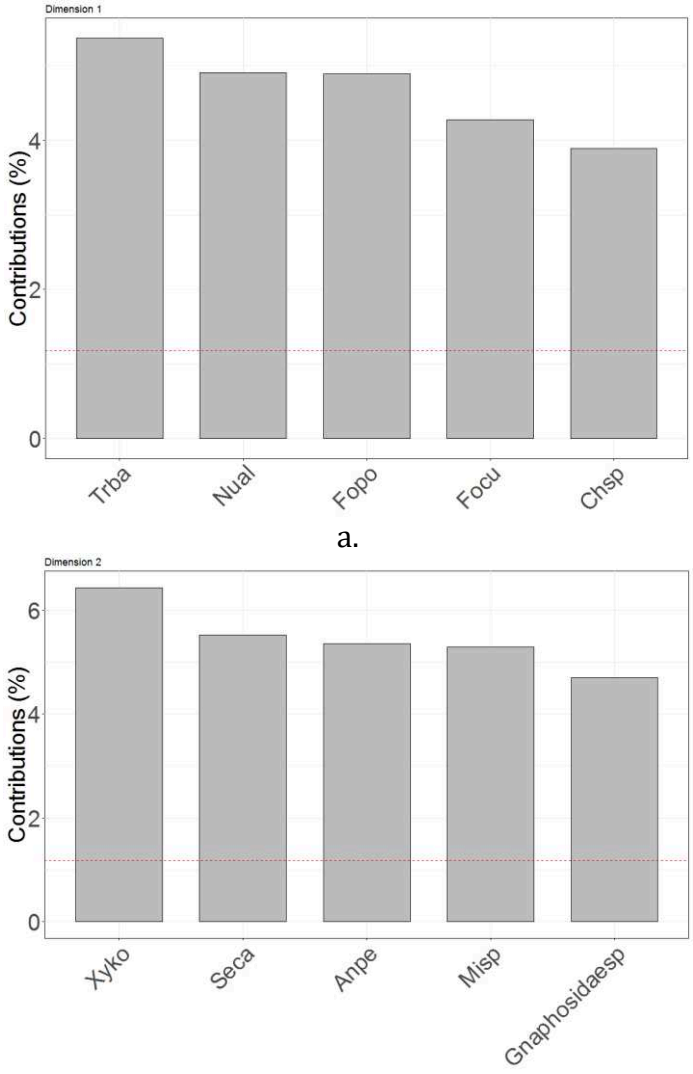


Figure 3. Contributions des espèces à la composante principale 1 (a.) et 2 (b.) de l'ACP sur les activités densités par espèce (Trba : *T. barbatus*, Nual : *N. albomaculata*; Fopo : *F. polyctena*; Focu : *F. cunicularia* ; Chsp : *Chilopoda spp.;* Xyko : *X. kochi* ; Seca : *S. carmelii* ; Anpe : *A. pedestris*; Misp : *M. species*; *Gnaphosidae sp* : autres Gnaphosidae). La ligne rouge en pointillés correspond à la valeur attendue si la contribution des éléments était uniforme.

2.3.1.2. COMPARAISON ENTRE LES TYPES DE PARCELLES BASEE SUR LES TRAITS DES ESPECES

L'ACP sur les activités-densités par trait ne permet pas de distinguer les deux types de parcelles, contrairement à l'ACP sur les espèces. Les deux premières composantes principales de l'ACP basée sur les traits expliquent 64,5% de la variabilité. Le groupe des deux parcelles témoins montre moins de variabilité que celui des parcelles en verger-maraîcher. Les valeurs de traits « chasse à courre », « habitat humide », « omnivorie », « habitat ouvert » et « diurne-nocturne » contribuent à plus de 5% de la composante principale 1 (**Figure 4 et 5**). Concernant la composante 2, ce sont « habitat ouvert et habitat fermé », « chasse avec piège », « chasse à court et chasse avec piège » et « carnivorie » (contribution supérieure à 5% ; **Figure 4 et 6**).

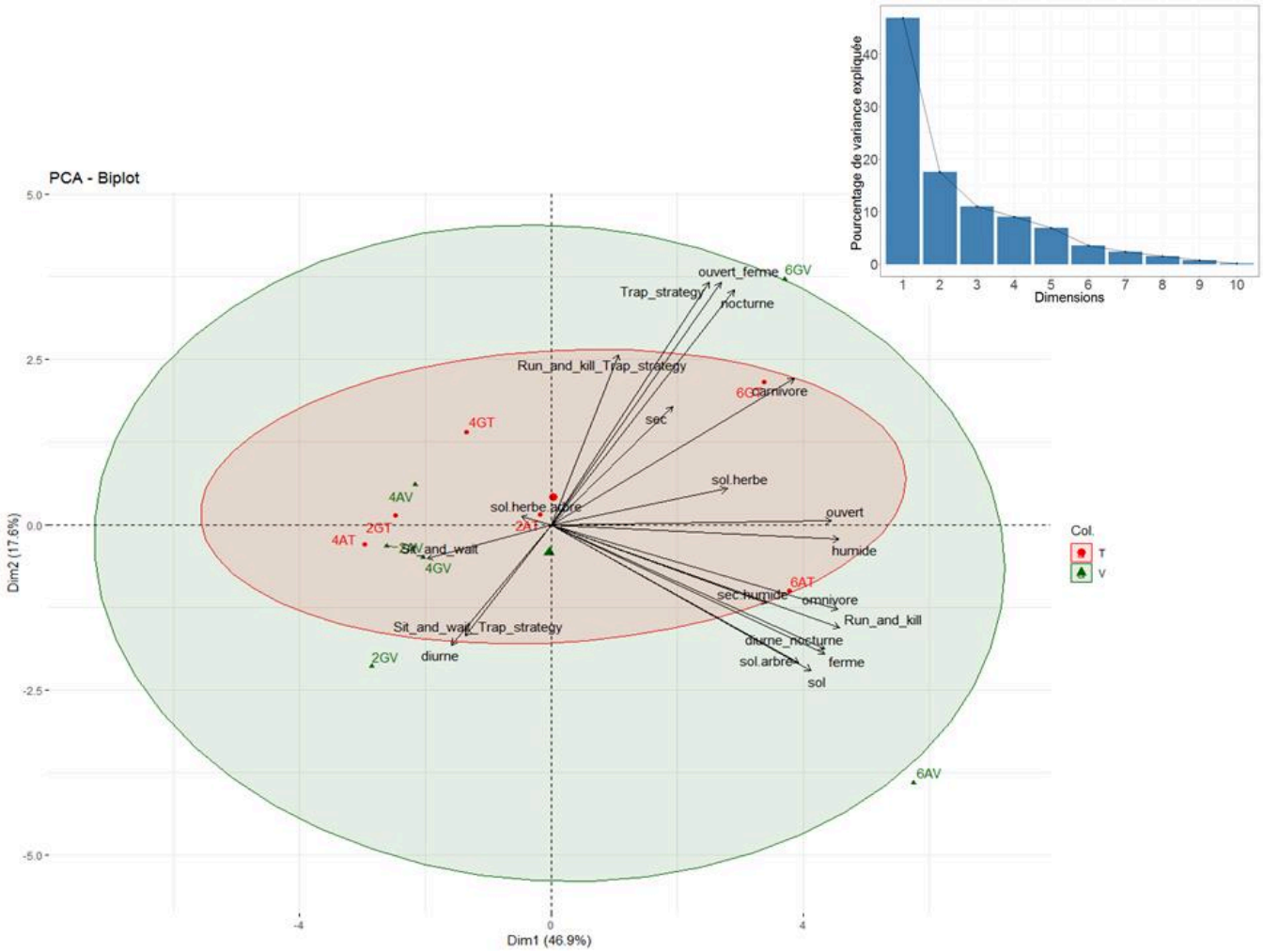


Figure 4. ACP sur les traits écologiques des espèces. Les points correspondent aux parcelles à une session donnée. Les flèches indiquent les variables les plus corrélées avec les composantes principales. Les ellipses englobent chacune 75% des points des parcelles (pour une loi de probabilité normale) en verger-maraîcher (verte) et en témoin (rouge). Les chiffres correspondent aux sessions (2 : première session ; 4 : 2e session ; 6 : 3e session). AV et AT sont respectivement les parcelles en verger-maraîcher et témoin du bloc A et GV et GT celles du bloc G. La contribution de chaque dimension est donnée en haut à droite.

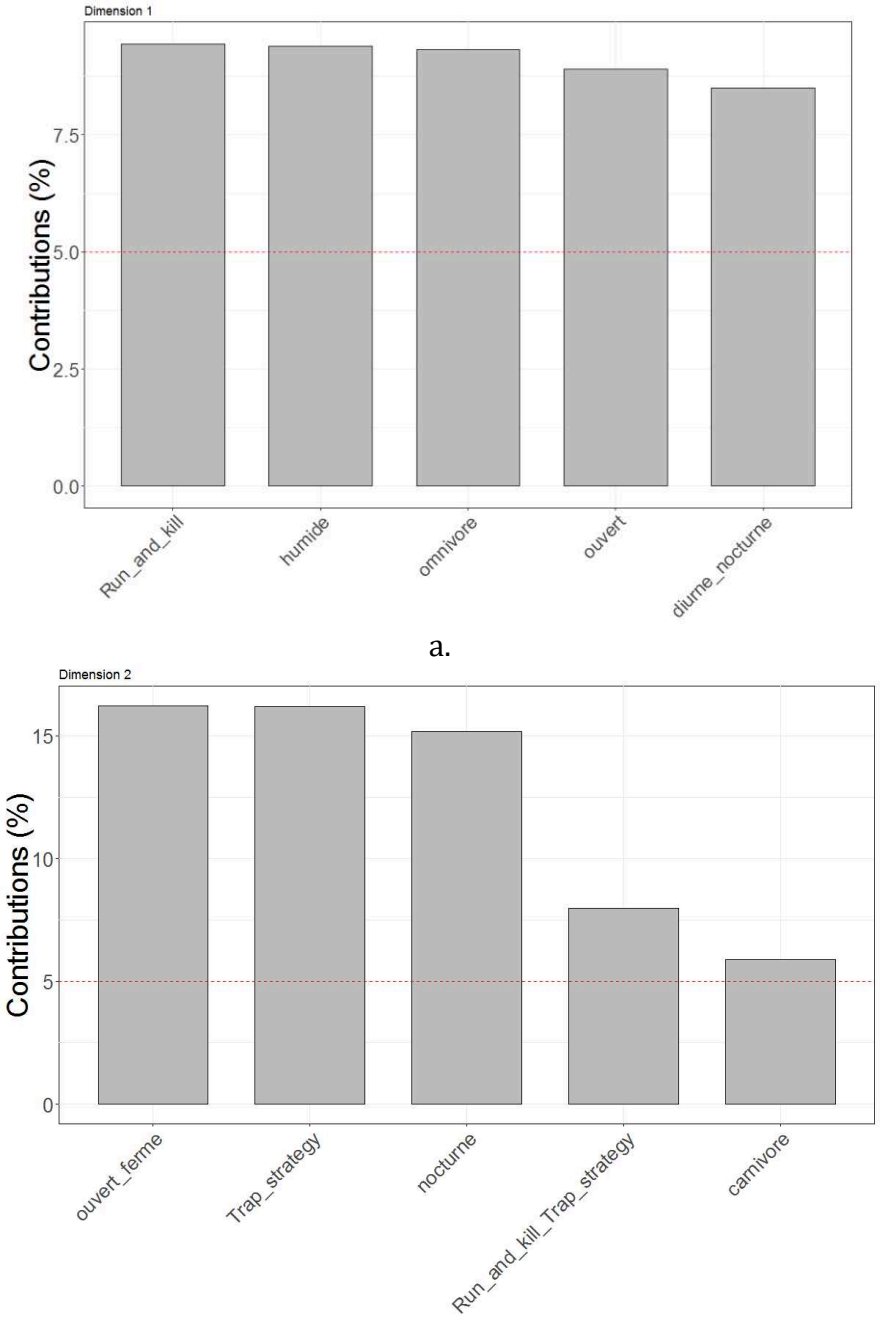


Figure 5. Contributions des valeurs de traits aux composantes principales 1 (a.) et 2 (b.) de l'ACP. La ligne rouge en pointillés correspond à la valeur attendue si la contribution des éléments était uniforme.

3.2. INDICES CARACTERISANT LA GUILDE DE PREDATEURS

Les valeurs moyennes par parcelle à une session donnée pour l'ensemble de la saison, sont données dans le **tableau 2**.

Caractéristique	Indice	Saison entière		
		Verger-maraîcher	Témoin	p-value
Abondances supérieures en verger-maraîcher	HAI V	0,15 (±0,012)		0,07
Abondances supérieures en témoin	**HAI T**	**0,2(±0,02)**		**0,006**
Nombre d'espèces	RS	17,5 (1,12)	21,5 (2,36)	0,009
Diversité de Shannon	**H**	**2,36 (0,21)**	**2,75 (0,07)**	**<0,001**
Equitabilité de Piélou	**J**	**0,83(0,07)**	**0,91(0,07)**	**0,001**
Diversité fonctionnelle	R	0,33(0,05)	0,39 (0,04)	0,08
Prédation intraguilde	PI	5,31(2,54)	6,58 (1,68)	0,32

Tableau 2. Moyenne (± erreur type) des valeurs des indices par parcelle à une session donnée, en verger-maraîcher et en témoin sur toute la saison.

A l'échelle de la saison, on note que les indices taxonomiques de richesse spécifique, de diversité de Shannon et d'équitabilité de Piélou sont plus élevés en témoin qu'en verger-maraîcher. De même, 20 % des espèces présentent des abondances plus élevées en parcelle témoin (HAI T). Par contre, on n'observe pas de différence entre types de parcelles pour la diversité fonctionnelle et la prédation intraguilde (**Tab. 2**, **Fig. 6**).

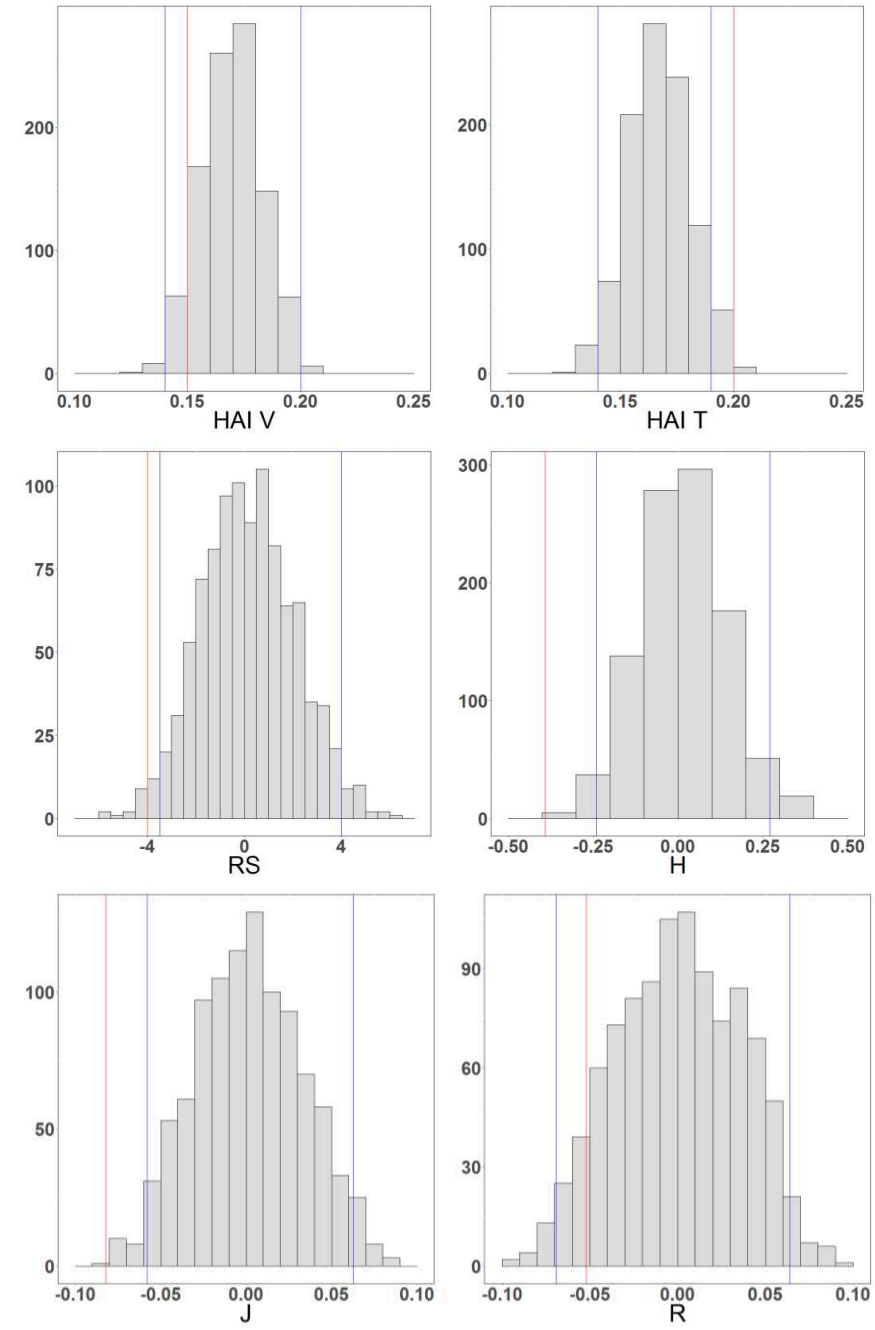


Figure 6. Distribution empirique des valeurs moyennes de HAI V, HAI T et des différences entre verger-maraîcher et témoin des autres indices (RS : richesse spécifique ; H : diversité de Shannon ; J : Equitabilité de Piélou ; R : Diversité fonctionnelle de Rao ; IP : Indice de prédation intra-guilde) obtenue sous l'hypothèse H0 d'absence de différence entre types de parcelles. La ligne bleue correspond à la valeur moyenne des différences observée. Les lignes rouges correspondent aux quantiles 0,025 et 0,975. Si la moyenne observée est comprise entre ces deux valeurs, on considère qu'elle n'est pas significativement différente de 0.

Lorsqu'on affine l'échelle temporelle et spatiale, on voit que les différences ne sont généralement significatives qu'en fin de saison. En effet, trois différences significatives sont observées lors de la dernière session pour le bloc A (Diversité de Shannon, équitabilité de Piélou, et la diversité fonctionnelle de Rao) et quatre pour le bloc G (27% des espèces présentant une abondance plus élevée en témoin, la richesse spécifique, la diversité de Shannon H et la diversité fonctionnelle de Rao, **Fig. 7 et Annexe A**). Pour ces sept comparaisons, les valeurs d'indices sont plus élevées en témoin. De plus, en début de saison, on note que le risque de prédation intraguilde est significativement plus élevé en témoin dans le bloc A et que l'indice de Shannon est plus élevé pour le témoin dans le bloc G. En milieu de saison, la richesse spécifique est significativement plus élevée en témoin dans le bloc A.

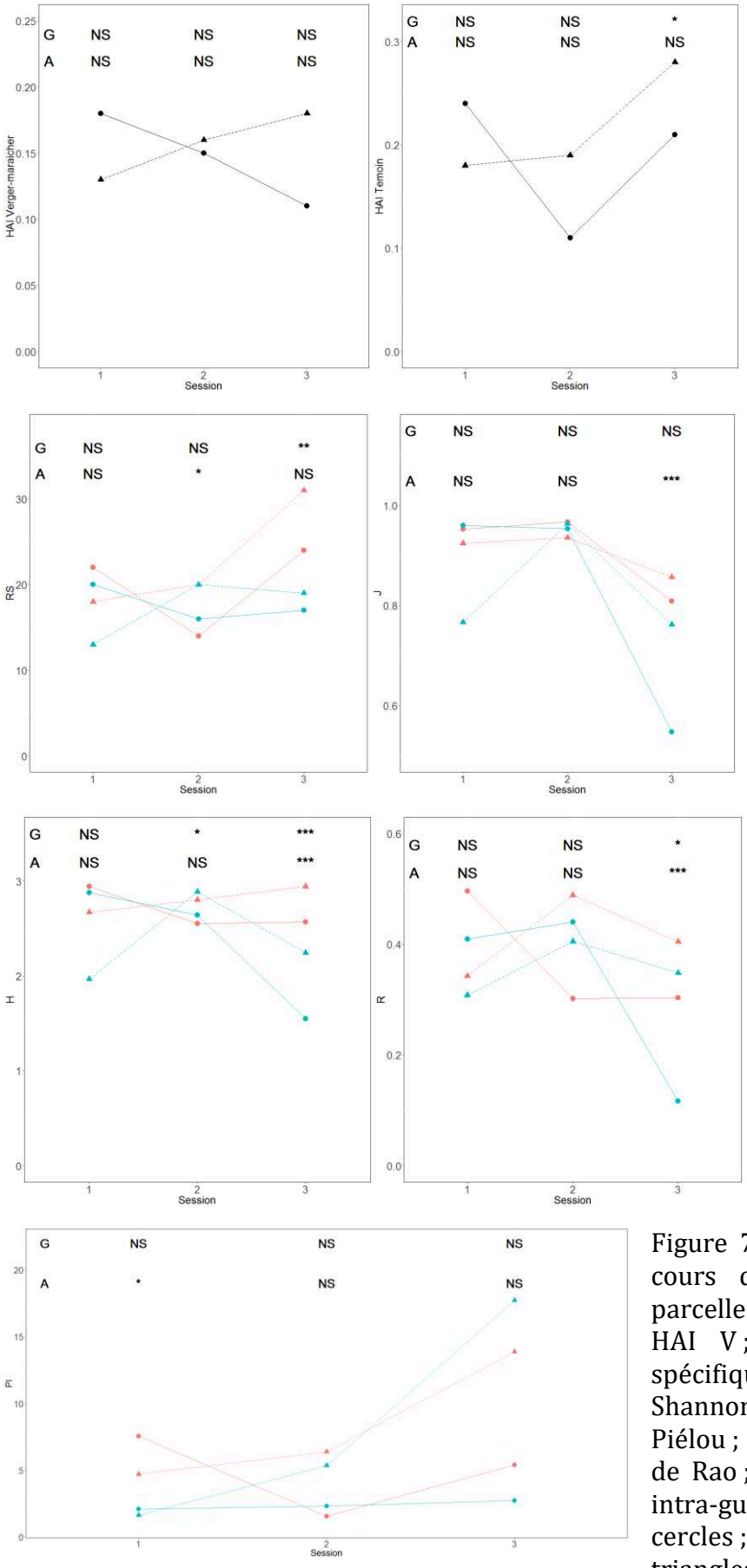


Figure 7. Valeurs des indices au cours du temps pour chaque parcelle à une session donnée : HAI V ; HAI T, RS : richesse spécifique ; H : Diversité de Shannon ; J : Equitabilité de Piélou ; R : Diversité fonctionnelle de Rao ; IP : Indice de prédation intra-guilde. Bloc A: trait plein et cercles ; Bloc G : en pointillés et triangles. Parcelles témoin : rouge ; Parcelles en verger-maraîcher : bleu.

	Total (371-401)		A2 (55-35)		A4 (24-31)		A6 (102-140)		G2 (30-40)		G4 (38-36)		G6 (122-119)	
Indice	δ	p-value	δ	p-value	δ	p-value	δ	p-value	δ	p-value	δ	p-value	δ	p-value
HAI V	0,15	0,072	0,18	0.107	0,15	0,59	0,11	0,35	0,13	0,43	0,16	0,62	0,18	0,088
HAI T	**0,2**	**0,006**	0,24	0,97	0,11	0,32	0,21	0,15	0,18	0,14	0,19	0,69	**0,28**	**0,027**
RS	**-4**	**0,009**	-2	0,15	**-5**	**0,021**	2	0,75	0	0,52	-7	0,16	**-12**	**0,004**
H	**-0,39**	**<0,001**	-0,067	0,35	0,091	0,508	**-1,02**	**<0,001**	**-0,71**	**0,025**	0,084	0,63	**-0,7**	**<0,001**
J	**-0,082**	**0,001**	0,008	0,53	-0,014	0,38	**-0,26**	**<0,001**	**-0,16**	**0,044**	0,028	0,87	-0,095	0,11
Rao	-0,052	0,084	**-0,087**	**0,021**	0,14	0,9	**-0,19**	**<0,001**	-0,035	0,24	-0,084	0,91	**-0,056**	**0,042**
PI	-1,27	0,32	**-5,47**	**0,018**	0,76	0,76	-2,67	0,21	-3,08	0,24	-1,02	0,32	3,84	0,58

Annexe A. Moyenne des différences des valeurs des indices pour les parcelles en verger-maraîcher et témoins pour l'ensemble de la saison et par bloc de parcelles à une session donnée (p-value par bootstrapping). Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'individus capturés respectivement en témoin et en verger-maraîcher.

2.4. DISCUSSION

Dans cette étude, nous cherchions à savoir si la communauté de prédateurs au niveau de la culture maraîchère différait entre verger-maraîcher et monoculture et si le verger-maraîcher promouvait une communauté de prédateurs potentiellement plus efficace dans la régulation des ravageurs. Nous nous sommes pour cela appuyés sur des indices dont le lien avec la régulation des ravageurs avait été mis en avant dans la littérature. Ces indices relevaient à la fois d'une approche taxonomique et d'une approche fonctionnelle. Nos résultats indiquent que, contrairement à nos hypothèses, la communauté de prédateurs piégée au niveau des choux était plus abondante, plus équitable et plus diversifiée en parcelles témoins.

Les communautés de prédateurs observées dans nos parcelles étaient dominées par deux fourmis *Lasius grandis et Messor structor*, deux araignées-loups *Pardosa hortensis* et *Pardosa proxima* et un Anthicidae *Leptaleus rodriguesi*. Cette dominance peut être expliquée par la biologie de ces espèces. Tout d'abord, ce sont des espèces très communes. *Messor structor*, *Pardosa hortensis* et *Pardosa proxima* sont présentes partout en France **(Blatrix and Lebas, 2013; Roberts, 2014**). *Lasius grandis* est typiquement méditerranéenne et remplace *Lasius niger* présente plus au nord (**Blatrix, 2012**). *Leptaleus rodriguesi* est présent dans toute la partie sud de la France (**Bonadona, 1991**). De plus, les deux espèces de fourmis et les deux espèces d'araignées sont très mobiles et actives jour et nuit, donc la probabilité de capture est grande (**Cardoso et al., 2011; Pekár et al., 2012**). Enfin, elles présentent un régime alimentaire très diversifié (**Cardoso et al., 2012 ; Pekas et al., 2011 ; Blatrix et al., 2013**). D'ailleurs, on peut noter que la prédation n'est qu'une source secondaire de ressources pour les deux espèces de fourmis car *Lasius grandis* vit en symbiose avec des pucerons et *Messor structor* est principalement granivore (**Pekas et al., 2011 ; Blatrix et al., 2013**).

Pour caractériser les communautés de prédateurs, nous avons combiné l'approche taxonomique et l'approche fonctionnelle. Cette étude montre tout d'abord que l'utilisation des traits ne permet pas de différencier les deux types de parcelles alors que c'est le cas avec les espèces. Ce résultat est surprenant, notamment en ce qui concerne

les traits en lien avec l'habitat car la présence d'arbres crée un milieu plus fermé dans lequel on s'attendait à trouver plus d'espèces typiques de ce type d'habitat. En effet, la présence en milieu fermé est confondue avec la présence en milieu forestier car tous deux sont opposés à la présence en milieu ouvert (par exemple, **Oxbrough et al., 2005** oppose milieu forestier et milieu ouvert). On pourrait penser que le nombre de traits pris en compte est insuffisant. Cependant, **Maire et al., 2018** en se basant sur des communautés simulées, comparent l'utilisation de 5 traits à celle de 10 traits et ne relatent aucune différence dans les calculs de complémentarité selon le nombre de traits utilisés. Une autre limite de notre étude est le nombre d'espèces pour lesquelles nous n'avons pas pu renseigner l'ensemble des valeurs de traits. Ces valeurs ont été renseignées pour tous les traits pour 31 espèces uniquement et cela a possiblement diminué notre capacité à différencier les types de parcelles. Les communautés sont différenciées au contraire d'un point de vue taxonomique. Une telle différenciation était attendue notamment du fait des différences de microclimat entre les deux types de parcelles. Les températures minimales seraient plus élevées et les températures maximales plus faibles pendant la saison chaude sous le couvert des arbres (**Morecroft et al., 1998**), résultant en une température moyenne plus faible dans les parcelles en verger-maraîcher dans une expérimentation similaire à la nôtre (**Martin-Chave et al., 2018**). D'après l'ACP, les espèces typiques de verger-maraîchers dans notre étude sont *Agyneta rurestris (Agru)*, *Pachygnatha degeeri (Pade), Erigone dentipalpis (Erde)*, *Zelotes tenuis (Zete)* et la fourmi *Hypoponera eduardi (Hyed)* qui sont toutes des espèces de milieu humide (**Annexe A en fin de thèse**). Les autres taxons correspondent à plusieurs espèces de *Linyphiidae. (Lisp)* pour lesquels ce trait n'a pu être renseigné. Il est possible donc que le niveau d'humidité ait été supérieur dans ces parcelles. La plupart des espèces représentées par plus d'un individu étaient cependant communes aux deux types de parcelles (31 espèces sur 39).

Nos résultats indiquent également une tendance vers un potentiel de prédation des communautés d'arthropodes capturés plus élevé en parcelle témoin qu'en verger-maraîcher bien que les différences entre les deux types de parcelles ne soient pas toutes significatives. Sur l'ensemble de la saison, 20% des espèces étaient plus abondantes en témoin qu'en verger-maraîcher. La richesse spécifique, l'équitabilité de Piélou et la diversité de Shannon sont plus élevés en témoin qu'en verger-maraîcher. Les différences ne sont cependant majoritairement significatives qu'en fin de saison, ce qui pourrait être expliqué par un plus grand nombre d'individus capturés à cette période. La complémentarité fonctionnelle et la prédation intraguilde ne diffèrent pas entre types de parcelles. Ainsi, dans notre étude, le **verger-maraîcher ne favoriserait pas une communauté de prédateurs efficaces dans le contrôle biologique par conservation**. Ces résultats sont partiellement cohérents avec d'autres résultats en agroforesterie tempérée tels que ceux de **Smits et al. (2012)** qui ne trouvent pas plus de parasitisme sur blé dans des systèmes associant noyers et blé qu'en monoculture, ou ceux de **Martin-Chave et al. (2018)** qui trouvent que la prédation de proies sentinelles est supérieure en verger-maraîcher par rapport au témoin au mois de juin mais pas en août. Il est à noter cependant que nous avons piégé les arthropodes au niveau de la culture maraîchère uniquement. Dans les parcelles diversifiées, les proies alternatives sont potentiellement plus abondantes que dans les monocultures. Dans les vergers-maraîchers, on peut même penser que les ravageurs des arbres sont une source de nourriture pour les prédateurs. Ainsi, les plus faibles valeurs de diversité et d'abondance, mesurées au niveau des légumes, relèvent peut-être en partie d'un **effet de**

dilution (Harwood et al., 2007b; Koss and Snyder, 2005; Wissinger, 1997). Lors de cette étude, nous aurions pu également mesurer les abondances de prédateurs dans les arbres, par battage par exemple, pour avoir une vision plus exhaustive de la communauté des prédateurs dans les parcelles en verger-maraîcher. Cependant, la méthode et l'effort d'échantillonnage n'auraient pas été identiques à ceux utilisés en monoculture, et certaines espèces, notamment les nocturnes sont difficiles à recenser de cette façon (**McCaffrey et al., 1983**), ce qui aurait limité notre capacité à interpréter les résultats. D'autres facteurs peuvent avoir impacté nos résultats. Les suivis ont été effectués au cours d'une seule saison de culture. Or, le temps de génération des prédateurs peut dépasser cette durée comme c'est le cas pour les araignées, qui se reproduisent généralement en Mai et dont les individus atteignent l'âge adulte en automne voire hivernent au stade nymphal (**Foelix, 2011**). Donc, les bénéfices procurés par le verger-maraîcher aux prédateurs ne seraient visibles que sur de plus longues périodes.

Il est à noter que nos résultats sont basés sur l'association simple d'une espèce d'arbre et d'une espèce de légumes sur une saison de cultures. Avec un niveau de complexité relativement bas, elle est un intermédiaire entre les monocultures et les systèmes très diversifiés pour lesquels des résultats différents auraient pu être obtenus **(Letourneau et al., 2011**). Elle n'a également permis de mettre en évidence que l'émergence de différences à court terme (sur une saison) entre les communautés de prédateurs des vergers-maraîchers et des monocultures, une information d'intérêt pour le producteur mais qui ne préjuge pas des dynamiques à plus long terme.

Remerciements

Ce travail a été financé par la Fondation de France (Bourse 00056292). Les auteurs remercient Jérémy Cortello et Ruoyin Long pour leur aide dans la collecte des données. Ils remercient également Jodie Thénard du LAE et les membres de l'AsFrA, particulièrement Jean-François Cornic pour son aide dans l'identification des araignées et Olivier Villepoux pour la recherche de traits fonctionnels. Nous souhaitons aussi remercier Olivier Blight pour son aide dans l'identification des fourmis.

3. ANALYSE DU LIEN ENTRE L'IDENTITE D'UNE ESPECE OU LA VALEUR D'UN TRAIT ET LA FONCTION DE PREDATION

Nous avons montré dans le manuscrit précédent que les caractéristiques de la communauté de prédateurs prédisent un plus fort potentiel de prédation en monoculture qu'en verger-maraîcher. Dans cette partie, nous cherchons à savoir si cette tendance est confirmée par des mesures de prédation sur des proies sentinelles et tentons d'identifier les espèces ou groupes fonctionnels potentiellement responsables de la prédation. Les analyses présentées ci-dessous constituent une première approche de la question et devront être complétées avant que ces résultats ne puissent faire l'objet d'un article.

3.1. INTRODUCTION

L'identité du prédateur c'est-à-dire l'espèce ou le groupe fonctionnel auquel il appartient, est souvent citée comme variable influençant la régulation des ravageurs

(**Symondson, 2002**). La régulation des ravageurs reposerait alors sur la présence de quelques groupes taxonomiques ou fonctionnels dits **groupes clé de voûte**. Un groupe « clé de voûte » est un groupe dont l'effet sur un processus écosystémique (en l'occurrence, la prédation) est important et ce, **indépendamment de son abondance** (**Power et al., 1996**). Ces groupes clés de voûte auraient soit un impact positif sur la prédation en étant de **gros consommateurs de ravageurs,** soit un impact négatif, indirect, **en excluant les autres prédateurs ou en exerçant de la prédation intraguilde**. L'identité d'un prédateur peut donc être appréhendée par sa taxonomie, si possible au niveau de l'espèce, ou, avec une approche fonctionnelle, par ses traits écologiques. Ces deux approches sont interdépendantes. Une espèce correspond à un ensemble de traits écologiques et l'appartenance à un groupe fonctionnel est déterminée à partir de la niche écologique des espèces.

Plusieurs études montrent que, dans certaines situations, la prédation est essentiellement due à quelques espèces. Les coccinelles par exemple, ont été citées comme groupes taxonomiques augmentant la régulation des pucerons en microcosme (**Straub and Snyder, 2006**). **Martin-Chave et al., 2019** note que dans les vergers-maraîchers étudiés, les opilions et les carabes sont les principaux consommateurs de chenilles de carpocapses utilisées comme proies sentinelles. Des groupes fonctionnels ont été identifiés comme grands consommateurs de ravageurs. Les espèces spécialistes, se focalisant davantage sur les ravageurs que les généralistes, augmentent le taux de prédation des ravageurs (**Symondson et al., 2002**). La spécialisation se reflète en plus de l'étendue du régime alimentaire, par l'étendue de l'habitat utilisé, conditionnant ainsi la gamme des proies disponibles. Les espèces dont l'habitat est restreint à celui des ravageurs devraient donc plus en consommer que les espèces ubiquistes. De même, les individus de grande taille présentent une forte consommation de ravageurs et favorisent par ce biais la prédation (**Rusch et al., 2015**). Au contraire, la présence d'espèces promptes à la prédation intraguilde diminuera le taux de prédation. C'est le cas des espèces chassant à l'affût et de celles de grande taille (**Prasad and Snyder, 2006; Rosenheim and Corbett, 2003**). Les prédateurs de grande taille ont donc un effet ambigu sur la prédation des ravageurs.

Les méthodes utilisées pour mettre en lumière l'effet de l'identité d'un groupe de prédateurs sur la prédation diffèrent selon que l'étude prenne place en micro-mésocosmes ou au champ. Elle nécessite à la fois l'estimation du taux de prédation et l'identification du prédateur. En micro ou mésocosme, l'identification est directe car l'expérimentateur modifie la communauté de prédateurs. Il peut également observer directement la prédation (**Straub et Snyder, 2002**). Au champ, l'estimation de la prédation des ravageurs est plus difficile car elle ne laisse que peu de traces et peut être masquée par la multiplication des ravageurs. Les observations directes des prédateurs en train de consommer les proies sont possibles mais contraignantes. Elles nécessitent le passage régulier de l'observateur sur la parcelle, de jour comme de nuit car de nombreux prédateurs sont nocturnes (**Martin-Chave et al., 2019**). On peut la substituer par des méthodes indirectes que sont les corrélations entre abondances de prédateurs et taux de prédation des ravageurs ou par l'analyse des contenus stomacaux des prédateurs. Pour effectuer les corrélations entre abondances de prédateurs et taux de prédation, on estime par deux méthodes distinctes d'un côté les abondances de prédateurs et de l'autre, le taux de prédation. Les proies sentinelles sont largement utilisées pour estimer un potentiel de prédation, tout d'abord car elles sont faciles à mettre en place et donnent une mesure directe de la prédation **(Lövei and Ferrante,**

2017). On peut cependant se demander si les proies sentinelles mortes et fixées sur une carte sont véritablement représentatives de la prédation. Par exemple, des charognards ont été mis en évidence en train de consommer les proies sentinelles ce qui conduit à une surestimation de la prédation (**Lövei and Ferrante, 2017; Zou et al., 2017**). Pour identifier les prédateurs, le piégeage létal est très souvent utilisé et est suivi d'une d'identification taxonomique ce qui en plus d'un aspect éthique, peut conduire à une dépopulation de la parcelle. L'approche corrélative souffre donc des limites des deux techniques. De nouvelles techniques moins intrusives apparaissent comme celle d'associer les proies sentinelles avec une caméra pour identifier les prédateurs (**Zou et al., 2017**). Cette technique est très prometteuse et a permis d'identifier des prédateurs inattendus (**Zou et al., 2017**). Cependant, les caméras ne sont pas encore assez précises pour déterminer toutes les espèces de prédateurs et donc ne peuvent se substituer totalement aux piégeages létaux. L'analyse de contenus stomacaux permet une identification directe des prédateurs. Elle permet de mettre en évidence la consommation d'une proie cible par un prédateur. Pour estimer le nombre de proies consommées par espèce de ravageurs et par prédateur, il faut avoir recours à la qPCR (**Yang et al., 2017**). Avec l'analyse de contenus stomacaux, la prédation peut comme pour les proies sentinelles, être confondue avec une activité de charognard. En effet, elle ne permet pas distinguer la consommation d'une proie chassée de celle d'un cadavre (**Symondson et al., 2002**). Le taux de prédateurs positifs est relativement faible car l'ADN est rapidement dégradé. Cette méthode nécessite donc de piéger un grand nombre d'individus (**Symondson et al., 2002**). Ainsi, l'approche corrélative et l'analyse des contenus stomacaux présentent toutes deux des limites.

Un groupe peut être clé de voûte dans un habitat et pas dans un autre car le taux de consommation des ravageurs par prédateur peut être modifié en fonction du contexte environnemental, notamment par le climat (par exemple, la température dans **Parajulee et al., 2006** et par la présence de proies alternatives **dans Koss and Snyder, 2005**). De plus, **la probabilité qu'un groupe clé de voûte de prédateurs soit présent augmente avec la richesse de la communauté de prédateurs** (Effet d'échantillonnage, **Duffy et al., 2007**). La richesse de la communauté de prédateurs serait plus grande lorsque l'habitat est plus hétérogène car le nombre de refuges, de proies alternatives et la diversité de niches climatiques y serait plus élevé que dans un habitat simple (**Ratnadass et al., 2012**). L'hétérogénéité de la parcelle serait accentuée par l'intégration d'arbres. Ainsi, le **verger-maraîcher** en combinant arbres fruitiers et légumes, (**Warlop et al., 2017; Martin-Chave, 2018**) devrait correspondre à un habitat plus hétérogène qu'une monoculture maraîchère et devrait donc compter **plus de groupes clés de voûte** et (du moins en partie) différents de ceux présents en monoculture maraîchère.

En verger-maraîcher, les **proies alternatives** devraient être plus nombreuses qu'en monoculture maraîchère. Les proies alternatives peuvent conduire à un effet de dilution des prédateurs et diminuer par ce biais la prédation des ravageurs. Pour estimer cet impact, une possible première étape est de **déterminer si les prédateurs qui consomment les ravageurs consomment également les proies alternatives**. Des expériences en laboratoire ont été effectuées pour connaître les préférences alimentaires des prédateurs (**Snyder et al., 2006**) et l'impact de la présence de proies alternatives sur la consommation de ravageurs. Sur le terrain, l'étude des contenus stomacaux des prédateurs permet d'identifier la proie consommée (**Symondson, 2002**). D'autres effets de la diversification peuvent affecter la prédation. Les plantes associées

(et notamment lorsqu'il s'agit d'arbres) peuvent entraver les mouvements des prédateurs, conduisant à un effet-barrière (**Sileshi et al., 2008**). Le microclimat peut également différer entre verger-maraîcher et monocultures. Les arthropodes étant des espèces ectothermes, les variables climatiques conditionnent leur activité. Les couverts agroforestiers, en maintenant un plus fort taux d'humidité et en tamponnant les variations de température (**Morecroft et al., 1998**), favoriseraient donc dans les régions méditerranéennes, la prédation par les espèces adaptées **aux climats humides et frais** plutôt que celles des espèces de climats secs et chauds, plus éloignées de leurs optimums climatiques.

Dans cette étude, nous cherchons à savoir si l'effet de l'identité (taxonomique ou fonctionnelle) des prédateurs sur la prédation est le même en verger-maraîcher et en monoculture maraîchère. Les parcelles correspondent **à des vergers-maraîchers simplifiés associant une espèce de légumes (chou) et une espèce d'arbres (pommier) et les monocultures ne sont composées que de choux**.

Nous avons choisi d'associer l'approche corrélative et l'analyse des contenus stomacaux. Les prédateurs ont été capturés avec des pots pièges, classés selon leur espèce et selon les traits fonctionnels liés à la prédation : la strate occupée (sol uniquement, sol et herbacée, sol et arborée, les trois), l'humidité du milieu (sec ou humide, les deux), l'ouverture du milieu (fermé ou ouvert, les deux) donnant une idée de la température (chaude ou fraîche), l'étendue du régime alimentaire (omnivore, carnivore), la stratégie de chasse (chasse à courre, chasse avec piège et chasse à l'affût ou deux d'entre-elles), la période d'activité (diurne, nocturne, actif jour et nuit) et la taille du corps. L'analyse de contenus stomacaux nous a permis d'identifier les prédateurs consommant à la fois des ravageurs des choux et des proies provenant des pommiers (leurs propres ravageurs).

Nos hypothèses de départ sont que certains types de prédateurs auraient des effets similaires en verger-maraîchers et en monoculture : les présences de prédateurs **carnivores stricts, chassant activement sur les légumes ou chassant à courre et avec un habitat restreint à la strate herbacée et le sol nu auraient un effet positif sur la prédation**. A contrario, les présences de prédateurs **chassant à l'affût ou avec des pièges sont suspectées de diminuer le taux de prédation.** Les espèces chassant **uniquement au sol n'auraient pas d'effet sur le taux de prédation**, ne pouvant atteindre les pucerons sentinelles. Le fait que les prédateurs soient **diurnes, nocturnes ou actifs toute la journée ne devrait également pas avoir d'effet sur la prédation**. **Les prédateurs de milieu humide et fermé devraient avoir un impact positif sur la prédation en verger-maraîcher** car le microclimat du au couvert agroforestier serait favorable à leur activité. Ce devrait être l'inverse pour les prédateurs **de milieu ouvert et sec dont l'activité serait plus élevée en monoculture**. La **taille du prédateur aurait un effet différent sur la prédation selon le type de parcelle**, celui-ci serait positif en verger-maraîcher car les individus de grande taille présentent une forte consommation de ravageurs et la prédation intraguilde y serait réduite du fait de la présence de refuges et de proies alternatives. Enfin, en verger-maraîcher, la présence d'espèces consommant à la fois des ravageurs des légumes et des proies provenant des arbres serait une indication d'un **possible effet de dilution**. Au contraire nous n'avons pas d'attendu en monoculture.

3.2. MATERIELS ET METHODES

3.2.1. PARCELLES EXPERIMENTALES, PIEGEAGE DES PREDATEURS ET RECUEIL DES TRAITS FONCTIONNELS

Le dispositif expérimental, la taxonomie, le recueil des traits fonctionnels et la mesure de la taille du corps sont expliquées en détail dans le **chapitre 2**.

3.2.2. PLAN D'ECHANTILLONNAGE

Le piégeage des prédateurs du sol par pièges Barber a été effectué en 2016 et en 2017 sur deux parcelles en verger-maraîcher associant pommiers et choux et deux parcelles témoins correspondant à une monoculture de choux.

En 2016, chaque parcelle a été divisée en deux parties et chacune d'elles a été subdivisée en trois microparcelles. Une microparcelle par partie a été choisie au hasard. 8 choux par microparcelle ont été choisis au hasard, répartis de manière équitable entre les deux variétés de choux et les deux lignes, soit 16 choux par parcelle. Pour chacun des choux choisis, un piège Barber a été mis en place soit 32 pièges par type de parcelle (verger-maraîcher ou témoin) pour chaque session. Pour chaque session, les choux ont été choisis de nouveau au hasard, en alternant les microparcelles utilisées. Trois sessions ont été effectuées en Avril, Mai et Juin 2016.

En 2017, 8 choux ont également été choisis au hasard dans chacune des deux parties de la parcelle mais celles-ci n'ont pas été subdivisées en microparcelles. Les choux sélectionnés étaient répartis équitablement entre les deux variétés et les deux lignes de choux.
Les trois sessions de 2017 ont été effectuées uniquement dans les deux parcelles en verger-maraîcher en Avril, Mai et Juin. Les prédateurs ont été conservés à -20°C puis séparés dans un tube Eppendorf individuel avec de alcool à 90°.

3.2.3. PROIES SENTINELLES

Les proies sentinelles correspondent à des cartes en papier sulfurisé sur lesquelles dix pucerons du pêcher *Myzus persicae*, provenant des élevages du laboratoire, ont été collés grâce à de l'adhésif double-face. Une carte mesurait 2,5 cm x 2,4 cm avec en son centre un carré d'adhésif de 1cm x 1cm où étaient collés les pucerons. Les pucerons collés peuvent disparaître pour d'autres raisons que la prédation (comme par exemple du fait des conditions climatiques). Nous avons donc mis en place **deux types de cartes** : un type de carte pour laquelle la prédation était possible et un autre type de carte où les pucerons étaient recouverts de tulle et pour lequel la prédation était exclue. Une carte de chaque type a ensuite été collée avec de l'adhésif double face sur la face inférieure d'une feuille extérieure d'un même chou. Elles ont été relevées après 24h et les pucerons restants comptés.

3.2.4. ANALYSES DES CONTENUS STOMACAUX ET IDENTIFICATION DES ESPECES CONSOMMANT A LA FOIS DES RAVAGEURS DES LEGUMES ET DES ARBRES

Cette partie est détaillée dans le **chapitre 2**.

3.2.4.1. ELABORATION DES AMORCES

Les proies des choux testées sont *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae*, *Pieris rapae*, *Plutella xyllostella* et *Aleyrodes proletella* et celles des pommiers *Dysaphis plantaginea* et *Cydia pomonella.*

Primer Forward	Séquence 5'-3'	Primer reverse	Séquence 5'-3'	Taille
PX-COI-F (*P.xyllostella*)	GATGAACTGTTTATCCTCCTT	PX-COI-R	GTATACGATCAAATGACATTCC	171 pb
PR-COI-F (*P.rapae*)	CTAATATTGCTCATAGAGGTTC	PR-COI-R	GAACTGGTAATGATAATAGTAAAAGT	204 pb
CP2-F (*C.pomonella*)	AATTTCAAGCAGAATCGTT	CP2-R	TTAACAGCTCCTAAAATA	153 pb
AP-COI-F (*A.proletella*)	GGGATTTGAAGGGGTATGC	AP-COI-R	CCAAAAAAGAACCAATATTTCTG	79 pb
DP2-3F (*D.plantaginea*)	GTTATCAAATAATATTGCACAC	DP-COI-R	GAAATTCCTGCTAAATGTAGAGAG	105 pb
MP-COI-F (*M.persicae*)	GAGCAATTAATTTTATTTGTACAATCT	MP-COI-R	AATATTGTAATAGCACCTGCTAGA	146 pb
BB-COI-F (*B.brassicae*)	TTTGATTACTCCCTCCATCAC	BB-COI-R	ATTATTATGAGCAATATTATTTGATAGA	116 pb

Tableau 1. Séquence des amorces pour chacune des proies à tester

L'amorce DP-COI-F provient de la thèse de **Boreau de Roincé, 2012.** Les autres amorces ont été spécialement élaborées pour notre étude.

3.2.4.2. VERIFICATION DE LA SPECIFICITE DES AMORCES

Des proies non-cibles ont été collectées sur les parcelles expérimentales pour tester la spécificité des amorces. Celles-ci étaient des pucerons présents sur du mouron, des euphorbes, du chardon ou des renouées et d'autres ravageurs du chou comme les cicadelles (très présentes sur les choux) et *Eurydema ornata.* D'autres ravageurs des pommiers ont également été testées : *Grapholita molesta*, *Aphis pomi* et *Aphis spiraecola*.

Les amorces ont été testées sur un extrait ADN 100 pg/µl sur ces espèces non-cibles, proches taxonomiquement des ravageurs testés ou présentes sur les choux. Ces tests permettent de s'assurer de l'absence de faux positifs. Des gammes de dilution d'ADN cibles avec 0.1pg, 1pg, 10pg, 100pg/µL d'ADN ont été effectuées.

3.2.4.3. DEFINITION DU SEUIL DE POSITIVITE

Les mesures de fluorescence ont été analysées avec le logiciel Genmapper V4.1 (Applied biosystem). *Cydia pomonella, Plutella xyllostella, Pieris rapae* et *Brevicroyne brassicae* présentaient des niveaux de fluorescence pour une concentration d'ADN de 1pg/µL proches de la saturation (plus de 20000). De plus, *A. proletella* ne présentait pas de signal à 0,1pg/µL. Ainsi, nous avons fait le choix de prendre comme seuil pour toutes les espèces les niveaux de fluorescence à 0,1pg/µL excepté pour *A. proletella* pour laquelle nous avons utilisé le niveau de fluorescence à 1pg/µL (**Tableau 2**).

Concentration (pg/L)	*D.plantaginae*	*C.pomonella*	*M.persicae*	*P.xylostella*	*P.rapae*	*B. brassicae*	*A. A.proletella*
0,1	**1517**	**3255**	**1039**	**2839**	**24907**	**3478**	0
1	11481	30447	2876	24145	23591	22379	**2012**
10	22963	31426	32145	32305	30539	31582	32269
100	30469	31678	31766	31675	22618	30950	30619

Tableau 2. Moyenne des niveaux de fluorescence des gammes des proies-cibles. Les niveaux en gras ont été utilisés comme seuil de positivité

3.2.5. ANALYSE STATISTIQUES

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R 3.5.1. Les modèles généralisés à effets mixtes ont été mis en œuvre avec le package *lme4*, les tests des effets ont été effectués avec le package *car* et les comparaisons multiples de moyennes pour les effets significatifs avec le package *mulcomp*. Pour toutes les analyses, l'analyse des résidus a été effectuée avec le package *DHARMa*.

3.2.5.1. PERTES DE PROIES SENTINELLES EN ABSENCE DE PREDATION

Pour vérifier que les pertes de proies sentinelles sur les cartes de prédation étaient au moins partiellement dues à de la prédation, nous avons analysé la présence de perte de proies sur les cartes (variable binaire 0 ou 1) en fonction du type de cartes de prédation (i.e. « prédation : sans tulle » ou « témoin : avec tulle ») avec un modèle linéaire généralisé à effets mixtes, une distribution binomiale des données et une fonction de lien logit. Le type de carte a été modélisé comme un effet fixe et le chou échantillonné (identifié par sa localisation et la session d'observation) en effet aléatoire.

3.2.5.2. COMPARAISON DE LA FREQUENCE DE PREDATION ENTRE VERGER-MARAICHER ET PARCELLES TEMOIN

L'effet du type de parcelle sur la présence de prédation (variable binaire 0 ou 1 par carte « prédation ») a été analysé sur l'ensemble de la saison avec un modèle linéaire généralisé à effets mixtes en supposant une distribution binomiale avec une fonction de lien logit. Le type de parcelle a été modélisé en effet fixe et, comme précédemment, le chou échantillonné en effet aléatoire. Cet effet a également été analysé pour chaque bloc à une session donnée en utilisant un modèle linéaire généralisé (glm), une loi binomiale, et le type de parcelle en effet fixe.

3.2.5.3. EFFET DE L'IDENTITE DES PREDATEURS SUR LA PRESENCE DE PREDATION

Les analyses ont été conduites séparément pour les parcelles témoins et les parcelles en verger-maraîcher. Les données analysées sont à l'échelle du chou. Pour chaque chou échantillonné, nous avons mis en relation la présence de prédation sur la carte avec les espèces ou traits des prédateurs capturés dans le pot Barber situé à côté du chou au cours de la même session d'échantillonnage. Nous avons testé l'impact de la présence des espèces et des valeurs de traits cités ci-dessous sur la présence de prédation avec un modèle généralisé à effets mixtes, une distribution binomiale et une fonction de lien logit. Nous avons inclus en effets fixes les espèces ou traits et en effets aléatoires le bloc et la session. Les espèces testées sont celles qui étaient présentes au moins dans 10 échantillons pour le type de parcelle étudié. Un modèle a été effectué pour chaque espèce. Un modèle a été effectué pour chaque catégorie de traits (i.e. étendue du régime

alimentaire, ouverture de l'habitat, humidité, période d'activité, strate de l'habitat occupée). Les traits testés sont ceux dont les individus étaient présents au moins dans 10 pièges.

3.3. RESULTATS

3.3.1. COMPARAISON DU TAUX DE PREDATION ENTRE LES DEUX TYPES DE CARTES ET LES DEUX TYPES DE PARCELLES

La prédation des cartes « Prédation » était significativement plus fréquente que celle des cartes « Témoin » (p-value=$2.32.10^{-7}$). On en déduit que la perte de pucerons sur les cartes « prédation » correspond bien à la prédation (**Fig.1**).

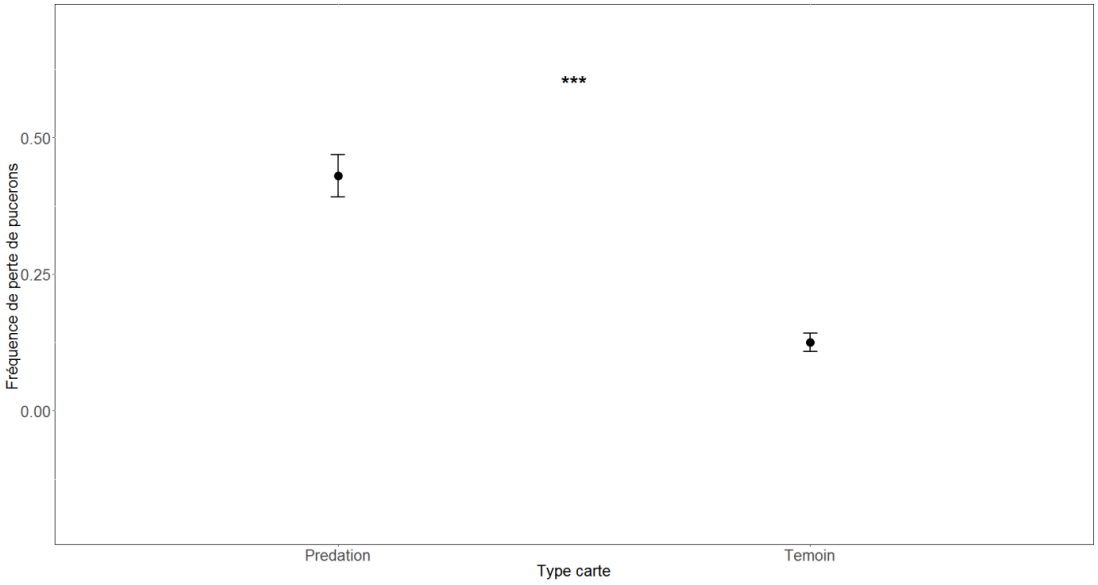


Figure 1. Fréquence (± erreur standard) de perte de pucerons sur les cartes de prédation avec prédation (P) et les cartes témoin (T)

La présence de prédation ne diffère pas entre parcelles témoins et parcelles en verger-maraîcher pour les cartes « prédation » (**Fig. 2**).

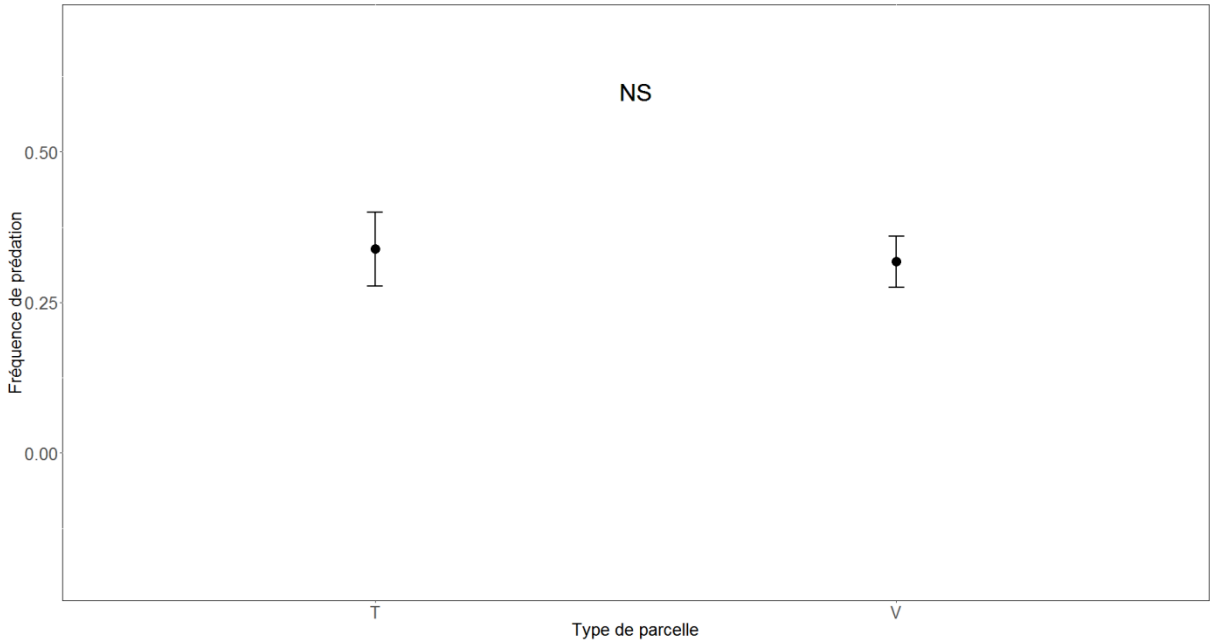


Figure 2. Fréquence (± erreur standard) de prédation en parcelles témoins (T) et en parcelles en verger-maraîcher (V)

On note une plus haute prédation en témoin pour le bloc G en début de saison (**Fig. 3**).

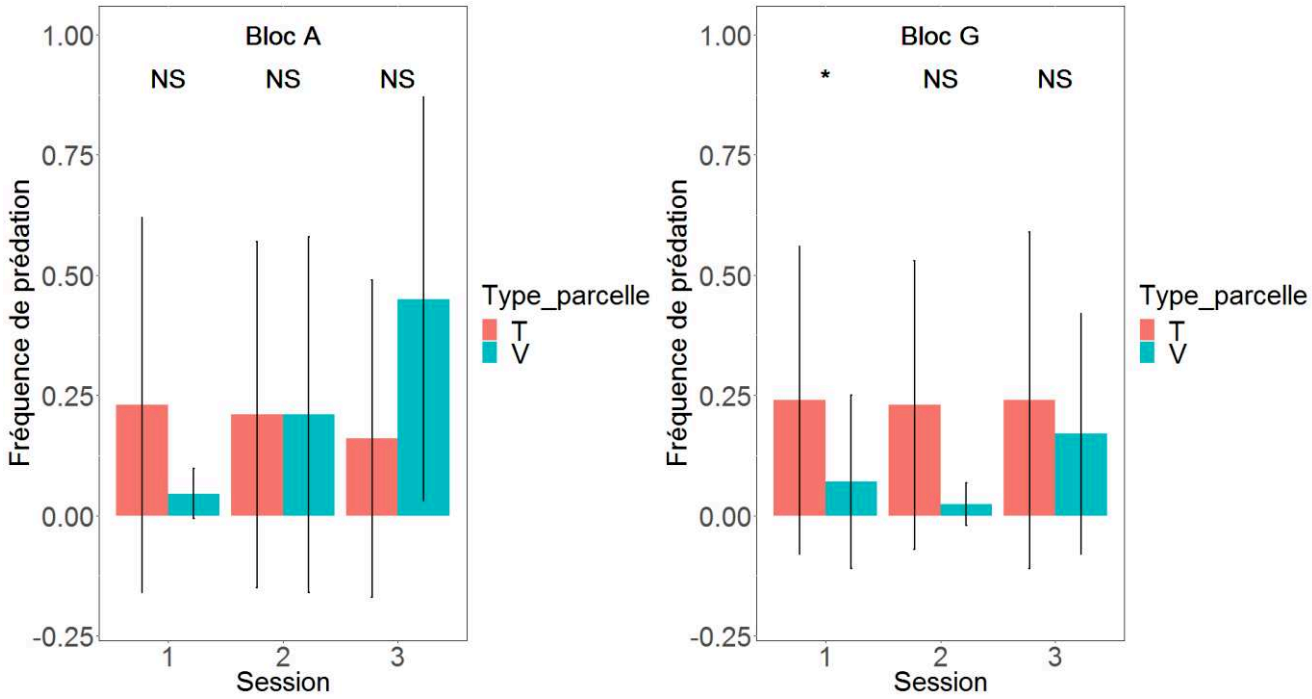


Figure 3. Fréquence de prédation avec écart-type en verger-maraîcher et en témoin pour les trois sessions pour le bloc A et le bloc G (p-value provenant des glm)

3.3.2. Effet de l'identite des predateurs sur la predation

3.3.2.1. Identite taxonomique

Dans les parcelles en verger-maraîcher, les espèces présentes sur plus de 10 échantillons (un piège à une session) sont la fourmi *Lasius grandis* (Lagr), et les araignées *Pardosa hortensis* (Paho) et *Pardosa proxima* (Papr). Dans les parcelles témoins, les mêmes trois espèces sont présentes sur plus de 10 échantillons ainsi que l'anthicidae *Leptaleus rodriguesi* (Lero). Seule *Pardosa hortensis* en verger-maraîcher a présenté un effet significatif positif sur la présence de prédation (**Tab.1**). Ainsi, ce serait la seule espèce fortement consommatrice de ravageurs décelée.

Verger-maraîcher

Espèce	Nombre d'occurrences	Différence (Présence-Absence) estimée (±erreur standard)	X^2	p-value
Lagr	31	-0,0001(±0,55)	0	1,00
Paho	22	0,95(±0,53)	3,27	0,07
Papr	**19**	**1,14(±0,55)**	**4,31**	**0,04**

a.

Témoin

Espèce	Nombre d'occurrences	Différence (Présence-Absence) estimée (±erreur standard)	X^2	p-value
Lagr	23	-0,98(±0,54)	3,29	0,07
Lero	21	0,28(±0,51)	0,32	0,57
Paho	13	-0,19(±0,62)	0,10	0,76
Papr	18	0,11(±0.54)	0,04	0,84

b.

Tableau 1. Effet de la présence des espèces les plus fréquentes (dans plus de 10 pièges) sur la fréquence de prédation dans les parcelles en verger-maraîcher (a.) et les parcelles témoins (b.). Lorsque la différence estimée est positive, la présence de l'espèce a un effet positif sur la fréquence de prédation. Les valeurs de p-value et de X^2 sont issues des glmm.

3.3.2.2. IDENTITE FONCTIONNELLE

En verger-maraîcher, les valeurs de traits présentes plus de 10 fois sont : « omnivore », « carnivore », « ouvert », « ouvert-fermé », « fermé », « sol », « sol-herbe-arbre », « sol-arbre », « humide », « sec », « chasse à courre », « chasse à l'affût », « chasse avec piège », « diurne-nocturne », « nocturne ». En parcelle témoin, les valeurs de traits présentes plus de 10 fois sont : « omnivore », « carnivore », « ouvert », « ouvert-fermé », « fermé », « sol », « sol-herbe », « sol-herbe-arbre », « sol-arbre », « humide », « sec », « chasse à courre », « chasse à l'affut », « chasse avec piège », « diurne-nocturne », « nocturne » (**Fig.4**).

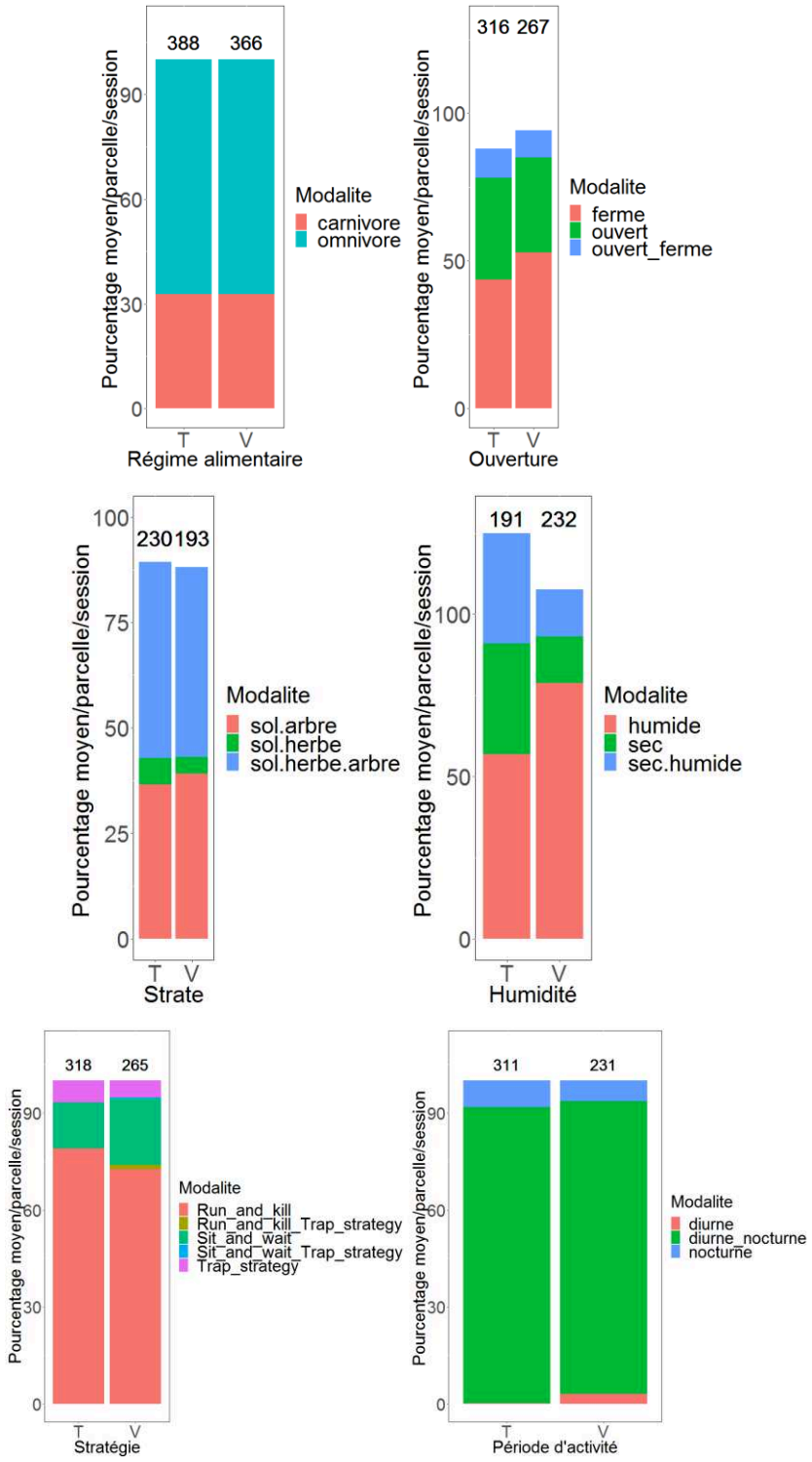


Figure 4. Pourcentage moyen des valeurs de traits pour chaque trait fonctionnel (l'abondance totale pour chaque type de parcelle est indiquée au-dessus des barres)

En verger-maraîcher, seule la valeur de trait « chasse à l'affût » avait un effet significatif négatif sur la présence de prédation (**Tab. 2**). En témoin, les valeurs de traits « habitat fermé », « sol et arbre » et « diurne et nocturne » avaient un effet significatif négatif sur la fréquence de prédation (**Tab. 2**).

Trait fonctionnel	Valeur de trait	Nombre d'occurrences	Moyenne de la différence (Présence-Absence) estimée (±erreur standard)	X^2	p-value
Régime alimentaire	omnivore	69	0,72(±0.92)	0,6	0,44
	carnivore	49	0,19(±0,61)	0,1	0,76
Ouverture de l'habitat	ouvert	39	-0,38(±0,57)	0,44	0,51
	ouvert et fermé	14	-0,42(±0,72)	0,34	0,56
	fermé	51	0,21(±0,56)	0,14	0,71
Strate	sol	40	0,75(±0,53)	1,99	0,16
	Sol-herbe-arbre	12	-1,46(±0,87)	2,84	0,09
	Sol et arbre	43	-0,41(±0,51)	0,63	0,43
Humidité	humide	50	0,061(±0,65)	0,01	0,93
	sec	12	-0,56(±0,70)	0,63	0,43
Stratégie de chasse	Chasse à courre	58	0,72(±0,61)	1,39	0,24
	Chasse à l'affût	**26**	**-1,13(±0,56)**	**4,01**	**0,05**
Période d'activité	Diurne et nocturne	67	0,57(±0,80)	0,52	0,47
	Nocturne	10	0,62(±0,72)	0.73	0.39

a. Verger-maraîcher

Trait fonctionnel	Valeur de trait	Nombre d'occurrences	Moyenne de la différence (Présence-Absence) estimée (±erreur standard)	X^2	p-value
Régime alimentaire	omnivore	71	0,20(±0,78)	0,06	0,8
	carnivore	46	-0,61(±0,48)	1,62	0,2
Ouverture de l'habitat	ouvert	38	-0,75(±0,48)	2,43	0,12
	Ouvert et fermé	28	0,38(±0,50)	0,59	0,44
	fermé	**45**	**-1,00(±0,48)**	**4,35**	**0,04**
Strate	sol	45	-0,047(±0,49)	0,01	0,92
	Sol et herbe	12	-0,30(±0,70)	0,19	0,66
	Sol-herbe-arbre	11	1,30(±0,73)	3,15	0,08
	Sol et arbre	**38**	**-1,35(±0,51)**	**7,09**	**0,01**
Humidité	humide	46	-0,025(±0,47)	0	0,96
	sec	30	0,20(±0,47)	0,18	0,67
	Sec-humide	12	-0,12(±0,65)	0,04	0,85
Stratégie de chasse	Chasse à courre	67	-1,01(±0,66)	2,36	0,12
	Chasse avec piège	12	0,81(±0,65)	1,57	0,21
	Chasse à l'affût	18	-0,21(0,58)	0,14	0,71
Période d'activité	**Diurne et nocturne**	**69**	**-1,60(±0,73)**	**4,76**	**0,03**
	nocturne	12	0,95(±0,65)	2,16	0,14

b. Témoin

Tableau 2. Effet de la présence des valeurs de traits les plus fréquentes (dans plus de 10 pièges) sur la fréquence de prédation dans les parcelles en verger-maraîcher (a.) et les parcelles témoins (b.)

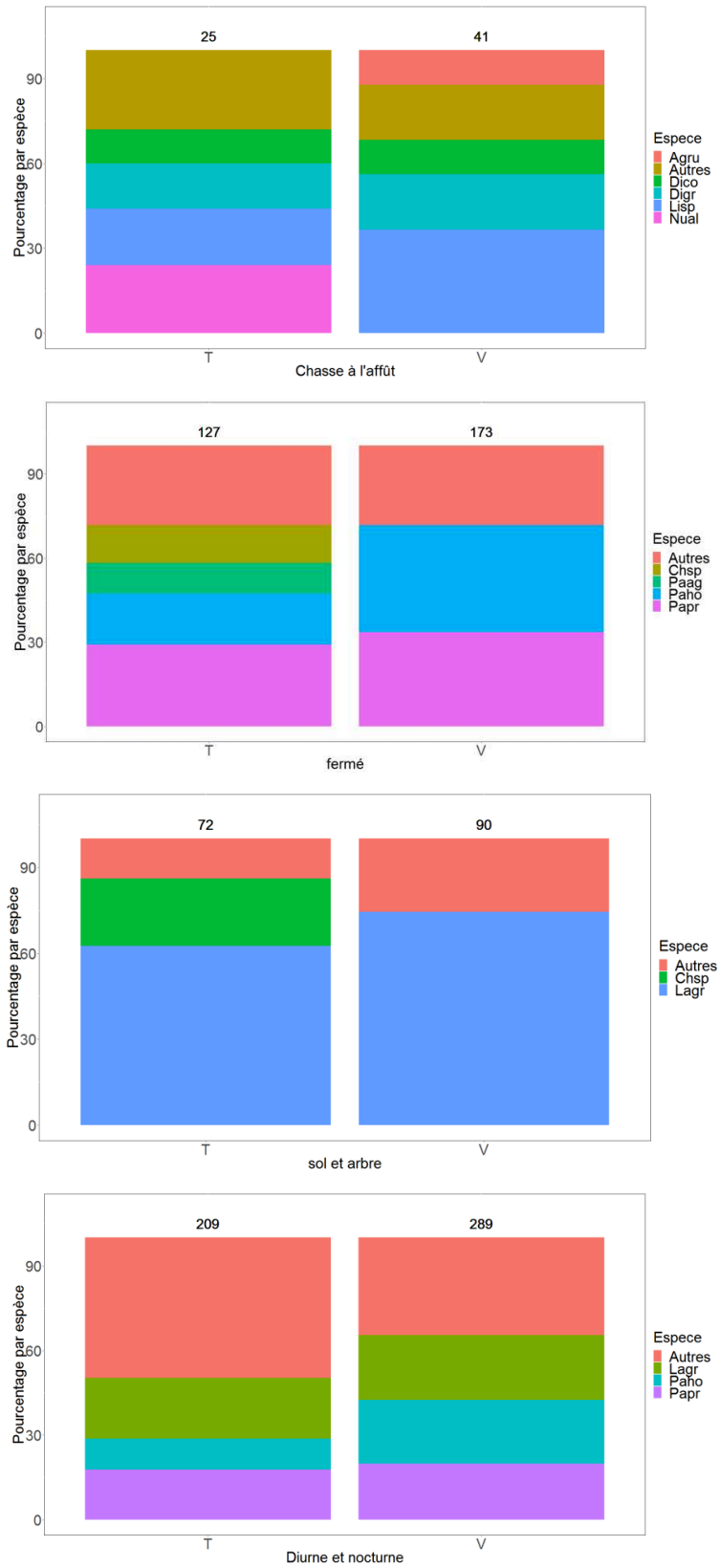


Figure 5. Répartition des espèces au sein des valeurs de traits dont la présence a un effet sur la présence de prédation (a. chasse à l'affût, b. habitat fermé, c. sol et arbre, d. diurne et nocturne)

La taille moyenne du corps n'avait pas d'effet sur la présence de prédation, en témoin comme en verger-maraîcher (**Tab.3**).

Type de parcelle	Taille du corps moyenne (en mm ; ±erreur type)	X^2	p-value
Verger-maraîcher	3,10(±0.16)	1,31	0,25
Témoin	2,97 (±0.33)	1,12	0,29

Tableau 3. Moyenne de la taille du corps des prédateurs en verger-maraîcher et en témoin et effet sur la fréquence de prédation. Les valeurs de X^2 et les p-value proviennent des glmm.

3.3.4. IDENTIFICATION DES ESPECES CONSOMMANT DES RAVAGEURS DES CHOUX ET DES ARBRES

3.3.4.1. SPECIFICITE DES AMORCES

43 échantillons de proies-cibles et 43 de proies non-cibles ont été testés. Des problèmes de spécificité ont été détectés seulement pour l'amorce de *Dysaphis plantaginae*. Celle-ci amplifie *Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae* pour de fortes concentrations en ADN (supérieures à 1ng/µL). De plus, 27 pucerons non-cibles ont été amplifiés par cette amorce. Trois pucerons non-cibles ont été amplifiés par l'amorce *Myzus persicae*, un par l'amorce d'*Aleyrodes proletella* et un par celle de *Brevicoryne brassicae*.

3.3.4.2. PREDATEURS POSITIFS AUX RAVAGEURS TESTES

367 prédateurs ont été testés au total. 136 provenait des parcelles témoins et 231 des parcelles en verger-maraîcher, correspondant à 32 *Carabidae*, 48 *Gnaphosidae*, 33 *Linyphiidae* et 254 *Lycosidae*. La principale proie consommée était *Myzus persicae* (6 prédateurs positifs, **Tab. 4**). Seulement 10 individus se sont révélés positifs à une proie testée dont deux *Lycosidae* à *Dysaphis plantaginae*.

Groupe	Espèces	Témoin	Verger-maraîcher
Carabidae	*Acupalpus meridianus*	1	0
	Amara aenea	0	1
	Anchomenus dorsalis	0	1
	Brachinus elegans	1	0
	Dixus clypeatus	1	0
	Harpalus affinis	7	1
	Harpalus distinguendus	1	3
	Microlestes sp	6	1
	Nebria brevicollis	0	1
	Ophonus azureus	1	0
	Ophonus subquadratus	1	0
	Pelecopsis parallela	0	1
	Poecilus cupreus	0	1
	Pseudoophonus rufipes	1	1
	Zuphium olens	1	0
Gnaphosidae	*Gnaphosa alacris*	3	1
	Gnaphosa lucifuga	1	1
	Gnaphosa sp	0	1
	Gnaphosidae sp.	2	0
	Heser nilicola	3	0
	Micaria guttigera	1	0
	Micaria pulicaria	0	3
	Nomisia exornata	1	0
	Setaphis carmeli	5	0
	Setaphis sp	1	0
	Trachyzelotes barbatus	6	2
	Trachyzelotes fuscipes	7	2
	Trachyzelotes holosericus	0	1
	Trochosa hispanica	1	2
	Trochosa ruricola	1	0
	Zelotes callidus	1	0
	Zelotes tenuis	0	2

Groupe	Espèces	Témoin	Verger-maraîcher
Linyphiidae	*Agyneta innotabilis*	1	0
	Agyneta rurestris	0	3
	Asagena italica	0	1
	Diplocephalus cristatus	0	1
	Diplocephalus graecus	2	6
	Diplostyla concolor	3	5
	Diplostyla graecus	1	0
	Erigone dentipalpis	0	2
	Improphantes improbulus	0	1
	Linyphiidae sp.	1	5
	Trichoncoides piscator	1	0
Lycosidae	*Lycosidae sp.*	0	2
	Pardosa agrestis	14	0
	Pardosa hortensis	20	74
	Pardosa proxima	36	100
	Pardosa sp.	3	2
	Pardosa vittata	0	1
	Xerolycosa miniata	0	1
	Xerolycosa nemoralis	0	1

Tableau 3. Répartition des prédateurs testés dans l'analyse des contenus stomacaux, par espèce, entre verger-maraîcher et témoin

	Nombre d'individus		Amorce													
			D. plantaginae		*C.pomonella*		*M. persicae*		*P.xylostella*		*P.rapae*		*B. brassicae*		*A.proletella*	
Famille	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T
Lycosidae	181	73	*2*	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Linyphiidae	24	9	*0*	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	15	33	*0*	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Carabidae	11	21	*0*	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	231	136	2	0	0	0	5	3	0	0	0	0	0	0	1	0

Tableau 4. Individus positifs aux proies-cibles

3.4. DISCUSSION

Le but de notre étude était de voir si l'identité des prédateurs avait un effet sur le taux de prédation et si cet effet différait selon le type de parcelles, verger-maraîcher ou témoin. Tout d'abord, la fréquence de prédation n'était pas significativement différente entre les deux types de parcelles. Puis, nous avons mis en évidence que seule *Pardosa proxima* avait un effet significatif positif sur la présence de prédation et uniquement en verger-maraîcher. Contrairement à nos hypothèses de départ, la présence d'espèces chassant à l'affût avait un effet négatif en verger-maraîcher et non en témoin. De plus, en parcelles témoin, la présence d'espèces d'habitat fermé, de celles vivant au sol et dans les arbres et de celles actives jour et nuit avait un effet négatif. Les analyses des contenus stomacaux présentant trop peu de positifs, les analyses ultérieures n'ont pu être effectuées.

La fréquence de prédation des pucerons des cartes sentinelles ne présentait pas de différence entre les deux types de parcelles. Ce résultat était inattendu. La fréquence de prédation des proies sentinelles diminue avec l'augmentation de proies à proximité. Ainsi, d'après nos résultats présentés au chapitre 3, nous nous attendions à une fréquence de prédation moins élevée en verger-maraîcher qu'en témoin car les abondances en ravageurs y étaient plus élevées (**cf Chapitre 3-Partie 1**). De plus, les abondances en prédateurs plus faibles nous confortaient dans cette idée. Les cartes de prédation étant constituées de 10 pucerons verts du pécher (*Myzus persicae*), on peut penser qu'elles mimaient la prédation des deux espèces de pucerons sur les choux c'est-à-dire *M. persicae* lui-même et *Brevicoryne brassicae*. Cependant, les pucerons étant collés sur la carte, la prédation pouvait également être confondue avec une consommation par des charognards (**Zou et al., 2017**).

Nos parcelles présentaient de nombreuses espèces rares de prédateurs. Les espèces dominantes étaient *Lasius grandis* (Lagr), et les araignées *Pardosa hortensis* (Paho) et *Pardosa proxima* (Papr) en verger-maraîcher et la fourmi *Lasius grandis* (Lagr), les araignées *Pardosa hortensis* (Paho) et *Pardosa proxima* (Papr) et l'anthicidae *Leptaleus rodriguesi* (Lero) dans les parcelles témoins. Seule la présence de *Pardosa proxima* avait un effet positif sur la fréquence de prédation en verger-maraîcher et cette espèce pourrait donc être une espèce fortement consommatrice de proies sentinelles, et potentiellement, de pucerons ravageurs du chou. La fréquence de prédation est multipliée par 3 quand cette espèce est présente. La variabilité de la fréquence de prédation reste cependant importante. Ainsi, la prédation dépendrait du moins en partie de cette espèce en verger-maraîcher alors qu'elle serait plutôt la résultante de plusieurs espèces en monoculture.

Avec l'approche fonctionnelle, plusieurs valeurs de traits ont démontré un effet négatif dans un des deux types de parcelles. En verger-maraîcher, la présence de prédateurs chassant à l'affût a un effet négatif sur la présence de prédation. Les prédateurs à l'affût présentent une technique de chasse relativement passive car ils ne recherchent pas leur proie et n'attaquent que celles venant à eux et passant à proximité de leur cachette. Ainsi, ces prédateurs ne consomment les ravageurs que lorsqu'ils s'établissent dans les légumes ou, s'ils restent au sol, lorsque les ravageurs tombent de leur plante-hôte. Ainsi,

ce type de prédateurs aurait une plus grande propension à la **prédation intraguilde** en attaquant les prédateurs mobiles (**Rosenheim and Corbett, 2003**). En augmentant l'hétérogénéité de l'habitat au sol, le verger-maraîcher fournirait davantage de cachettes aux prédateurs chassant à l'affût, augmentant ainsi leur succès de prédation sur les autres prédateurs.
En témoin, la fréquence de prédation est plus faible en présence de prédateurs chassant aussi bien de jour que de nuit. La chasse diurne est plus aisée dans les habitats dégagés telles que les monocultures car la chasse diurne se fait à vue ce qui pourrait favoriser la prédation intraguilde (**Bauer et al., 1977)**. Les prédateurs vivant à la fois au sol et dans les arbres ont également un effet négatif sur la prédation. Plus de 60% de ce groupe était constitué par la fourmi *Lasius grandis* et 30 % par les chilopodes en témoin **(Fig. 5).** Ces espèces pourraient exercer un effet d'**exclusion** des autres prédateurs ou de **prédation intraguilde**. Les fourmis sont connues pour attaquer les araignées ou les exclure (**Sanders et al., 2008**). Les chilopodes étaient pour la plupart de taille beaucoup plus grande (de l'ordre de 4cm) que les autres prédateurs (moins de 1cm). Les grands prédateurs étant plus prompts à la prédation intraguilde que les petits (**Rusch et al., 2013**), il est possible que ce soit le cas pour les chilopodes. La taille des prédateurs n'avait pas d'effet sur la présence de prédation dans les deux types de parcelles.

Les analyses des contenus stomacaux ont fourni trop peu de résultats pour permettre des analyses. Le faible nombre d'individus positifs est peut-être lié à un trop faible effectif de prédateurs testés. Une autre possibilité est que les prédateurs du sol ne soient pas les consommateurs principaux des ravageurs du chou ou des pommiers. Grâce à des expérimentations de cages à exclusion excluant soit les prédateurs du sol, soit les prédateurs volants, **Holland et al., 2008** ont attribué la réduction d'environ 90% des abondances en pucerons aux prédateurs volants contre moins de 20% pour les prédateurs du sol. Cependant, les prédateurs volants n'ont pas toujours d'effet sur la survie des ravageurs (par exemple, les chrysomèles dans **Otto et al., 2008**).

4. SYNTHESE DU CHAPITRE

La prédation des ravageurs est influencée par certaines caractéristiques de la communauté des prédateurs et parmi elles, la richesse spécifique, l'équitabilité, la complémentarité, les abondances, les intéractions entre prédateurs (dont la prédation intraguilde) et la présence de prédateurs clé de voûte dont la présence, indépendamment de leur abondance, pouvait modifier le taux de prédation. L'objectif de cette étude était de déterminer si celles-ci différaient en verger-maraîcher et en monoculture maraîchère. Nous avons donc comparé ces caractéristiques entre les deux types de parcelles ainsi que le taux de prédation estimé avec des proies sentinelles. **Le verger-maraîcher ne favorise pas l'émergence d'une communauté de prédateurs efficace** c'est-à-dire conduisant à un plus fort taux de prédation des ravageurs. Au vu de ce résultat, on aurait pensé que la fréquence de prédation calculée à partir des cartes de prédation serait plus faible en verger-maraîcher qu'en témoin. Or **elle ne diffère pas** entre les deux types de parcelles. A l'échelle de la parcelle, **20% des espèces sont moins abondantes en vergers-maraîchers** qu'en parcelles témoins et l**a richesse**

spécifique, la diversité de Shannon et l'équitabilité y sont également plus faibles. Les différences étaient surtout visibles en fin de saison. Les indices de complémentarité fonctionnelle et de prédation intraguilde ne présentaient pas de différence entre les deux types de parcelles. Ces plus faibles niveaux d'indices en verger-maraîcher, mesurés au niveau des légumes, relèvent peut-être en partie d'un effet de dilution des prédateurs (plus de proies alternatives en verger-maraîcher), de l'échelle temporelle étudiée (une saison de culture) et/ou du faible niveau de complexité de la parcelle (deux espèces cultivées, **Fig. 6**).

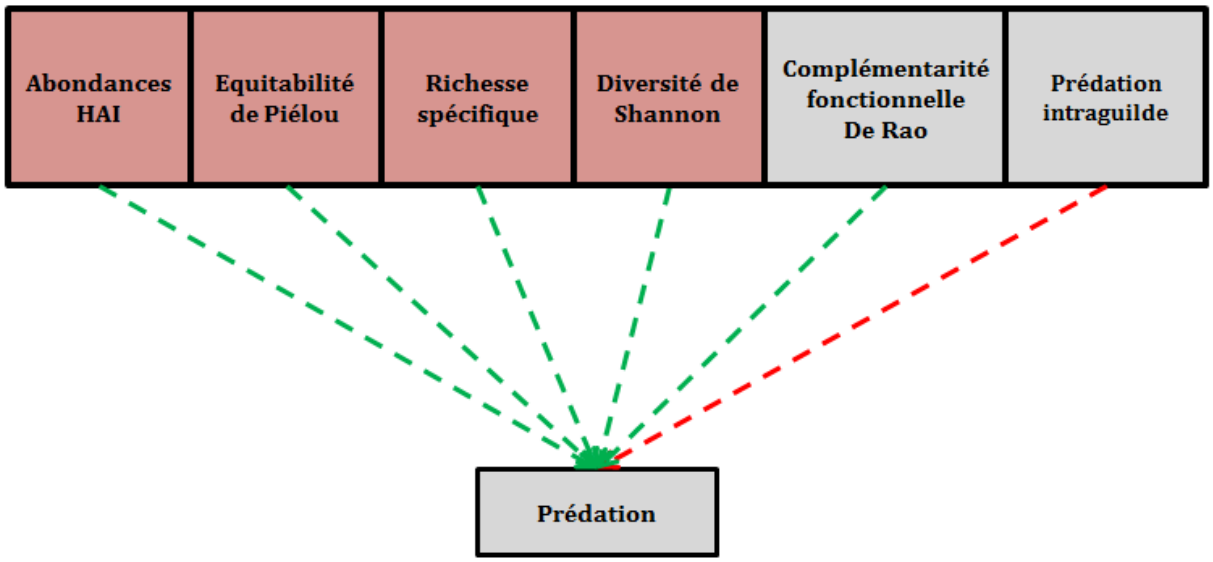


Figure 6. Synthèse des différences entre verger-maraîcher et témoin pour les indices taxonomiques et fonctionnels et le taux de prédation (flèche verte : effet positif ; flèche rouge : négatif ; carré rouge : plus faible en verger-maraîcher ; carré gris : pas de différence)

A l'échelle du chou, les espèces et les groupes taxonomiques les plus fréquents étaient globalement les mêmes sur les deux types de parcelles. Par contre, ce n'étaient pas les mêmes groupes qui avaient un effet sur la prédation. En verger-maraîcher, la prédation est plus élevée quand ***Pardosa proxima*** est présente. Elle est plus faible lorsque des prédateurs **chassant à l'affût** sont présents car leur succès de prédation sur les autres prédateurs (prédation intraguilde) serait favorisé par la présence de refuges en verger-maraîcher. En témoin, **les prédateurs chassant de nuit comme de jour**, ceux **vivant au sol et dans les arbres** et ceux de **milieu fermé** avaient un effet négatif sur la prédation. Les analyses des contenus stomacaux présentant trop peu de prédateurs positifs aux proies-cibles, les analyses n'ont pu être effectuées (**Tab. 5**).

		Groupes taxonomiques		Groupes fonctionnels	
		Verger-maraîcher	Témoin	Verger-maraîcher	Témoin
Groupes dominants		*Lasius grandis* *Pardosa hortensis* *Pardosa proxima*	*Lasius grandis* *Pardosa hortensis* *Pardosa proxima* ***Leptaleus rodriguesi***	omnivore carnivore ouvert ouvert-fermé fermé sol sol-herbe-arbre sol-arbre humide sec chasse à courre chasse à l'affût chasse avec piège diurne-nocturne nocturne	omnivore carnivore ouvert ouvert-fermé fermé sol **sol-herbe** sol-herbe-arbre sol-arbre humide sec chasse à courre chasse à l'affût chasse avec piège diurne-nocturne nocturne
Groupes clés de voûte	avec effet positif	***Pardosa hortensis***	-	-	**diurne-nocturne**
	avec effet négatif	-	-	**chasse à l'affût**	**fermé** **sol-arbre**

Tableau 5. Groupes dominants et groupes « clés de voûte » (les groupes en rouge sont ceux qui diffèrent entre les types de parcelles)

Concernant **l'absence de différence de fréquence de prédation**, il est possible que ce résultat soit **la résultante de la prédation des deux pucerons présents sur les choux *Myzus persicae* et *Brevicoryne brassicae***. En effet, nos estimations de la prédation (**cf Chapitre 3**) indiquaient que pour le premier, le taux de prédation était plus faible en verger-maraîcher et pour le second en témoin. En parallèle, cette absence de différence ne concorde pas avec ceux concernant la communauté de prédateurs ce qui soulève l'idée que le taux de prédation est également dépendant du ravageur étudié. En conclusion**, la communauté de prédateurs est modifiée en verger-maraîcher par rapport à la parcelle témoin et semble moins efficace dans la prédation**. Cela serait possiblement dû à un **effet de dilution des prédateurs**. Cependant, la fréquence de prédation ne présente pas de différence entre les deux types de parcelles qui doit donc être également **influencée par la guilde des ravageurs**.

DISCUSSION

INTRODUCTION

Dans cette thèse, nous avons effectué toutes nos expérimentations sur des parcelles expérimentales, beaucoup plus simples dans leur aménagement que les parcelles des agriculteurs. Cela a permis d'étudier les mécanismes de régulation des ravageurs des légumes en limitant la variabilité au sein des parcelles et entres les parcelles.

Dans cette discussion, nous allons dans un premier temps, **synthétiser les résultats obtenus et faire le lien entre eux**. Dans un deuxième temps, nous allons **pointer les limites des expérimentations**. Puis, nous allons **proposer des pistes pour approfondir les analyses**. En dernier lieu, nous proposerons dans les perspectives des **études permettant de comprendre les liens entre les variables environnementales et la régulation des ravageurs en verger-maraîcher**.

1. SYNTHESE DES RESULTATS

D'après nos résultats, le **verger-maraîcher favoriserait certains ravageurs des légumes** : *Myzus persicae*, les chenilles et les aleurodes (les œufs et les pupariums) présentaient une abondance plus élevée en verger-maraîcher qu'en parcelle témoin alors que le puceron du chou *Brevicoryne brassicae*, y présentait une abondance plus faible. Les abondances des aleurodes adultes et des œufs de Lépidoptères ne différaient pas entre les deux types de parcelles. Ces résultats vont à l'encontre de nos hypothèses de départ. En effet, la diversification végétale conduit le plus souvent à une diminution des abondances en ravageurs (**cf Chapitre 1- Tab. 1**) même si en agroforesterie, cela n'est pas avéré pour les associations entre arbres agroforestiers et cultures annuelles (**Pumarino et al., 2015**). Ces résultats peuvent être expliqués par des différences entre les deux types de parcelles pour les mécanismes régissant la prédation, la survie et l'immigration des ravageurs.

1.1. LA PREDATION ET LES PREDATEURS

1.1.1. LE TAUX DE PREDATION

La prédation a été estimée par trois méthodes : 1) avec des cartes de prédation et 2) l'analyse des contenus stomacaux des prédateurs et 3) à l'aide du modèle de dynamique des populations.

Les résultats des cartes de prédation ne montrent pas de différences entre types de parcelles, sauf à la première date pour un seul bloc, pour laquelle elle était plus élevée en témoin, et les résultats des analyses de contenus stomacaux sont trop peu nombreux pour dégager une tendance nette. Si l'on synthétise les résultats obtenus avec ces trois méthodes, il est donc difficile d'avoir une réponse claire si ce n'est **qu'un bénéfice à court terme du verger-maraîcher en termes de prédation des ravageurs est peu probable** et qu'il y aurait au contraire une faible tendance à plus de prédation en parcelle témoin.

Cependant, avec le modèle de dynamique de population, nous avons vu que les différences de prédation entre verger-maraîcher et témoin dépendaient du ravageur considéré. Pour *Myzus persicae* et les chenilles, la prédation était plus élevée en témoin et pour *Brevicoryne brassicae*, elle était plus élevée en verger-maraîcher.

1.1.2. UNE COMMUNAUTE DE PREDATEURS MOINS RICHE ET PROBABLEMENT MOINS EFFICACE EN VERGER-MARAICHER

Nos résultats sur l'étude de la communauté des prédateurs sont cohérents avec ceux que nous avons obtenus sur la prédation. Les espèces et les groupes fonctionnels les plus fréquents étaient globalement les mêmes sur les deux types de parcelles. Cependant, les abondances étaient plus élevées en parcelles témoins qu'en verger-maraîcher. En nous appuyant sur les indices calculés, nous avons vu que les communautés de prédateurs étaient différentes entre verger-maraîcher et témoin. **20% des espèces sont moins abondantes en verger-maraîchers** qu'en parcelles témoins et l**a richesse spécifique, la diversité de Shannon et l'équitabilité y sont également plus faibles.** En faisant l'hypothèse que les espèces échantillonnées sont bien prédatrices des ravageurs du chou, ceci conduirait à une prédation plus faible de ces ravageurs en verger-maraîcher.

1.1.3. LE VERGER-MARAICHER PROMEUT UNE PREDATION ASSUREE PAR PEU D'ESPECES PLUTOT QUE PAR UNE COMMUNAUTE D'ESPECES

Le verger-maraîcher présentait une espèce possiblement clé de voûte *Pardosa proxima* dont la présence augmentait la fréquence de prédation des proies sentinelles. De plus, celle-ci présentait la deuxième plus forte activité-densité de toutes les espèces échantillonnées en verger-maraîcher. En parallèle, le verger-maraîcher présentait une plus faible équitabilité des abondances en prédateurs que les parcelles témoins. Ces résultats laissent penser qu'en verger-maraîcher, la prédation serait plus le fait de quelques espèces (dont *Pardosa proxima* en ce qui concerne les proies sentinelles) qu'en parcelle témoin. Les parcelles témoins ne comptent pas d'espèce ou de groupe fonctionnel dont la présence augmente la prédation.

1.1.4. LES ANTAGONISMES ENTRE ESPECES SONT MODIFIES EN VERGER-MARAICHER COMPARE AUX PARCELLES TEMOINS

Des groupes fonctionnels ayant un impact négatif sur la prédation des proies sentinelles ont été mis en évidence en verger-maraîcher comme en parcelle témoin mais ils diffèrent entre types de parcelles. Cet impact négatif peut résulter d'antagonismes entre prédateurs tels que l'exclusion des autres prédateurs, ou la prédation intraguilde. Ce résultat soulève deux points :1) les groupes clé de voûte défavorisant la prédation ne sont pas les mêmes dans les deux types de parcelles et 2) d'un point de vue méthodologique, parmi les groupes fonctionnels clés de voûte, certains ne présentent en théorie pas de lien avec les antagonismes entre prédateurs et doivent donc être corrélés avec d'autres traits. En verger-maraîcher, la fréquence de prédation est plus faible en présence des prédateurs **chassant à l'affût** et en témoin, en présence de prédateurs **vivant au sol et dans les arbres**, en **milieu fermé ou à la fois diurnes et nocturnes.** L'effet des taxons chassant à l'affût était prévisible et l'effet des taxons actifs jour et nuit peut s'expliquer par une plus forte activité en parcelle témoins. Mais il est inattendu

pour les deux autres groupes fonctionnels. On peut penser que certains traits étaient corrélés à d'autres pouvant expliquer cet impact négatif sur la prédation.

1.1.5. COMBINAISON ENTRE LES CARACTERISTIQUES DE LA COMMUNAUTE DE PREDATEURS PRESENTE ET DU RAVAGEUR CONSIDERE

Les plus faibles taux de prédation de *Myzus persicae* et des chenilles en verger-maraîcher seraient expliqués par le fait que la communauté de prédateurs y serait moins riche (c'est-à-dire avec une richesse spécifique, des abondances par espèce, une équitabilité et une diversité de Shannon plus faibles) et donc moins efficace. Cependant, la plus forte prédation de *Brevicoryne brassicae* en verger-maraîcher reste inexpliquée. Ce cas est intéressant car il souligne l'intérêt de considérer plusieurs ravageurs plutôt que de se centrer sur une seule espèce. Il permet également d'entrevoir l'effet de la combinaison entre les caractéristiques de la communauté de prédateurs présente et celles du ravageur considéré.

Le verger-maraîcher favorise une prédation due à quelques espèces fortement consommatrices de ravageurs. Les communautés de prédateurs très diversifiées ont un impact d'autant plus fort sur les ravageurs que ces derniers sont dispersés (**Tylianakis et Romo, 2012**). On peut penser qu'à l'inverse, quand peu d'espèces assurent la fonction de prédation, celles-ci ont impact plus fort sur les **ravageurs plus regroupés.** En témoin, la communauté de prédateurs est plus riche et donc a un impact fort sur les ravageurs plus dispersés comme *Myzus persicae* et les chenilles (nous avions très peu de *Pieris brassicae*, seule chenille à comportement grégaire de notre étude, en comparaison aux chenilles isolées comme *Pieris rapae* ou *Plutella xylostella*) et en verger-maraîcher, la prédation serait assurée par que quelques espèces (dont *Pardosa proxima*) qui auraient un impact plus fort sur les ravageurs vivant en grande colonie comme *Brevicoryne brassicae* que sur celles plus éparpillées comme *Myzus persicae*.

1.2. LA SURVIE ET L'IMMIGRATION DES RAVAGEURS

La survie de *Myzus persicae* et des chenilles étaient plus élevées en verger-maraîcher qu'en témoin. C'était l'inverse pour les œufs de Lépidoptères. L'immigration de *Myzus persicae* était plus faible en verger-maraîcher. Les **conditions climatiques** sont plus tamponnées en verger-maraîcher et favoriseraient donc la survie des ravageurs. Cependant, cet effet direct du microclimat dépend du ravageur (**Dempster et al., 1967**). Le microclimat généré peut également avoir un **effet indirect** en modifiant les interactions de compétition entre ravageurs. Une hypothèse pouvant expliquer la plus faible immigration de *Myzus persicae* en verger-maraîcher serait l'effet barrière des arbres. Cependant, ce résultat est à nuancer car l'immigration des autres ravageurs ne différait pas entre les deux types de parcelles.

1.3. EVOLUTION DANS LE TEMPS DES DIFFERENCES ENTRE TYPES DE PARCELLES

Les différences d'abondances en ravageurs et en prédateurs diminuent en fin de saison. En revanche, les différences d'indices caractérisant la communauté de prédateurs sont significatives principalement en fin de saison.

2. AVANTAGES ET LIMITES DES METHODES EMPLOYEES

2.1. FAIBLES EFFECTIFS DE PREDATEURS ET DE RAVAGEURS ET IMPACT SUR LES INTERPRETATIONS

Les effectifs des ravageurs et des prédateurs sont bien plus faibles dans notre étude que dans la littérature. Ces plus faibles effectifs sont dus aux échelles spatiale et temporelle prises en compte dans nos suivis. En effet, l'utilisation de parcelles expérimentales réduit considérablement le nombre de parcelles suivies par rapport à des situations de production. Les suivis ne pouvaient se faire à l'échelle de la parcelle et nous avons donc choisi de prendre comme unité d'échantillonnage le chou. Les abondances estimées sont donc des abondances par chou alors que dans d'autres études, plusieurs plantes sont suivies et les abondances sommées par parcelle. De plus, les abondances des prédateurs correspondent à un piégeage sur 24h. D'autres études relèvent les pièges après une semaine. Ces faibles abondances ont un effet sur la significativité des résultats. On note d'ailleurs pour les indices de la communauté de prédateurs, que les différences ne sont significatives qu'en fin de saison, ce qui pourrait être dû au fait que les abondances en prédateurs augmentent au cours de la saison.

2.2. LA PREDATION

2.2.1. COMPARAISON DE L'UTILISATION DES CARTES DE PREDATION, DU MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION ET DE L'ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX

Estimer la prédation des ravageurs est une tâche ardue, car, contrairement au parasitisme par exemple, il n'est pas possible d'y avoir directement accès. Nous avons utilisé trois méthodes pour estimer la prédation dans les parcelles expérimentales car elles sont complémentaires et ne mesurent pas exactement la même chose. Le paramètre du modèle de dynamique des populations correspond au taux de ravageurs consommés pour un prédateur à chaque pas de temps (pour une semaine dans notre cas). Les cartes de prédation permettent quant à elles d'acter la consommation de ravageurs mais elles fournissent une indication de la prédation globale et non par ravageur. L'analyse des contenus stomacaux permet d'établir qu'un prédateur a consommé un ravageur. On obtient donc un taux de prédateurs positifs par espèce de ravageur et par espèce de prédateur.

Ces trois méthodes ont des avantages et des limites. Le modèle de dynamique des populations donne une mesure du taux de prédation du ravageur étudié. Par contre, cette méthode demande un effort d'échantillonnage conséquent. En effet, de nombreux paramètres sont à estimer ce qui nécessite un grand nombre de données. De plus, les

données collectées proviennent d'expérimentation de cages à exclusion pouvant être assez lourdes.

L'utilisation des proies sentinelles est beaucoup plus facile et rapide à mettre en place même s'il faut compter le temps de préparation. Cependant, elle ne reproduit pas exactement la prédation du ravageur étudié. De plus, la prédation ne peut être distinguée de l'activité charognard.

L'analyse des contenus stomacaux a l'avantage d'identifier directement le prédateur alors qu'avec les deux autres méthodes, le prédateur peut, parfois, être identifié indirectement en corrélant son abondance ou sa présence estimée grâce à un piégeage et le taux de prédation calculé par l'une ou l'autre des méthodes. Cependant, elle requiert également le piégeage de nombreux individus car le taux de positifs est assez faible. Si le nombre d'individus positifs est élevé, on peut obtenir une fréquence de consommation d'un ravageur par espèce de prédateur. Cette méthode est également beaucoup plus coûteuse que les deux autres.

2.2.2. Utiliser des indicateurs de la predation : les indices taxonomiques et fonctionnels appliques a la communaute de predateurs

Une autre alternative pour comparer la prédation entre deux habitats est d'utiliser des indicateurs dont l'impact sur le taux de prédation des ravageurs a été avéré dans la littérature. C'est ce que nous avons fait avec l'utilisation des indices taxonomiques et fonctionnels caractérisant la communauté de prédateurs. Leur calcul repose sur un travail de taxonomie assez important et pour l'indice de complémentarité fonctionnelle, sur la recherche des traits fonctionnels des espèces.

2.2.2.1. Quels predateurs prendre en compte dans le calcul des indices ?

Le calcul des indices pose la question de **l'étendue des espèces à prendre en compte**. Pour connaître les tendances de la communauté de prédateurs selon le type de parcelles, nous avons associé identifications à la famille pour 6 sessions (**Chapitre 1-Partie 1**) et identification à l'espèce pour trois sessions (**Chapitre 2-Partie 2**). Identifier les espèces nécessite du temps, du matériel (une loupe binoculaire) et des connaissances en taxonomie pour plusieurs groupes (**Cardoso et al., 2004**). Deux alternatives sont possibles : 1) opter pour un **niveau taxonomique plus élevé** dont l'identification serait plus rapide et requerrait moins de connaissances que celle à l'espèce et 2) **se focaliser sur un groupe taxonomique particulier** pour réduire le panel de connaissances nécessaires à l'identification à l'espèce (**Cardoso et al., 2004**). Concernant le niveau taxonomique, **Cardoso et al., 2004** ont montré que le l'identification au genre pouvait prédire la richesse spécifique mais pas l'identification à la famille. Ils notent cependant deux limites : 1) le genre est susceptible de changer, la taxonomie étant en constante évolution et 2) le genre peut nécessiter une aussi grande difficulté à identifier que l'espèce. De plus, utiliser un niveau taxonomique plus élevé peut conduire à des erreurs en considérant une espèce comme prédatrice alors que ce n'est pas le cas. On peut citer

l'exemple des araignées *Zodaridae* qui consomment exclusivement des fourmis et donc ne sont pas prédatrices de ravageurs. L'autre possibilité est de se focaliser sur un groupe taxonomique particulier qui serait un bon indicateur de la communauté des prédateurs car présentant une large diversité ou étant les prédateurs principaux des ravageurs. Les araignées et les carabes sont souvent utilisés (**Kromp, 1999; Marc et al., 1999)**.

Nous avons adopté une démarche intermédiaire entre la taxonomie complète de la communauté de prédateurs et la focalisation sur des groupes indicateurs. Nous avons cherché à appréhender l'ensemble de la communauté de prédateurs en associant trois techniques de comptage et ensuite, la taxonomie a été effectuée uniquement sur les prédateurs du sol. Nous avons donc combiné les deux approches. La question qui en ressort est de savoir si les prédateurs du sol sont bien représentatifs de l'ensemble de la communauté de prédateurs. **Holland et al. (2008)** notent que ce sont les parasitoïdes et les prédateurs volants qui occasionnent la plus grande réduction des abondances de pucerons des céréales. Dans notre étude, peu de prédateurs volants ont été recensés ce qui est soit dû à un défaut dans la méthode d'échantillonnage, soit à une absence réelle de ce groupe de prédateurs. La méthodologie employée correspondait à des sessions d'observation de 5min. Les pièges englués sont la méthode la plus classique pour estimer les abondances en prédateurs volants. Cependant, nous souhaitions employer une méthode non-létale et l'associer à une méthode pour effectuer l'identification taxonomique devant préserver la morphologie des espèces capturées. Nous avons donc également essayé un piège englué avec adhésif repositionnable mais aucun prédateur n'a été attrapé, l'adhésif n'étant certainement pas assez fort. L'utilisation de caméras pourrait permettre d'estimer de manière non-létale les abondances en prédateurs volants mais ne permet pas d'identifier les espèces (**cf Chapitre 4**). De même, la prédation est souvent attribuée à des prédateurs plus spécifiques. Parmi eux, les larves de coléoptères, de syrphes ou de punaises, sont très peu mobiles et s'ils elles se trouvent sur les légumes, se spécialisent de ce fait sur les ravageurs. Durant les comptages sur les choux, nous n'avons vu que très peu de larves prédatrices ce qui rend l'estimation de leur importance dans la prédation difficile. D'autres « prédateurs » spécifiques sont les parasitoïdes. Nous avons compté les momies de pucerons présentes. Des analyses préliminaires n'avaient pas montré de différence de taux de parasitisme en entre verger-maraîchers et parcelles témoins en monoculture (**Annexe B**). Ces données pourraient servir pour une prochaine analyse plus approfondie.

2.2.2.2. LIMITES DE L'APPROCHE FONCTIONNELLE

L'approche fonctionnelle présente des avantages (**cf Chapitre 1 et Chapitre 4**) mais le recueil des traits écologiques sur lequel elle repose, reste difficile. Attribuer une modalité de trait à une espèce dépend du fait que le trait ait été déterminé (donc de l'existence d'études sur la biologie de l'espèce) et de l'accès aux études en question.

Les insectes et les arachnides restent des groupes très mal connus et donc peu de d'études sur les traits existent par rapport au nombre d'espèces. Cette limite est parfois palliée par le fait que certaines valeurs de traits peuvent être communes à un rang taxonomique plus élevé (par exemple, **Cardoso et al., 2003** pour les araignées et **Bonadona, 1991** pour les *Anthicidae*). La sémantique employée n'est de plus, pas

toujours la même et un trait peut être nommé de différentes façons selon les auteurs (**Pey et al., 2014**).

Ce problème de sémantique est particulièrement important pour considérer **l'échelle spatiale utilisée pour les traits liés à l'habitat**. Notre étude est une bonne illustration de ce type de problème car nous avons par exemple, trouvé des espèces de milieu fermé dans un milieu ouvert (parcelles témoins en monoculture). A l'échelle de la parcelle, le milieu fermé correspond à un habitat avec des arbres (ou avec d'autres plantes hautes) conduisant à un effet d'ombrage notable et de ce fait, à des températures plus fraîches et une humidité plus élevée, variant moins que dans les milieux ouverts. Or, à l'échelle de l'insecte ou de l'araignée, le milieu fermé peut correspondre à un micro-habitat ayant les mêmes effets que les arbres mais à une bien plus petite échelle. Une possibilité serait d'estimer la fourchette de température et d'humidité dans laquelle vit l'espèce et de comparer avec les valeurs effectives de ces deux variables climatiques dans la parcelle. Cependant, très peu d'études ont été effectuées sur les optima climatiques des prédateurs et dans ce cas également, les données climatiques devraient être mesurées à l'échelle du microhabitat, difficile à appréhender (**Pincebourde et al., 2016** soulèvent ce problème pour les ravageurs). De plus, pour les traits liés à l'habitat, la majeure partie de la littérature disponible provient des inventaires naturalistes, actant de la présence d'une espèce dans un habitat donné. Par exemple, pour les prédateurs présents dans plusieurs strates (sol, herbe et/ou arbre), nous avons combiné des études actant de la présence de l'espèce dans une strate et des études la présentant dans une autre strate. Il est donc possible que cette espèce soit présente dans la dernière strate mais que 1) soit aucune étude l'atteste, soit 2) soit nous n'avons pas trouvé l'étude le mettant en évidence. Nous avons donc attribué nous-même une valeur de trait aux espèces en nous basant sur la littérature disponible. Des initiatives telles que la base de données Betsi (**Pey et al., 2014**) émergent pour regrouper les valeurs de traits disponibles et homogénéiser la sémantique. Une partie des valeurs de traits de notre étude provient d'ailleurs de cette base de données.

Les valeurs manquantes sont donc très probables. Dans notre étude, 25% des valeurs de traits n'étaient pas renseignées. De plus, ces valeurs manquantes n'étaient pas répartie au hasard entre les espèces ce qui peut biaiser les résultats **(Nakagawa and Freckleton, 2008**). Ainsi les résultats des corrélations entre fréquence d'une valeur de trait et fréquence de prédation ont pu être influencés par la répartition des valeurs manquantes entre les espèces. Concernant le calcul de l'indice de complémentarité fonctionnelle, la présence de données manquantes a été prise en compte en utilisant la distance de Gower. La similarité entre deux espèces correspond à la somme des similarités divisée par le nombre de combinaisons entre deux modalités de traits existantes (**Gower, 1971**). La valeur de la similarité est donc pondérée par le nombre de valeurs manquantes mais ne prend pas en compte le fait que celles-ci soient distribuées au hasard.

Une autre limite à prendre en compte est la **corrélation entre les traits**. Dans notre étude, cela pourrait se traduire par la mise en évidence de groupes fonctionnels dont la présence avait un impact négatif sur la prédation alors qu'ils ne semblent pas avoir de lien avec de possibles antagonismes entre prédateurs. La distance de Mahalanobis permet de prendre en compte cette corrélation (**Botta-Dukat et al., 2005**).

2.3. CHOIX DE PARCELLES EXPERIMENTALES SIMPLIFIEES

L'aménagement de la parcelle (comme les espèces cultivées utilisées ou la distance entre arbres et cultures maraîchères) et les pratiques agricoles (comme le paillage ou l'utilisation de pesticides) peuvent agir sur la régulation des ravageurs (**cf Chapitre 1**). Leur prise en compte complexifie encore davantage l'étude des mécanismes de la régulation des ravageurs. Nous avons donc voulu réduire au maximum la complexité en établissant des parcelles en verger-maraîcher les plus simples possibles aussi bien sur le plan de l'aménagement (une espèce d'arbres, en ligne et une espèce de légumes) que sur le plan des pratiques, en n'utilisant aucun insecticide. Cependant, les différences d'enherbement au sein et autour des parcelles restent à prendre en compte. Le deuxième avantage de l'utilisation de parcelles expérimentales simplifiées est de pouvoir ne pas intervenir sur les ravageurs et d'observer ainsi les dynamiques naturelles de leurs populations. Cela conduit au sacrifice de la récolte ce qui est plus difficile à mettre en place chez un agriculteur.

2.4. AVANTAGES DE L'APPROCHE BAYESIENNE

Les statistiques bayésiennes offrent une plus grande flexibilité que les statistiques fréquentistes, ce qui permet de modéliser des systèmes complexes (**Clark et al., 2005).** Cette complexité provient à la fois de l'objet d'étude (systèmes biologiques) mais aussi de l'échantillonnage (méthodologie). Avec l'approche bayésienne, la variabilité peut être divisée en deux parties :

- la variabilité liée au processus d'échantillonnage qui dépend de la taille de l'échantillonnage
- la variabilité provenant des données (**Clark et al., 2005**).

La complexité est alors décomposée en plusieurs niveaux plus faciles à appréhender (**Clark et al., 2005**).

D'un point de vue méthodologique, l'approche bayésienne permet d'analyser des jeux de données déséquilibrés. Dans la **partie 1 du Chapitre 3**, nous avons pris en considération dans les comparaisons d'abondances de ravageurs et de prédateurs entre les deux types de parcelles le fait que certains choux avaient été échantillonnés à plusieurs sessions et donc que les abondances estimées sur ces choux n'étaient pas indépendantes. Ce type de données est généralement analysé avec un **modèle autorégressif**, mais les implémentations de ces modèles ne savent pas gérer le fait que tous les choux n'aient pas été échantillonnés à toutes les sessions. Avec l'approche bayésienne il est possible d'appliquer le modèle autorégressif sur une variable latente, pour laquelle on estime les valeurs d'abondance à toutes les sessions. Ainsi, l'approche bayésienne permet de maintenir la puissance de l'analyse malgré un jeu de données partiellement répétées.

3. COMPLETER LA COMPREHENSION DES MECANISMES DE LA REGULATION DES RAVAGEURS EN VERGER-MARAICHER

Nos résultats ont permis de 1) mieux comprendre les liens entre communautés de prédateurs et de ravageurs et 2) commencer à estimer l'impact du couvert agroforestier sur la survie et l'immigration des ravageurs. Ce dernier effet, correspondant à un effet *bottom-up* reste encore à approfondir. De plus, nos interprétations reposent sur des hypothèses fortes concernant le microclimat généré par les arbres et ses répercussions sur les communautés de prédateurs et les proies alternatives. L'effet inverse de la présence de légumes sur la régulation des ravageurs des arbres reste également à étudier.

3.1. INTEGRER LES PREDATEURS AU MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION (CHAPITRE 3 PARTIE 2)

Dans notre modèle, la prédation ne dépend pas de la communauté de prédateurs présente (l'abondance en prédateurs P : P=1 ; **cf Chapitre 1-Partie 2**). C'est une simplification forte car dans la littérature et dans cette thèse, on voit que les caractéristiques de la communauté agissent de façon prépondérante sur le taux de prédation. La question qui se pose est de choisir quelle caractéristique inclure. On pense assez rapidement à l'effet des abondances en prédateurs mais d'autres caractéristiques (Richesse spécifique, Diversité de Shannon, Equitabilité de Piélou, Complémentarité fonctionnelle, **cf Chapitres 1 et 3**) sont également importantes. Dans notre modèle, P peut représenter chacune d'entre elles car le lien entre la valeur de ces indices et la prédation est proportionnel. Cependant, les indices de diversité de Shannon et de complémentarité fonctionnelle de Rao reposent à la fois sur le nombre de groupes (taxonomiques ou fonctionnels) et sur leurs abondances relatives qui étaient très faibles à l'échelle de l'échantillon(très souvent moins de 10 prédateurs). Ils sont donc difficilement calculables à l'échelle du chou, échelle utilisée dans le modèle de dynamique de populations.

3.2. COMPETITION ENTRE RAVAGEURS ET L'IMPACT SUR LES DEGATS

La compétition entre ravageurs correspond à l'effet négatif de la présence d'un ravageur sur l'abondance d'un autre ravageur. Son étude serait donc nécessaire pour compléter la compréhension des mécanismes régissant la régulation des ravageurs. L'étude de la guilde des ravageurs peut ensuite être liée à un niveau de dégâts. En parallèle des expérimentations, nous avons également fait une mesure des dégâts sur les choux. Nous avons mesuré la surface de limbe consommée par feuille pour toutes les feuilles des choux échantillonnés. Cette mesure correspond à la quantité de biomasse consommée par les ravageurs masticateurs (chenilles et gastéropodes). Dans cette thèse, on suppose que plus l'abondance en ravageurs est faible, plus le niveau de dégâts sera faible. Or, les espèces de ravageurs ne causent pas les mêmes niveaux de dégâts. Par exemple, *Myzus persicae* entraîne peu de dégâts sur les choux comparé à *Brevicoryne brassicae* (**Porteneuve, 2015**). Cette étape est intéressante pour s'approcher de l'application des résultats chez les agriculteurs.

3.3. Effet d'une saison a l'autre sur la communaute de predateurs

Nous avons relevé les abondances en prédateurs du sol et en ravageurs en 2017 également pour les parcelles en verger-maraîcher. Ainsi, il est possible de déterminer si ces abondances augmentent d'une saison à l'autre en verger-maraîcher.

3.4. Verifier les hypotheses : plus de niches ecologiques disponibles en verger-maraicher et effet de dilution

Nos interprétations reposent sur plusieurs hypothèses fortes portant sur le microclimat et sur l'effet de dilution. Ainsi, des études complémentaires pour vérifier ces hypothèses sont nécessaires.

3.4.1. Un microclimat plus favorable et plus heterogene en verger-maraicher ?

Deux hypothèses ont été faites sur l'effet du couvert agroforestier sur le microclimat. Tout d'abord, nous supposons que le **couvert agroforestier tamponne les variations climatiques**. Notre deuxième hypothèse est que l'effet des arbres (ombrage et limitation du vent) sur **le microclimat de la parcelle n'est pas homogène** ce qui entraînerait une plus grande diversité de niches écologiques au sol pour les arthropodes. Il faudrait donc mesurer le microclimat à différents endroits dans la parcelle et comparer à des suivis identiques en parcelle témoins pour estimer cette hétérogénéité.

3.4.2. Plus de proies alternatives et effet de dilution

Nous sommes partis de l'idée que les ravageurs des arbres fruitiers pouvaient héberger des proies alternatives pour les prédateurs des ravageurs du chou. Pour le mettre en évidence, nous avons effectué l'analyse des contenus stomacaux des prédateurs collectés au niveau du chou. Peu de prédateurs se sont révélés positifs aux ravageurs du chou. Ce résultat découle soit d'un nombre d'échantillons trop faible, soit du fait que les prédateurs échantillonnés n'étaient pas les prédateurs principaux des ravageurs du chou. De même, seuls deux individus se sont révélés positifs aux ravageurs des arbres. On peut donc penser que les prédateurs ne les consommaient que très rarement et que l'effet de dilution ne serait pas dû aux ravageurs des arbres. Ainsi, une possibilité est de refaire l'expérimentation mais en augmentant l'effort d'échantillonnage pour obtenir un effectif plus élevé de prédateurs à tester. Une autre possibilité est d'opter pour le marquage des prédateurs pour savoir où ils se nourrissent (**Lavandero et al., 2004**).

3.5. Effets sur les ravageurs des arbres ?

Les expérimentations effectuées dans cette thèse (cages à exclusion, carte de prédation, suivis des prédateurs et des ravageurs) peuvent être adaptées aux arbres fruitiers. La présence de légumes pourrait avoir un impact sur la régulation de leurs ravageurs car les légumes seraient une source conséquente de proies alternatives par l'intermédiaire de leurs propres ravageurs.

4. PERSPECTIVES : COMMENT CES RESULTATS PEUVENT-ILS SERVIR A L'AMENAGEMENT DE PARCELLES D'AGRICULTEURS ?

Dans cette thèse, nous avons mis en évidence l'effet des arbres fruitiers sur les mécanismes de régulation des ravageurs des légumes pour un certain type de parcelles. Ces parcelles étaient très différentes des parcelles d'agriculteurs. Elles étaient :1) très étroites car ne comportaient que deux lignes de choux, 2) très simples dans leur aménagement et sans utilisation d'insecticide, 3) situées en région méditerranéenne. De plus, les suivis ont été effectués sur une saison de culture. Ces quatre caractéristiques peuvent avoir un impact sur les différences entre parcelles en verger-maraîcher et parcelle témoin pour les communautés de ravageurs et de prédateurs.

Nos résultats ne sont donc pas applicables directement aux parcelles d'agriculteurs mais ils peuvent servir pour déterminer le lien entre les caractéristiques de la parcelle et les mécanismes de régulation des ravageurs et notamment celui avec la complexité de l'habitat et l'âge de la parcelle. Du fait de la simplicité de son aménagement, nos parcelles peuvent donc être considérées comme un intermédiaire entre monoculture et parcelles plus complexes dont fait écho la littérature. De même, nos résultats portant sur des parcelles mises en place sur une saison de culture seraient à comparer à ceux de vergers-maraîchers plus âgés. Dans ces perspectives, nous donnons des pistes pour connaître le lien entre complexité de l'habitat et régulation des ravageurs ainsi qu'entre âge de la parcelle et régulation des ravageurs.

4.1. HYPOTHESES SUR LES LIENS ENTRE AMENAGEMENT DE LA PARCELLE, LES PRATIQUES ET LA REGULATION DES RAVAGEURS

La régulation des ravageurs dépendrait de l'aménagement de la parcelle c'est-à-dire des espèces de plantes cultivées ou spontanées présentes et de leur disposition les unes par rapport aux autres. L'aménagement correspond donc à un niveau de complexité de l'habitat « parcelle ». D'après la théorie d'Elton, les pullulations de ravageurs n'auraient lieu que dans les monocultures. La régulation des ravageurs y serait donc moins élevée que dans les parcelles plus complexes. Ce constat suppose un lien monotone entre niveau de complexité et niveau de régulation des ravageurs. Or, dans notre étude, nous avons vu que les abondances en ravageurs étaient plus élevées dans les parcelles les plus complexes (les vergers-maraîchers) ce qui remet en cause cette relation monotone. On pourrait donc penser que la régulation diminue entre la monoculture et un niveau de complexité faible puis augmente, dépassant le niveau en monoculture dans les parcelles à complexité élevée. La compréhension des mécanismes de la régulation des ravageurs peut expliquer ce lien. On peut émettre l'hypothèse que l'effet de dilution des prédateurs (par ajout de proies alternatives) prévaudrait sur l'augmentation du nombre de prédateurs à faible niveau de complexité, conduisant à une régulation des ravageurs plus faible qu'en monoculture (comme dans notre étude) et ce serait le contraire pour un haut niveau de complexité, conduisant à une régulation plus élevée qu'en monoculture.

4.2. HYPOTHESES SUR L'EFFET DE L'AGE DE LA PARCELLE

La régulation des ravageurs dépendrait également de l'âge de la parcelle. Le lien serait linéaire jusqu'à un plateau. La régulation des ravageurs serait plus faible en verger-maraîcher pour la première saison de culture du fait de l'effet de dilution des prédateurs puis pour les saisons suivantes, cet écart se réduirait car l'augmentation des abondances en prédateurs serait visible.

5. CONCLUSION

En basant notre étude sur des mécanismes connus de la régulation des ravageurs, nous avons voulons mettre en évidence les différences de prévalence d'un mécanisme par rapport à l'autre, entre verger-maraîcher et monoculture. Ces interprétations nécessitent des expérimentations supplémentaires pour les conforter. A la lumière de nos résultats, en verger-maraîcher, la dilution des prédateurs semble compenser de plus fortes abondances en prédateurs, ce qui réduit le nombre de prédateurs consommant les ravageurs. La prédation n'y est assurée que par quelques espèces clés de voûte, préférant les ravageurs en groupe. A cela s'ajoute le fait que la survie des ravageurs soit favorisée en verger-maraîcher. Tous ces facteurs conduisent à des abondances en ravageurs plus élevées. Ce constat pousse à penser que le verger-maraîcher n'est pas une bonne option à court terme pour l'agriculteur du moins en matière de régulation des ravageurs. Cependant, la compréhension de ces mécanismes peut servir de base pour développer des aménagements optimisant le service de régulation des ravageurs.

BIBLIOGRAPHIE

Abebe, T., Sterck, F.J., Wiersum, K.F., Bongers, F., 2013. Diversity, composition and density of trees and shrubs in agroforestry homegardens in Southern Ethiopia. Agroforestry Systems 87, 1283–1293. https://doi.org/10.1007/s10457-013-9637-6

Albouy, V., Caussanel, C., 1990. Faune de France. Fédération française des sociétés de sciences naturelles.

Alderweireldt, M., 1994. Prey selection and prey capture strategies of linyphiid spiders in high-input agricultural fields. Bulletin of the British Arachnological Society 9, 300–308.

ALLEGRO, G., 1997. Cenosi carabidologiche dei boschi del Basso Monferrato (Piemonte). Riv. Piem. St. Nat 18, 183–204.

Alonso, D., Gómez, A.A., Nombela, G., Muñiz, M., 2009. Temperature-Dependent Development of <I>Aleyrodes proletella</I> (Homoptera: Aleyrodidae) on Two Cultivars of Broccoli Under Constant Temperatures. Environmental Entomology 38, 11–17. https://doi.org/10.1603/022.038.0103

Altieri, M., Ponti, L., Nicholls, C., 2005. Manipulating vineyard biodiversity for improved insect pest management: case studies from northern California. International Journal of Biodiversity Science, Ecosystems Services & Management 1, 191–203. https://doi.org/10.1080/17451590509618092

Altieri, M.A., 1995. Agroecology: the science of sustainable agriculture, 2nd ed. ed. Westview Press ; IT Publications, Boulder, Colo. : London.

Altieri, M.A., Nicholls, C.I., Henao, A., Lana, M.A., 2015. Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. Agronomy for Sustainable Development 35, 869–890. https://doi.org/10.1007/s13593-015-0285-2

Andow, D.A., 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. Annual Review of Entomology 36, 561–586. https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021

Assmann, T., Austin, K., Boutaud, E., Buse, J., Chikatunov, V., Drees, C., Felix, R.F., Friedman, A.-L.-L., Khoury, F., Marcus, T., 2015. The ground beetle supertribe Zuphiitae in the southern Levant (Coleoptera, Carabidae). Spixiana 38, 237–262.

Ball, S.L., Woodcock, B.A., Potts, S.G., Heard, M.S., 2015. Size matters: Body size determines functional responses of ground beetle interactions. Basic and Applied Ecology 16, 621–628. https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.06.001

Balog, A., Markó, V., Szarvas, P., 2008. Dominance, activity density and prey preferences of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in conventionally treated Hungarian agro-ecosystems. Bulletin of entomological research 98, 343–353.

Balog, A., Mehrparvar, M., Weisser, W.W., 2013. Polyphagous predatory rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) induce winged morphs in the pea aphid Acyrthosiphon pisum (Hemiptera: Aphididae). European Journal of Entomology 110.

Barro, P.J., Carver, M., 1997. Cabbage Whitefly, Aleyrodes proletella (L.) (Hemiptera: Aleyrodidae), Newly Discovered in Australia. Australian Journal of Entomology 36, 255–256. https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1997.tb01464.x

Bauer, T., 1981. Prey capture and structure of the visual space of an insect that hunts by sight on the litter layer (Notiophilus biguttatus F., Carabidae, Coleoptera). Behavioral Ecology and Sociobiology 8, 91–97. https://doi.org/10.1007/BF00300820
Bauer, T., Brauner, U., Fischerleitner, E., 1977. The relevance of the brightness to visual acuity, predation, and activity of visually hunting ground-beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 30, 63–73. https://doi.org/10.1007/BF00344892
Beckford, C., Barker, D., Bailey, S., 2007. Adaptation, innovation and domestic food production in Jamaica: Some examples of survival strategies of small-scale farmers. Singapore Journal of Tropical Geography 28, 273–286. https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2007.00301.x
Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. Crop Protection 97, 145–158. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008
Bell, M.M., Bellon, S., 2018. Generalization without universalization: Towards an agroecology theory. Agroecology and Sustainable Food Systems 42, 605–611. https://doi.org/10.1080/21683565.2018.1432003
Birkhofer, K., Arvidsson, F., Ehlers, D., Mader, V.L., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2016. Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity. Landscape Ecol 31, 567–579. https://doi.org/10.1007/s10980-015-0263-8
Blatrix, R., Lebas, C., 2013. Fourmis de France, de Belgique et du Luxembourg. Delachaux et Niestlé, Paris.
Bogya, S., Szinetár, C., Markó, V., 1999. Species composition of spider (Araneae) assemblages in apple and pear orchards in the Carpathian Basin. Acta phytopathologica et entomologica hungarica 34, 99–122.
Bohac, J., 1999. Staphylinid beetles as bioindicators. Agriculture, ecosystems & environment 74, 357–372.
Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 26, 183–192. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009
BONATO, L., MINELLI, A., ZAPPAROLI, M., 2017. Centipede communities (Chilopoda) of forest soils across Europe: abundance, species richness and species composition. ACCADEMIA NAZIONALE ITALIANA DI ENTOMOLOGIA.
Bonnemaison, L., 1965. Insect pests of crucifers and their control. Annual Review of Entomology 10, 233–256.
Bonte, D., Criel, P., Vandenbroucke, N., Ledeganckstraat, K., 2001. Contribution à la connaissance des peuplements aranéologiques des pelouses thermophiles du littoral boulonnais (pelouses dunaires et pelouses calcicoles). Rapport TE2001/1, Universiteit Gent, Laboratorium voor dierenecologie, Zoögeografie en Natuurbehoud.
Boreau de Roincé, C., 2012. Biodiversité et aménagements fonctionnels en verger de pommiers : Implication des prédateurs généralistes vertébrés et invertébrés dans le contrôle des ravageurs.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science 16, 533–540. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
Bradley, R.A., 2012. Common Spiders of North America. Univ of California Press.
Brust, G.E., 1994. Natural Enemies in Straw-Mulch Reduce Colorado Potato Beetle Populations and Damage in Potato. Biological Control 4, 163–169. https://doi.org/10.1006/bcon.1994.1026
Buchholz, S., 2010a. Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. Biodivers Conserv 19, 2565–2595. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9860-7
Buchholz, S., 2010b. Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. Biodiversity and Conservation 19, 2565–2595. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9860-7
Buxton, J.H., 1974. The biology of the European earwig Forficula auricularia L. with reference to its predatory activities on the damson-hop aphid Phorodon humuli (Schrank).
Cammaerts, M.-C., 1980. Systèmes d'approvisionnement chezMyrmica scabrinodis (Formicidae). Insectes Sociaux 27, 328–342.
Campos, M., Fernandez, L., Ruano, F., Cotes, B., Cardenas, M., Castro, J., 2011. Short term response of ants to the removal of ground cover in organic olive orchards. European Journal of Entomology 108, 417–423. https://doi.org/10.14411/eje.2011.053
Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. Ecology Letters 6, 857–865. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x
Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., Coddington, J.A., 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. PLoS ONE 6, e21710. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710
Castaldo, D., Rossi, W., Sabatini, F., 2004. Contribution to the knowledge of the Laboulbeniales from Greece. Plant Biosystems 138, 261–269.
Casula, P., Wilby, A., Thomas, M.B., 2006. Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems: Natural enemy diversity effects on prey. Ecology Letters 9, 995–1004. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00945.x
Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity: Pest and natural enemy response to landscape complexity. Ecology Letters 14, 922–932. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x
Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches, Interspecific interactions. University of Chicago Press, Chicago.
Chatzaki, M., 2008. A critical review of the spider family Gnaphosidae in Greece. Advances in Arachnology and Developmental Biology. 355–374.
Chatzaki, M., Logunov, D.V., 2003. An annotated check-list of the Salticidae (Aranae) of Crete, Greece. Revista ibérica de Aracnología 95–100.

Chew, F.S., Renwick, J.A.A., 1995. Host Plant Choice in Pieris Butterflies, in: Chemical Ecology of Insects 2. Springer US, Boston, MA, pp. 214–238. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1765-8_6
Chisholm, P.J., Gardiner, M.M., Moon, E.G., Crowder, D.W., 2014. Tools and techniques for investigating impacts of habitat complexity on biological control. Biological Control 75, 48–57. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.02.003
Clark, J.S., 2004. Why environmental scientists are becoming Bayesians: Modelling with Bayes. Ecology Letters 8, 2–14. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00702.x
Cloyd, R.A., Herrick, N.J., 2017. Ecology and Role of the Rove Beetle, Dalotia coriaria, and Insidious Flower Bug, Orius insidiosus, in Greenhouse Biological Control Programs. Advances in Entomology 5, 115.
Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S., 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. Science 230, 895–899. https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895
Collard, B., Tixier, P., Carval, D., Lavigne, C., Delattre, T., 2018. Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control: An individual based modelling study. Ecological Modelling 388, 124–135. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.09.026
Collier, T., Van Steenwyk, R., 2004. A critical evaluation of augmentative biological control. Biological Control 31, 245–256. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.05.001
Cook, S.M., Khan, Z.R., Pickett, J.A., 2007. The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest Management. Annual Review of Entomology 52, 375–400. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091407
Costamagna, A.C., Landis, D.A., 2006. PREDATORS EXERT TOP-DOWN CONTROL OF SOYBEAN APHID ACROSS A GRADIENT OF AGRICULTURAL MANAGEMENT SYSTEMS. Ecological Applications 16, 1619–1628. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1619:PETCOS]2.0.CO;2
Costamagna, A.C., Venables, W.N., Schellhorn, N.A., 2015. Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. Ecological Applications 25, 1114–1130. https://doi.org/10.1890/14-1008.1
Cristofari, H., Girard, N., Magda, D., 2018. How agroecological farmers develop their own practices: a framework to describe their learning processes. Agroecology and Sustainable Food Systems 42, 777–795. https://doi.org/10.1080/21683565.2018.1448032
Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R., Snyder, W.E., 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. Nature 466, 109–112. https://doi.org/10.1038/nature09183
Cui, X., Wan, F., Xie, M., Liu, T., 2008. Effects of Heat Shock on Survival and Reproduction of Two Whitefly Species, *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia tabaci* Biotype B. Journal of Insect Science 8, 1–10. https://doi.org/10.1673/031.008.2401
Dassou, A.G., Tixier, P., 2016. Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. Ecology and Evolution 6, 1143–1153. https://doi.org/10.1002/ece3.1917

Davis, J.A., Radcliffe, E.B., Ragsdale, D.W., 2006. Effects of High and Fluctuating Temperatures on Myzus persicae (Hemiptera: Aphididae). Environmental Entomology 35, 1461–1468. https://doi.org/10.1093/ee/35.6.1461
de Bello, F., Šmilauer, P., Diniz-Filho, J.A.F., Carmona, C.P., Lososová, Z., Herben, T., Götzenberger, L., 2017. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. Methods in Ecology and Evolution 8, 1200–1211. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12735
de Faria, I., da Silva, P.M., Serrano, A., 2006. On some new and interesting findings of Coleoptera from Portugal: II. Anthicidae. Boletín de la SEA 261–263.
Dempster, J.P., 1967. The Control of Pieris rapae with DDT. I. The Natural Mortality of the Young Stages of Pieris. Journal of Applied Ecology 4, 485–500. https://doi.org/10.2307/2401350
Deshayes, C., Siegwart, M., Pauron, D., Froger, J.-A., Lapied, B., Apaire-Marchais, V., 2017. Microbial Pest Control Agents: Are they a Specific And Safe Tool for Insect Pest Management? Current Medicinal Chemistry 24. https://doi.org/10.2174/0929867324666170314144311
Dib, H., Simon, S., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2010. The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, Dysaphis plantaginea Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France. Biological Control 55, 97–109. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.07.005
Dodd, M.B., McGowan, A.W., Power, I.L., Thorrold, B.S., 2005. Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. New Zealand Journal of Agricultural Research 48, 531–543. https://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686
Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., Tittonell, P., 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. European Journal of Agronomy 34, 197–210. https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.02.006
Du Chatenet, G., Dorst, J., 2005. Coléoptères d'Europe: carabes, carabiques et dytiques. Volume I, Volume I,. NAP, Verrières-le-Buisson.
Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. Ecology Letters 10, 522–538. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x
Dupraz, C., 2016. L'ascenseur hydraulique ou comment les arbres redistribueraient l'eau du so. Agroforesteries.
Dupraz, C., 1994. Les associations d'arbres et de cultures intercalaires annuelles sous climat tempéré. Revue Forestière Française 72. https://doi.org/10.4267/2042/26619
Dyck, V.A., Hendrichs, J., Robinson, A.S. (Eds.), 2005. Sterile Insect Technique. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg. https://doi.org/10.1007/1-4020-4051-2
Echegaray, E., Cloyd, R., Nechols, J., 2015. Rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) predation on Bradysia sp. nr. coprophila (Diptera: Sciaridae). Journal of entomological science 50, 225–237.

Echegaray Wilson, E.R., 2012. Life cycle of the rove beetle, Atheta coriaria (Kraatz)(Coleoptera: Staphylinidae) and suitability as a biological control agent against the fungus gnat, Bradysia sp. nr. Coprophila (Lintner).
Ehler, L., 1998. Conservation biological control, in: Conservation Biological Control. Elsevier, pp. 1–8. https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50047-5
Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control pp 387-400.
Elmes, G., Wardlaw, J.C., 1982. A population study of the ants Myrmica sabuleti and Myrmica scabrinodis, living at two sites in the south of England. I. A comparison of colony populations. The Journal of Animal Ecology 651–664.
Evans, M.E.G., Forsythe, T.G., 1985. Feeding mechanisms, and their variation in form, of some adult ground-beetles (Coleoptera: Caraboidea). Journal of Zoology 206, 113–143. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb05640.x
Evans, P., Davis, E.L., Gedalof, Z., Brown, C.D., 2018. Small herbivore exclosure cages alter microclimate conditions. Forest Ecology and Management 415–416, 118–128. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.012
Eyre, M.D., Labanowska-Bury, D., Avayanos, J.G., White, R., Leifert, C., 2009. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in an intensively managed vegetable crop landscape in eastern England. Agriculture, Ecosystems & Environment 131, 340–346. https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.02.006
Farges, H., 2015. L'agroforesterie en système maraîcher en PACA : états des lieux et perspectives de développement.
Faye, E., Rebaudo, F., Carpio, C., Herrera, M., Dangles, O., 2017. Does heterogeneity in crop canopy microclimates matter for pests? Evidence from aerial high-resolution thermography. Agriculture, Ecosystems & Environment 246, 124–133. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.027
Finke, D.L., Denno, R.F., 2006. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. Oecologia 149, 265–275. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y
Foelix, R.F., 2011. Biology of spiders, 3rd ed. ed. Oxford University Press, Oxford ; New York.
Frost, C.J., Mescher, M.C., Carlson, J.E., De Moraes, C.M., 2008. Plant Defense Priming against Herbivores: Getting Ready for a Different Battle. PLANT PHYSIOLOGY 146, 818–824. https://doi.org/10.1104/pp.107.113027
Furlong, M.J., Rowley, D.L., Murtiningsih, R., Greenstone, M.H., 2014. Combining ecological methods and molecular gut-content analysis to investigate predation of a lepidopteran pest complex of *Brassica* crops. Entomologia Experimentalis et Applicata 153, 128–141. https://doi.org/10.1111/eea.12231
Gardiner, M.M., Harwood, J.D., 2017. Editorial overview: Current investigations of environmental drivers and community interactions that influence biological control. Current Opinion in Insect Science 20, vii–xi. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.04.002
Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E., Heimpel, G.E., 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. Ecological Applications 19, 143–154. https://doi.org/10.1890/07-1265.1

Gliessman, S.R., 2015. Agroecology: the ecology of sustainable food systems, Third edition. ed. CRC Press/Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.
Gloor, D., Blick, T., Nentwig, W., Kropf, C., Hänggi, A., 2010. Spiders of Europe. https://doi.org/10.24436/1
Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C., 2010. Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. Science 327, 812–818. https://doi.org/10.1126/science.1185383
Gontijo, L.M., Saldanha, A.V., Souza, D.R., Viana, R.S., Bordin, B.C., Antonio, A.C., 2018. Intercropping hampers the nocturnal biological control of aphids: Companion plants hinder predators at night. Annals of Applied Biology 172, 148–159. https://doi.org/10.1111/aab.12407
Gower, J.C., 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. Biometrics 27, 857–871. https://doi.org/10.2307/2528823
Graziano da Silva, J., 2012. The Economist Conference Feeding the World in 2050.
Greenop, A., Woodcock, B.A., Wilby, A., Cook, S.M., Pywell, R.F., 2018. Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: a meta-analysis. Ecology 99, 1771–1782. https://doi.org/10.1002/ecy.2378
Greenslade, P., 1964. The distribution, dispersal and size of a population of Nebria brevicollis (F.), with comparative studies on three other Carabidae. The Journal of Animal Ecology 311–333.
Griffin, J.N., Byrnes, J.E.K., Cardinale, B.J., 2013. Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. Ecology 94, 2180–2187. https://doi.org/10.1890/13-0179.1
Griffiths, Phillips, Compton, Wright, Incoll, 1998. Responses of slug numbers and slug damage to crops in a silvoarable agroforestry landscape. Journal of Applied Ecology 35, 252–260. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00291.x
Gunton, R.M., Polce, C., Kunin, W.E., 2015. Predicting ground temperatures across European landscapes. Methods in Ecology and Evolution 6, 532–542. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12355
Gurr, G.M., Lu, Z., Zheng, X., Xu, H., Zhu, P., Chen, G., Yao, X., Cheng, J., Zhu, Z., Catindig, J.L., Villareal, S., Van Chien, H., Cuong, L.Q., Channoo, C., Chengwattana, N., Lan, L.P., Hai, L.H., Chaiwong, J., Nicol, H.I., Perovic, D.J., Wratten, S.D., Heong, K.L., 2016. Multi-country evidence that crop diversification promotes ecological intensification of agriculture. Nature Plants 2, 16014. https://doi.org/10.1038/nplants.2016.14
Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. Ecology Letters 12, 1029–1039. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x
Halaj, J., Wise, D.H., 2002. IMPACT OF A DETRITAL SUBSIDY ON TROPHIC CASCADES IN A TERRESTRIAL GRAZING FOOD WEB. Ecology 83, 3141–3151. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3141:IOADSO]2.0.CO;2
Harwood, J.D., Bostrom, M.R., Hladilek, E.E., Wise, D.H., Obrycki, J.J., 2007a. An order-specific monoclonal antibody to Diptera reveals the impact of alternative prey on

spider feeding behavior in a complex food web. Biological Control 41, 397–407. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.02.008
Harwood, J.D., Bostrom, M.R., Hladilek, E.E., Wise, D.H., Obrycki, J.J., 2007b. An order-specific monoclonal antibody to Diptera reveals the impact of alternative prey on spider feeding behavior in a complex food web. Biological Control 41, 397–407. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.02.008
Herzog, F., n.d. Streuobst: a traditional agroforestry system as a model for agroforestry development in temperate Europe. Agroforestry Systems 42, 61–80.
Hill, S.B., MacRae, R.J., 1996. Conceptual Framework for the Transition from Conventional to Sustainable Agriculture. Journal of Sustainable Agriculture 7, 81–87. https://doi.org/10.1300/J064v07n01_07
Hillebrand, H., Bennett, D.M., Cadotte, M.W., 2008. CONSEQUENCES OF DOMINANCE: A REVIEW OF EVENNESS EFFECTS ON LOCAL AND REGIONAL ECOSYSTEM PROCESSES. Ecology 89, 1510–1520. https://doi.org/10.1890/07-1053.1
Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. Agronomy for Sustainable Development 37. https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x
Holland, J.M., Oaten, H., Southway, S., Moreby, S., 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. Biological Control 47, 71–76. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.06.010
HONEK, A., MARTINKOVA, Z., JAROSIK, V., 2013. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. EJE 100, 531–544.
Hooks, C.R.R., Fereres, A., 2006. Protecting crops from non-persistently aphid-transmitted viruses: A review on the use of barrier plants as a management tool. Virus Research 120, 1–16. https://doi.org/10.1016/j.virusres.2006.02.006
Hooks, C.R.R., Johnson, M.W., 2002. Lepidopteran pest populations and crop yields in row intercropped broccoli. Agricultural and Forest Entomology 4, 117–125. https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00129.x
Horton, D.R., Broers, D.A., Lewis, R.R., Granatstein, D., Zack, R.S., Unruh, T.R., Moldenke, A.R., Brown, J.J., 2003. Effects of mowing frequency on densities of natural enemies in three Pacific Northwest pear orchards. Entomologia Experimentalis et Applicata 106, 135–145. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00018.x
Howarth, F., 1991. Environmental impacts of classical biological control. Annual review of entomology 36(1), 485–509.
Huey, R.B., Berrigan, D., 2001. Temperature, Demography, and Ectotherm Fitness. The American Naturalist 158, 204–210. https://doi.org/10.1086/321314
Huseynov, E.F., 2007. Natural prey of the lynx spider Oxyopes lineatus (Araneae: Oxyopidae). Entomologica Fennica 18, 144.
Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., Dutoit, T., 2013. New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. Ecological Indicators 29, 468–477. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.023
Jaworski, C.C., Chailleux, A., Bearez, P., Desneux, N., 2015. Apparent competition between major pests reduces pest population densities on tomato crop, but not yield loss.

Journal of Pest Science 88, 793–803. https://doi.org/10.1007/s10340-015-0698-3
Jeannel, R., Coulon, J., 2011. Coléoptères Carabiques. Erg. Vol. 2: Compléments aux deux volumes Harpalidae, Brachinidae: bibliographie, catalogue, index, Faune de France. Fédération Française des Sociétés des Sciences Naturelles, Paris.
Jones, R.E., 1977. Search Behaviour: A Study of Three Caterpillar Species. Behaviour 60, 237–259.
Jonsson, M., Raphael, I.A., Ekbom, B., Kyamanywa, S., Karungi, J., 2015. Contrasting effects of shade level and altitude on two important coffee pests. Journal of Pest Science 88, 281–287. https://doi.org/10.1007/s10340-014-0615-1
Jose, S., 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. Agroforestry Systems 76, 1–10. https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7
Juhel, A.S., Barbu, C.M., Franck, P., Roger-Estrade, J., Butier, A., Bazot, M., Valantin-Morison, M., 2017. Characterization of the pollen beetle, Brassicogethes aeneus, dispersal from woodlands to winter oilseed rape fields. PLOS ONE 12, e0183878. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183878
Juliano, S.A., 1985. Habitat associations, resources, and predators of an assemblage of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae) from southeastern Arizona. Canadian Journal of Zoology 63, 1683–1691. https://doi.org/10.1139/z85-250
Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M.E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J.A., Schellhorn, N.A., Tscharntke, T., Wratten, S.D., Zhang, W., Iverson, A.L., Adler, L.S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G.M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E.W., Bommarco, R., Brewer, M.J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L.G., Cayuela, L., Centrella, M., Ćetković, A., Henri, D.C., Chabert, A., Costamagna, A.C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C.F., Eckberg, J.O., Entling, M.H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F.J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Getachew, A., Gonthier, D.J., Goodell, P.B., Graziosi, I., Groves, R.L., Gurr, G.M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G.E., Herrmann, J.D., Huseth, A.S., Inclán, D.J., Ingrao, A.J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G.A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J.M., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Landis, D.A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D.K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A.M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H.M., Menozzi, P., Mitchell, M.G.E., Miyashita, T., Molina, G.A.R., Molina-Montenegro, M.A., O'Neal, M.E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, Ö., Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D.J., Peterson, J.A., Petit, S., Philpott, S.M., Plantegenest, M., Plećaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S.G., Pywell, R.F., Ragsdale, D.W., Rand, T.A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N.P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F.S., Smith, H.G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L.J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K.T., Werling, B.P., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Woodcock, B.A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., Zou, Y., 2018.

Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. Proceedings of the National Academy of Sciences 115, E7863–E7870. https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115
Kean, J., Wratten, S., Tylianakis, J., Barlow, N., 2008. The population consequences of natural enemy enhancement, and implications for conservation biological control: Enhancing natural enemy efficacy. Ecology Letters 6, 604–612. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00468.x
Kéry, M., 2010. Introduction to WinBUGS for Ecologists. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-378605-0.00001-6
Kingsolver, J.G., 2000. Feeding, Growth, and the Thermal Environment of Cabbage White Caterpillars, *Pieris rapae* L. Physiological and Biochemical Zoology 73, 621–628. https://doi.org/10.1086/317758
Koch, R.L., 2003. The multicolored Asian lady beetle, Harmonia axyridis: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. Journal of Insect Science 3, 1–16. https://doi.org/10.1673/031.003.3201
Koponen, S., 2008. Spiders from groves in the southwestern archipelago of Finland (Araneae) 8.
Koss, A.M., Snyder, W.E., 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. Biological Control 32, 243–251. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.10.002
Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., Warfe, D.M., 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. Hydrobiologia 685, 1–17. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0974-z
Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs. Ecology and Society 17. https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440
Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement, in: Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes. Elsevier, pp. 187–228. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50014-5
Kumar, B.M., Nair, P.K.R., 2004. The enigma of tropical homegardens. Agroforestry Systems 61–62, 135–152. https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000028995.13227.ca
Lamb, R.J., 1976. DISPERSAL BY NESTING EARWIGS, FORFICULA AURICULARIA (DERMAPTERA: FORFICULIDAE). The Canadian Entomologist 108, 213–216. https://doi.org/10.4039/Ent108213-2
Lammerts van Bueren, E.T., Jones, S.S., Tamm, L., Murphy, K.M., Myers, J.R., Leifert, C., Messmer, M.M., 2011. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: A review. NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences 58, 193–205. https://doi.org/10.1016/j.njas.2010.04.001
Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. Annual review of entomology 45, 175–201.

Landolt, P.J., 1993. Effects of host plant leaf damage on cabbage looper moth attraction and oviposition. Entomologia Experimentalis et Applicata 67, 79–85. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1993.tb01654.x
Langellotto, G.A., Denno, R.F., 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. Oecologia 139, 1–10. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3
Lassau, S.A., Hochuli, D.F., Cassis, G., Reid, C.A., 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? Diversity and distributions 11, 73–82.
Lavandero, B., Wratten, S., Hagler, J., Jervis, M., 2004. The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. International Journal of Pest Management 50, 147–151. https://doi.org/10.1080/09670870410001731853
LE PERU, B., 2006. Catalogue et répartition des araignées de France. Revue arachnologique 16, 1–468.
Lebas, C., 2016. Fourmis d'Europe occidentale.
Lecigne, S., 2014. Contribution à l'inventaire arachnéologique (Araneae) des Pyrénées Orientales (Languedoc-Roussillon, France). Revue arachnologique Série n°2.
Lecigne, S., 2012. Inventaire aranéologique (Arachnida, Araneae) dans la ville d'Estepona (Malaga, Espagne). Revista Ibérica de Aracnología 161–167.
Lefebvre, M., Papaïx, J., Mollot, G., Deschodt, P., Lavigne, C., Ricard, J.-M., Mandrin, J.-F., Franck, P., 2017. Bayesian inferences of arthropod movements between hedgerows and orchards. Basic and Applied Ecology 21, 76–84. https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.05.002
Léger, F., Morel, K., Warlop, F., 2018. Agroforestry market gardening: a strategic choice to improve sustainability in agroecological transition ? Presented at the 13 th European IFSA Symposium, Chania (Greece).
Lenler-Eriksen, P., 2009. The hunting-web of the young spider Pisaura mirabilis. Journal of Zoology 157, 391–398. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb01710.x
Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M., Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. Ecological Applications 21, 9–21. https://doi.org/10.1890/09-2026.1
Lichtfouse, E., Navarrete, M., Debaeke, P., Souchère, V., Alberola, C., Ménassieu, J., 2009. Agronomy for sustainable agriculture. A review. Agronomy for Sustainable Development 29, 1–6. https://doi.org/10.1051/agro:2008054
Lin, B.B., 2007a. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. Agricultural and Forest Meteorology 144, 85–94. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.009
Lin, B.B., 2007b. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. Agricultural and Forest Meteorology 144, 85–94. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.009
Locket, G.H., Millidge, A.F., 1951. British spiders, I. British spiders, I.

Loreau, M., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. Science 294, 804–808. https://doi.org/10.1126/science.1064088
Losey, J.E., Denno, R.F., 1998. POSITIVE PREDATOR–PREDATOR INTERACTIONS: ENHANCED PREDATION RATES AND SYNERGISTIC SUPPRESSION OF APHID POPULATIONS. Ecology 79, 2143–2152. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2
Lövei, G.L., Ferrante, M., 2017. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions: Measuring predation pressure by sentinel prey. Insect Science 24, 528–542. https://doi.org/10.1111/1744-7917.12405
Lovell, S.T., Dupraz, C., Gold, M., Jose, S., Revord, R., Stanek, E., Wolz, K.J., 2018. Temperate agroforestry research: considering multifunctional woody polycultures and the design of long-term field trials. Agroforestry Systems 92, 1397–1415. https://doi.org/10.1007/s10457-017-0087-4
Ludwig, M., Schlinkert, H., Meyhöfer, R., 2018. Wind-modulated landscape effects on colonization of Brussels sprouts by insect pests and their syrphid antagonists: Wind-modulated landscape effects on *Brassica* pests. Agricultural and Forest Entomology 20, 141–149. https://doi.org/10.1111/afe.12237
Luff, M.L., 1998. Provisional atlas of the ground beetles <Coleoptera: Carabidae> of Britain. Biological Records Centre, Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood Experimental Station, Huntingdon.
Lupi, D., Colombo, M., Zanetti, A., 2006. The rove beetles (Coleoptera Staphilinidae) of three horticultural farms in Lombardy (Northern Italy).
Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. Global Ecology and Biogeography 24, 728–740. https://doi.org/10.1111/geb.12299
Malézieux, E., 2012. Designing cropping systems from nature. Agronomy for Sustainable Development 32, 15–29. https://doi.org/10.1007/s13593-011-0027-z
Marc, P., 1990. Données sur le peuplement d'aranéides des troncs de pins 6.
Marc, P., Canard, A., Ysne, F., 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication, in: Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes. Elsevier, pp. 229–273. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50015-7
Martin-Chave, A., 2018. Facteurs de régulation naturelle des bio-agresseurs par les cortèges de prédateurs généralistes : effets microclimatiques dans un système maraîcher agroforestier biologique. Université d'Avignon.
Martin-Chave, A., Béral, C., Capowiez, Y., 2019. Agroforestry has an impact on nocturnal predation by ground beetles and Opiliones in a temperate organic alley cropping system. Biological Control 129, 128–135. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.10.009
Martin-Chave, A., Béral, C., Mazzia, C., Capowiez, Y., 2018. Agroforestry impacts the seasonal and diurnal activity of dominant predatory arthropods in organic vegetable crops. Agroforestry Systems. https://doi.org/10.1007/s10457-018-0309-4

McCaffrey, J.P., Parrella, M.P., Horsburgh, R.L., 1983. Evaluation of the Limb-Beating Sampling Method for Estimating Spider (Araneae) Populations on Apple Trees. The Journal of Arachnology 11, 363–368.
McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. Nature 405, 228–233. https://doi.org/10.1038/35012234
Mesmin, X., 2018. La régulation naturelle des insectes ravageurs descultures légumières et ses conséquences sur laproduction : quantification du service fourni et recherchede leviers pour son intensification. Agrocampus Ouest.
Meynard, J.-M., Messéan, A., Charlier, A., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Savini, I., 2013. Freins et leviers à la diversification des cultures : étude au niveau des exploitations agricoles et des filières. OCL 20, D403. https://doi.org/10.1051/ocl/2013007
Michaelides, G., Sfenthourakis, S., Pitsillou, M., Seraphides, N., 2018. Functional response and multiple predator effects of two generalist predators preying on Tuta absoluta eggs: Multiple predator responses on South American tomato pinworm. Pest Management Science 74, 332–339. https://doi.org/10.1002/ps.4703
Miller, R.P., Nair, P.K.R., 2006. Indigenous Agroforestry Systems in Amazonia: From Prehistory to Today. Agroforestry Systems 66, 151–164. https://doi.org/10.1007/s10457-005-6074-1
Moerkens, R., Leirs, H., Peusens, G., Gobin, B., 2009. Are populations of European earwigs, *Forficula auricularia* , density dependent? Entomologia Experimentalis et Applicata 130, 198–206. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00808.x
Mohri, H., Lahoti, S., Saito, O., Mahalingam, A., Gunatilleke, N., Irham, Hoang, V.T., Hitinayake, G., Takeuchi, K., Herath, S., 2013. Assessment of ecosystem services in homegarden systems in Indonesia, Sri Lanka, and Vietnam. Ecosystem Services 5, 124–136. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2013.07.006
Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R., 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. Agricultural and Forest Meteorology 90, 141–156. https://doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00070-1
Morel, K., 2016. Viabilité des microfermes maraîchères biologiques. Une étude inductive combinant méthodes qualitatives et modélisation. Universite Paris-Saclay.
Mueller, T., Blommers, L., Mols, P., 1988. Earwig (Forficula auricularia) predation on the woolly apple aphid, Eriosoma lanigerum. Entomologia experimentalis et applicata 47, 145–152.
Nair, P.K.R., 1993. An introduction to agroforestry. Kluwer Academic Publishers in cooperation with International Centre for Research in Agroforestry, Dordrecht ; Boston.
Nakagawa, S., Freckleton, R.P., 2008. Missing inaction: the dangers of ignoring missing data. Trends in Ecology & Evolution 23, 592–596. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.014
Nentwig, W., Wissel, C., 1986. A comparison of prey lengths among spiders. Oecologia 68, 595–600. https://doi.org/10.1007/BF00378777
Nesper, M., Kueffer, C., Krishnan, S., Kushalappa, C.G., Ghazoul, J., 2017. Shade tree diversity enhances coffee production and quality in agroforestry systems in the Western Ghats. Agriculture, Ecosystems & Environment 247, 172–181. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.024

Nicolai, V., 1986. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia 69, 148–160. https://doi.org/10.1007/BF00399052
Novak, T., 2007. Harvestmen: the biology of Opiliones. Harvard University Press.
Öberg, S., Ekbom, B., Bommarco, R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. Agriculture, Ecosystems & Environment 122, 211–219. https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.034
Oberholzer, F., Frank, T., 2003. Predation by the Carabid Beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on Slugs and Slug Eggs. Biocontrol Science and Technology 13, 99–110. https://doi.org/10.1080/0958315021000054421
Ong, C.K., Black, C.R., Wilson, J., C.A.B. International, International Centre for Research in Agroforestry (Eds.), 2015. Tree-crop interactions: agroforestry in a changing climate, Second Edition. ed. CAB International, Wallingford, Oxfordshire. UK ; Boston, MA, USA.
Opatovsky, I., Weintraub, P.G., Musli, I., Lubin, Y., 2017. Use of alternative habitats by spiders in a desert agroecosystem. The Journal of Arachnology 45, 129–139.
Otto, S.B., Berlow, E.L., Rank, N.E., Smiley, J., Brose, U., 2008. PREDATOR DIVERSITY AND IDENTITY DRIVE INTERACTION STRENGTH AND TROPHIC CASCADES IN A FOOD WEB. Ecology 89, 134–144. https://doi.org/10.1890/07-0066.1
Oxbrough, A.G., Gittings, T., O'Halloran, J., Giller, P.S., Smith, G.F., 2005. Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. Forest Ecology and Management 212, 171–183. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.040
Parajulee, M.N., Shrestha, R.B., Leser, J.F., Wester, D.B., Blanco, C.A., 2006. Evaluation of the Functional Response of Selected Arthropod Predators on Bollworm Eggs in the Laboratory and Effect of Temperature on Their Predation Efficiency. Environmental Entomology 35, 379–386. https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.2.379
Pardon, P., Reubens, B., Reheul, D., Mertens, J., De Frenne, P., Coussement, T., Janssens, P., Verheyen, K., 2017. Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. Agriculture, Ecosystems & Environment 247, 98–111. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.018
Pekár, S., Coddington, J.A., Blackledge, T.A., 2012. EVOLUTION OF STENOPHAGY IN SPIDERS (ARANEAE): EVIDENCE BASED ON THE COMPARATIVE ANALYSIS OF SPIDER DIETS: EVOLUTION OF STENOPHAGY IN SPIDERS. Evolution 66, 776–806. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01471.x
Pekas, A., Tena, A., Aguilar, A., Garcia-Marí, F., 2011. Spatio-temporal patterns and interactions with honeydew-producing Hemiptera of ants in a Mediterranean citrus orchard. Agricultural and Forest Entomology 13, 89–97.
Peterson, D.W., Reich, P.B., 2007. Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. Plant Ecology 194, 5–16. https://doi.org/10.1007/s11258-007-9270-4
Pey, B., Laporte, M.-A., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Caro, G., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Dubs, F., Joimel, S., Guernion, M., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, B., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde,

M., 2014. A Thesaurus for Soil Invertebrate Trait-Based Approaches. PLoS ONE 9, e108985. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108985
Pfiffner, L., Mäder, P., 1997. Effects of biodynamic, organic and conventional production systems on earthworm populations. Biological Agriculture & Horticulture 15, 2–10.
Pilon, N., Cardarelli, E., Bogliani, G., 2013a. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of rice field banks and restored habitats in an agricultural area of the Po Plain (Lombardy, Italy). Biodiversity Data Journal 1, e972. https://doi.org/10.3897/BDJ.1.e972
Pilon, N., Cardarelli, E., Bogliani, G., 2013b. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of rice field banks and restored habitats in an agricultural area of the Po Plain (Lombardy, Italy). BDJ 1, e972. https://doi.org/10.3897/BDJ.1.e972
Pincebourde, S., Murdock, C.C., Vickers, M., Sears, M.W., 2016. Fine-Scale Microclimatic Variation Can Shape the Responses of Organisms to Global Change in Both Natural and Urban Environments. Integrative and Comparative Biology 56, 45–61. https://doi.org/10.1093/icb/icw016
Pinstrup-Andersen, P., 2009. Food security: definition and measurement. Food Security 1, 5–7. https://doi.org/10.1007/s12571-008-0002-y
Pla, L.E., Casanoves, F., Di Rienzo, J.A., 2012. Quantifying functional biodiversity, Springer Briefs in environmental science. Springer, Dordrecht ; New York.
Platner, C., Piñol, J., Sanders, D., Espadaler, X., 2012. Trophic diversity in a Mediterranean food web—stable isotope analysis of an ant community of an organic citrus grove. Basic and applied ecology 13, 587–596.
Platnick, N.I., Shadab, M.U., 1983. A revision of the American spiders of the genus Zelotes (Araneae, Gnaphosidae). Bulletin of the AMNH; v. 174, article 2.
Plummer, M., 2017. JAGS version 4.3. 0 user manual [Computer software manual]. Retrieved from sourceforge. net/projects/mcmc-jags/files/Manuals/4. x.
Pocheville, A., 2010. La niche écologique: concepts, modèles, applications. Ecole Normale Supérieure de Paris-ENS Paris.
Pollock, D.A., 1991. Notes on the distribution of, and range extension for, Acupalpus meridianus (Linné)(Coleoptera: Carabidae). The Canadian Entomologist 123, 705–706.
PONEL, P., 2013. Paul Veyret (1892-1973), un entomologiste varois méconnu. Sci. Rep. Port-Cros natl. Park 27, 95–103.
Porteneuve, C., 2015. Les choux à inflorescence: chou-fleur, chou brocoli, chou romanesco.
POVEDA, K., GÓMEZ, M.I., MARTÍNEZ, E., 2008. Diversification practices: their effect on pest regulation and production. Rev. Colomb. Entomol. vol.34.
Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J., Paine, R.T., 1996. Challenges in the Quest for Keystones. BioScience 46, 609–620. https://doi.org/10.2307/1312990
Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2006. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators: Polyphagy and biological control. Journal of Applied Ecology 43, 343–352. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01129.x

Price, P.W., 1991. The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. Oikos 62, 244. https://doi.org/10.2307/3545270
Pumariño, L., Sileshi, G.W., Gripenberg, S., Kaartinen, R., Barrios, E., Muchane, M.N., Midega, C., Jonsson, M., 2015. Effects of agroforestry on pest, disease and weed control: A meta-analysis. Basic and Applied Ecology 16, 573–582. https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.08.006
Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. Oecologia 142, 458–464. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1740-y
Ranganathan, J., 2013. The Global Food Challenge Explained in 18 Graphics. www.wri.org.
Ranius, T., Johansson, P., Berg, N., Niklasson, M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. Journal of Vegetation Science 19, 653–662. https://doi.org/10.3170/2008-8-18433
Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. Agronomy for Sustainable Development 32, 273–303. https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4
Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013. Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. PLoS ONE 8, e66428. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428
Renwick, J.A.A., 1989. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. Experientia 45, 223–228. https://doi.org/10.1007/BF01951807
Reynolds, P.E., Simpson, J.A., Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., 2007. Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. Ecological Engineering 29, 362–371. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2006.09.024
Ricci, P., Lamine, C., Messéan, A., 2011. La protection intégrée des cultures: un nécessaire changement de paradigme.
Risch, S.J., 1983. Intercropping as cultural pest control: Prospects and limitations. Environmental Management 7, 9–14. https://doi.org/10.1007/BF01867035
Rivers, A.N., Mullen, C.A., Barbercheck, M.E., 2018. Cover crop species and management influence predatory arthropods and predation in an organically managed, reduced-tillage cropping system. Environmental entomology 47, 340–355.
Roberts, M.J., 2014. Guide des araignées de France et d'Europe: plus de 450 espèces décrites et illustrées.
Romeu-Dalmau, C., Piñol, J., Agustí, N., 2012. Detecting aphid predation by earwigs in organic citrus orchards using molecular markers. Bulletin of Entomological Research 102, 566–572. https://doi.org/10.1017/S0007485312000132
Roose, E., Ndayizigiye, F., 1997. Agroforestry, water and soil fertility management to fight erosion in tropical mountains of Rwanda. Soil Technology 11, 109–119. https://doi.org/10.1016/S0933-3630(96)00119-5

Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea). Ecological Monographs 43, 95–124. https://doi.org/10.2307/1942161
Root, R.B., Kareiva, P.M., 1984. The Search for Resources by Cabbage Butterflies (Pieris Rapae): Ecological Consequences and Adaptive Significance of Markovian Movements in a Patchy Environment. Ecology 65, 147–165. https://doi.org/10.2307/1939467
Rosenheim, J.A., Corbett, A., 2003. OMNIVORY AND THE INDETERMINACY OF PREDATOR FUNCTION: CAN A KNOWLEDGE OF FORAGING BEHAVIOR HELP? Ecology 84, 2538–2548. https://doi.org/10.1890/02-0469
Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J., Jaffee, B.A., 1995. Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. Biological Control 5, 303–335. https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038
Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., Ekbom, B., 2015. Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. Basic and Applied Ecology 16, 250–259. https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.02.003
Russell, E., 1989. Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids 590-599(10).
Russell, E.P., 1989. Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids. Environmental Entomology 18, 590–599. https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590
Samu, F., 2003a. Can field-scale habitat diversification enhance the biocontrol potential of spiders? Pest Management Science 59, 437–442. https://doi.org/10.1002/ps.635
Samu, F., 2003b. Can field-scale habitat diversification enhance the biocontrol potential of spiders? Pest. Manag. Sci. 59, 437–442. https://doi.org/10.1002/ps.635
Samu, F., 1993. Wolf spider feeding strategies: optimality of prey consumption in Pardosa hortensis. Oecologia 94, 139–145.
Sanders, D., Nickel, H., Grützner, T., Platner, C., 2008. Habitat structure mediates top–down effects of spiders and ants on herbivores. Basic and Applied Ecology 9, 152–160. https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.01.003
Sarfraz, R.M., Dosdall, L.M., Keddie, A.B., 2009. Bottom-up effects of host plant nutritional quality on Plutella xylostella (Lepidoptera: Plutellidae) and top-down effects of herbivore attack on plant compensatory ability. European Journal of Entomology 106, 583–594. https://doi.org/10.14411/eje.2009.073
Satar, S., 2005. Temperature Dependent Life History Traits of Brevicoryne brassicae (L.) (Hom., Aphididae) on White Cabbage. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 29(1):1-6.
Schmaedick, M.A., Shelton, A.M., 2000. ARTHROPOD PREDATORS IN CABBAGE (CRUCIFERAE) AND THEIR POTENTIAL AS NATURALLY OCCURRING BIOLOGICAL CONTROL AGENTS FOR PIERIS RAPAE (LEPIDOPTERA: PIERIDAE). The Canadian Entomologist 132, 655–675. https://doi.org/10.4039/Ent132655-5
Schröder, R., Hilker, M., 2008. The Relevance of Background Odor in Resource Location by Insects: A Behavioral Approach. BioScience 58, 308–316. https://doi.org/10.1641/B580406

Schroeder, M., Chatzaki, M., Buchholz, S., 2010. The spider fauna of the Aladjagiola wetland complex (Nestos Delta, north-east Greece): a reflection of a unique zoogeographical transition zone in Europe. Biological Journal of the Linnean Society 102, 217–233.
Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., Duarte Aguilar, J.A., Vohland, K., 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics pp 199–241.
Schroth, G., Lehmann, J., 1995. Contrasting effects of roots and mulch from three agroforestry tree species on yields of alley cropped maize. Agriculture, Ecosystems & Environment 54, 89–101. https://doi.org/10.1016/0167-8809(95)00585-G
Schutter, O., 2011. Agroécologie et droit à l'alimentation. Rapport présenté à la 16ème session du Conseil des droits de l'homme de l'ONU.
Seifert, B., 1992. A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus Lasius s. str.(Hymenoptera, Formicidae). Abhandlungen und Berichte des naturkundemuseums Görlitz 66, 1–67.
Senior, L.J., Healey, M.A., Wright, C.L., 2016. The role of spiders as predators of two lepidopteran *Brassica* pests: Spiders as predators of *Brassica* pests. Austral Entomology 55, 383–391. https://doi.org/10.1111/aen.12201
Seyfulina, R., 2010. The spider assemblage (Arachnida, Aranei) in agroecosystems of the Kuban Plain: Species composition, spatial distribution, and seasonal dynamics. Entomological Review 90, 494–510.
Sileshi, G., Schroth, G., Rao, M.R., Girma, H., 2008. Weeds, diseases, insect pests and tri-trophic interactions in tropical agroforestry. Ecological basis of agroforestry 73–94.
Simon, E.L., 1897. Histoire naturelle des araignées. Roret.
Simon, S., Morel, K., Durand, E., Brevalle, G., Girard, T., Lauri, P.-É., 2012. Aphids at crossroads: when branch architecture alters aphid infestation patterns in the apple tree. Trees 26, 273–282. https://doi.org/10.1007/s00468-011-0629-8
Smits, N., Dupraz, C., Dufour, L., 2012. Unexpected lack of influence of tree rows on the dynamics of wheat aphids and their natural enemies in a temperate agroforestry system. Agroforestry Systems 85, 153–164. https://doi.org/10.1007/s10457-011-9473-5
Snyder, W.E., Snyder, G.B., Finke, D.L., Straub, C.S., 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. Ecology Letters 9, 789–796. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x
Stamps, W.T., Linit, M.J., 1997. Agroforestry Systems.
Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. Foraging theory, Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J.
Straub, C.S., Snyder, W.E., 2006. SPECIES IDENTITY DOMINATES THE RELATIONSHIP BETWEEN PREDATOR BIODIVERSITY AND HERBIVORE SUPPRESSION. Ecology 87, 277–282. https://doi.org/10.1890/05-0599
Su, Y.S., Yajima, M., 2015. R2jags: Using R to Run "JAGS"., R package version 0.5-7. https://CRAN.Rproject.org/package=R2jags. ed.
Suckling, D.M., 2000. Issues affecting the use of pheromones and other semiochemicals in orchards. Crop Protection 19, 677–683. https://doi.org/10.1016/S0261-2194(00)00090-9

Sunderland, K., Samu, F., 2000. Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. Entomologia Experimentalis et Applicata 95, 1–13. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00635.x
Sunderland, K.D., Vickerman, G.P., 1980. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields. Journal of Applied Ecology 389–396.
Symondson, W.O.C., 2002. Molecular identification of prey in predator diets. Molecular Ecology 11, 627–641. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01471.x
Teodoro, A., Klein, A.-M., Tscharntke, T., 2008. Environmentally mediated coffee pest densities in relation to agroforestry management, using hierarchical partitioning analyses. Agriculture, Ecosystems & Environment 125, 120–126. https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.12.004
Thiele, H.-U., 1977. Carabid Beetles in Their Environments: a Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
Thies, C., Haenke, S., Scherber, C., Bengtsson, J., Bommarco, R., Clement, L.W., Ceryngier, P., Dennis, C., Emmerson, M., Gagic, V., Hawro, V., Liira, J., Weisser, W.W., Winqvist, C., Tscharntke, T., 2011. The relationship between agricultural intensification and biological control: experimental tests across Europe. Ecological Applications 21, 2187–2196. https://doi.org/10.1890/10-0929.1
Thilliez, A., 1992. V. Albouy et C. Caussanel. — Dermaptères et perce-oreilles. Faune de France n° 75. 1990. Publications de la Société Linnéenne de Lyon 117–118.
Trautner, J., 1994. Zum Beutespektrum von *Gnaphosa lucifuga* (Araneae: Gnaphosidae). Arachnologische Mitteilungen 7, 41–44. https://doi.org/10.5431/aramit0704
Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C., Petit, S., 2014. The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. Agriculture, Ecosystems & Environment 188, 40–47. https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.031
Triplehorn, C.A., Johnson, N.F., Borror, D.J., 2005. An introduction to the study of insects, 7th ed. ed. Thomson, Brooks/Cole, Australia.
Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. Biological Control 43, 294–309. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.006
Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E.A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J.A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T.C., Wratten, S., Zhang, W., 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. Biological Conservation 204, 449–458. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001
Tylianakis, J.M., Romo, C.M., 2010. Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. Basic and Applied Ecology 11, 657–668. https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.08.005
Valet, S., 2011. Cultures associés multi-étages traditionnelles innovantes -Services écologiques : résilience et durabilité des éco-agrosystèmes.

Van Emden, H., Hughes, R., Way, M., 1969. The ecology of Myzus persicae. Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA 197--270.
Vandervoet, T.F., Ellsworth, P.C., Carrière, Y., Naranjo, S.E., 2018. Quantifying Conservation Biological Control for Management of Bemisia tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae) in Cotton. Journal of Economic Entomology 111, 1056–1068. https://doi.org/10.1093/jee/toy049
Varah, A., Jones, H., Smith, J., Potts, S.G., 2013. Enhanced biodiversity and pollination in UK agroforestry systems: UK agroforestry systems. Journal of the Science of Food and Agriculture 93, 2073–2075. https://doi.org/10.1002/jsfa.6148
Varol, I., Ozaslan, M., Ozdemir, A., Akan, Z., Kutbay, F., 2006. Two species of Genus Xerolycosa (Araneae: Lycosidae) new to the Turkish spider fauna. Biotechnology & Biotechnological Equipment 20, 69–73.
Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. Agriculture, Ecosystems & Environment 166, 110–117. https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027
Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
von BROEN, B., 1997. Insufficient knowledge of so-called'rare'spiders in Germany-a brief comment. Proc. 16th Europ. ColI. Arachnol. I 51, 55.
Vorburger, C., 2006. Temporal dynamics of genotypic diversity reveal strong clonal selection in the aphid Myzus persicae. Journal of Evolutionary Biology 19, 97–107. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00985.x
Ward, D.F., Harris, R.J., 2005. Invasibility of native habitats by Argentine ants, Linepithema humile, in New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 215–219.
Warlop, F., Corroyer, N., Denis, A., Conseil, M., Fourrié, L., Duha, G., Buchmann, C., Lafont, A., Servan, G., 2017. ASSOCIER LÉGUMES ET ARBRES FRUITIERS EN AGROFORESTERIE 40.
Warner, D.J., Allen-Williams, L.J., Warrington, S., Ferguson, A.W., Williams, I.H., 2008. Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. Agricultural and Forest Entomology 10, 375–387. https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00391.x
Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. Agronomy for Sustainable Development 29, 503–515. https://doi.org/10.1051/agro/2009004
Whalon, M.E., Smilowitz, Z., 1979. TEMPERATURE-DEPENDENT MODEL FOR PREDICTING FIELD POPULATIONS OF GREEN PEACH APHID, MYZUS PERSICAE (HOMOPTERA: APHIDIDAE). The Canadian Entomologist 111, 1025–1032. https://doi.org/10.4039/Ent1111025-9
White, T.C.R., 2015. Senescence-feeders: a new trophic sub-guild of insect herbivores. Journal of Applied Entomology 139, 11–22. https://doi.org/10.1111/jen.12147

White, T.C.R., 1969. An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of Psyllids in Australia. Ecology 50, 905–909. https://doi.org/10.2307/1933707
Wikipedia [WWW Document], n.d. . wikipedia.org.
Wissinger, S.A., 1997. Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for Biological Control in Annual Crop Systems. Biological Control 10, 4–15. https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0543
Wolda, H., 1988. Insect Seasonality: Why? Annual Review of Ecology and Systematics 19, 1–18.
Wolz, K.J., DeLucia, E.H., 2018. Alley cropping: Global patterns of species composition and function. Agriculture, Ecosystems & Environment 252, 61–68. https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.005
Woodcock, B.A., Heard, M.S., 2011. Disentangling the effects of predator hunting mode and habitat domain on the top-down control of insect herbivores: Top-down control of insect herbivores. Journal of Animal Ecology 80, 495–503. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01790.x
Yang, T., Liu, J., Yuan, L., Zhang, Y., Peng, Y., Li, D., Chen, J., 2017. Main predators of insect pests: screening and evaluation through comprehensive indices: Main predators of insect pests. Pest Management Science 73, 2302–2309. https://doi.org/10.1002/ps.4613
Zhang, S.-Z., Huang, H., Shan, H.-W., Zhang, F., Wan, F.-H., Liu, T.-X., 2013. Defense against *Pieris rapae* in cabbage plants induced by *Bemisia tabaci* biotype B. Entomologia Experimentalis et Applicata 147, 293–300. https://doi.org/10.1111/eea.12067
Zou, Y., de Kraker, J., Bianchi, F.J.J.A., van Telgen, M.D., Xiao, H., van der Werf, W., 2017. Video monitoring of brown planthopper predation in rice shows flaws of sentinel methods. Scientific Reports 7. https://doi.org/10.1038/srep42210
ADDIN ZOTERO_BIBL {"uncited":[],"omitted":[],"custom":[]} CSL_BIBLIOGRAPHY

ANNEXES

Annexe A : Tableau des traits fonctionnels des prédateurs

Araignées

Gnaphosidae

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Civizelotes civicus	Cici	carnivore (**Cardoso et al., 2011; Chatzaki, 2008**)	ouvert (**Le Peru, 2006**)	sol (**Betsi, 2018; Le Peru 2006**)	humide (**Betsi, 2018**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Gnaphosa alacris	Gnal	carnivore (**Cardoso et al. 2011 Trautner, 1994**)	ouvert **(Le Peru 2007; Trautner et al. 1994**)	sol (**Betsi, 2018; Le Peru 2006**)	sec (**Le Peru 2006**; **Trautner et al. 1994**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	nocturne (**Trautner et al. 1994**)
Gnaphosa sp	Gnaphosasp	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	NA	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne **(Cardoso et al. 2011;** Wikipedia**)**
Gnaphosidae sp.	Gnaphosidaesp	carnivore (Chatzaki, 2008**; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	NA	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne **(Chatzaki et al. 2008; Cardoso et al. 2011)**

Gnaphosidae suite 1

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Gnaphosa lucifuga	Gnlu	carnivore (**Trautner et al, 1994; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**)	sol-arbre (**Betsi, 2018 ; Le Peru 2007**)	humide (**Le Peru 2007**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne **(Cardoso et al. 2011)**
Heser nilicola	Heni	carnivore (**Chatzaki et al. 2008; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**; **Platnick and Shadab, 1983**)	sol (**Cardoso et al. 2011**)	humide (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Setaphis carmeli	Seca	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert (**Lecigne, 2012**)	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011; Wikipedia**)
Setaphis sp	Sesp	carnivore (**Betsi,2018**)	ouvert (**AsFrA**)	sol (Buchholz, 2010a)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	nocturne (**Cardoso et al. 2011; Wikipedia**)
Trachyzelotes barbatus	Trba	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**ASFRA**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011 ; Wikipedia**)

Gnaphosidae suite 2

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Trachyzelotes fuscipes	Trfu	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011 Wikipedia**)
Trachyzelotes holosericus	Trho	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011 ; Wikipedia**)
Zelotes callidus	Zeca	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011 Wikipedia**)
Zelotes tenuis	Zete	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	humide (**ASFRA**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011; Betsi, 2018**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

Hahniidae

Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Hahniidae	*Hahniidae sp.*	Hahsp	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	sol-arbre (**Cardoso et al. 2011; Wikipedia**)	humide **(Wikipedia)**	Trap_strategy (**Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

Lyniphiidae

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Agelinidae sp.	Agsp	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	grande variabilité (**AsFrA**)	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**; **Lissner, 2011**)	NA	Trap_strategy (**Cardoso et al. 2011**; **Lissner, 2011**)	nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Linyphiidae sp.	Lisp	carnivore (**Betsi,2018**)	NA	NA	NA	Trap_strategy **(Lissner, 2011)**	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Erigone dentipalpis	Erde	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**; **Öberg et al., 2007; Samu, 2003**)	sol-herbe (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	humide (**Betsi, 2018**)	Run_and_kill_Trap_strategy (**Alderweireldt, 1994**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Oedothorax apicatus	Oeap	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Buchholz, 2010; Le Peru, 2006; Locket and Millidge, 1951; Öberg et al., 2007**)	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**)	sec-humide (**Betsi, 2018**; **Buchholz et al. 2010; Gloor et al., 2010**)	Run_and_kill_Trap_strategy (**Alderweireldt et al. 1994**; **Betsi, 2018 Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

***Lyniphiidae* suite 2**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Pelecopsidis parallela	Pepa	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru, 2007**)	sol-herbe-arbre (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**; **Le Peru, 2007**; **Cardoso et al. 2011**)	sec-humide **(Le Peru 2007)**	Run_and_kill_Trap_strategy (**Alderweireldt et al. 1994; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Trichoncoides piscator	Trpi	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	fermé (**Bogya et al., 1999**)	sol-herbe-arbre (**Bogya 1999; Lissner, 2011; Cardoso et al. 2011**)	humide (**AsFrA**)	Trap_strategy (**Lissner, 2011; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011)**
Diplocephalus cristatus	Dicr	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé **(Gloor et al., 2010)**	sol (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	humide (**Betsi, 2018**)	Trap_strategy (**Alderweireldt et al. 1994; Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Diplocephalus graecus	Digr	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**)	sol-herbe-arbre (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	humide (**Betsi, 2018**)	Trap_strategy (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

***Lyniphiidae* suite 3**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Diplostyla concolor	Dico	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**)	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**; **Lissner, 2011; Le Peru, 2007)**	humide (**Betsi, 2018**)	Trap_strategy (**Cardoso et al. 2011**; **Lissner, 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Agyneta innotabilis	Agin	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	fermé (**AsFrA**, (Marc, 1990, **Nicolai, 1986** ; Koponen, 2008, **Gloor et al., 2010**)	sol-herbe-arbre (**ASFRA; Cardoso et al. 2011**; **Marc 1990; Nicolai 1986; Kopponen 2008 ; Lissner, 2011; Gloor et al., 2010**)	humide (**AsFrA**)	Trap_strategy (**Lissner, 2011**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Agyneta rurestris	Agru	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Dejean 2013,** Lecigne, 2014, **Oberg et al. 2016**, **Seyfulina, 2010, Le Peru 2007**)	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**; **Le Peru 2007)**	humide (**Le Peru 2007**)	Trap_strategy (**Alderweireldt et al. 1994; Birkhofer et al., 2016; Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Improphantes improbulus	Imim	carnivore (**Betsi,2018 ; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Le Peru, 2007**)	sol-herbe (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**; **Lissner, 2011)**	sec (**AsFrA**)	Trap_strategy (**Lissner, 2011**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso** et al. 2011)

Lycosidae

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Lycosidae sp.	Lysp	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	NA	Run_and_kill (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Pardosa agrestis	Paag	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi, 2018**)	ouvert-fermé (**Cardoso et al. 2011; Le Peru, 2007**)	sol-arbre (**Cardoso et al. 2011**; **Le Peru, 2007**)	humide (**Le Peru, 2007**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**; **Simon, 1897**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Pardosa hortensis	Paho	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Samu, 1993**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007; Oberg et al. 2016**)	sol (**Le Peru 2007; Cardoso et al. 2011**)	humide (**Le Peru, 2007**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**; **Samu, 1993**; **Simon, 1897**)	diurne-nocturne (**Samu, 1993**; **Cardoso et al. 2011**)
Pardosa proxima	Papr	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi, 2018**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**)	NA	humide (**Le Peru, 2007**)	Run_and_kill (**Simon, 1897**; **Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Pardosa sp.	Pasp	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	NA	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011; Simon 1874**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

***Lycosidae* suite 1**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Pardosa sp.	Pasp	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	NA	sol (**Cardoso et al. 2011**)	NA	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011; Simon 1874**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Pardosa vittata	Pavi	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007**)	sol-arbre (**Cardoso et al. 2011**; **Le Peru, 2007**)	humide (**Le Peru, 2007**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Trochosa hispanica	Trhi	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	fermé (**Le Peru 2007**)	sol-arbre (**Cardoso et al. 2011**; **Le Peru, 2007**)	humide (**Le Peru, 2007**)	Run_and_kill (**Betsi, 2019; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Trochosa ruricola	Trru	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	NA	NA	sec-humide (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2019; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Trochosa sp	Trsp	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	NA	NA	NA	Run_and_kill (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

***Lycosidae* suite 2**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Xerolycosa miniata	Xemi	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	ouvert (**Lockett &Milidges 1968**)	sol-arbre (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2019; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Xerolycosa nemoralis	Xene	carnivore (**Cardoso et al. 2011; Betsi,2018**)	ouvert-fermé (**Varol et al., 2006**)	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2019; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

Autres groupes d'araignées

Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Oxyope	*Oxiopes lineatus*	Oxli	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert (**Huseynov, 2007**; **Gloor et al., 2010)**	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**; **Huseynov et al2007**)	humide (**Betsi, 2018**)	Run_and_kill (**Cardoso et al. 2011**; **Huseynov et al. 2007**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011 Huseynov et al. 2007)**
Pisauridae	*Pisaura mirabilis*	Pimi	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Locket & Milidges, 1968**)	sol-herbe-arbre (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	sec-humide (**Betsi, 2018**)	Sit_and_wait_Trap_strategy (**Cardoso et al. 2011**; **Lenler-Eriksen, 1969)**	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Salticidae	*Chalcoscirtus infimus*	Chin	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert (**Chatzaki et Logunov, 2003** ; **Gloor et al., 2010)**	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Run_and_kill (**Betsi, 2018**; **Cardoso et al. 2011**)	diurne (**Cardoso et al. 2011**)

Autres groupes d'araignées suite 1

Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Tetragnathidae	*Pachygnatha degeeri*	Pade	carnivore (**Betsi,2018**)	ouvert-fermé (**Le Peru 2007; Samu, 2003)**	sol-herbe-arbre (**Betsi, 2018**; **Lissner, 2011**)	humide (**Le Peru 2007; Gloor et al., 2010**)	Trap_strategy (**Betsi, 2018**)	diurne (**AsFrA**)
	Tetragnathidae sp.	Tetragsp	carnivore (**Betsi, 2018**)	NA	NA	NA	Trap_strategy (Bradley, 2012)	NA
Theridiidae	*Asagena italica*	Asit	carnivore (**Betsi, 2018**)	ouvert (**AsFrA**)	sol-herbe (**Lissner, 2011**)	sec (**AsFrA**)	Trap_strategy **(Lissner, 2011)**	NA
	Theridiidae sp.	Thsp	carnivore (**Cardoso et al. 2011**; **Pekár et al., 2012**)	NA	NA	NA	Trap_strategy **(Bradley, 2012; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

Autres groupes d'araignées suite 2

Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Thomisidae	*Thanatus vulgaris*	Thvu	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert **(von Broen, 1997; Lecigne et al. 2014)**	sol-herbe (**Cardoso et al. 2011**)	humide (**Opatovsky et al., 2017**)	Sit_and_wait (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
	Xysticus acerbus	Xyac	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert_fermé **(Bonte et al., 2001**; **AsFrA**)	sol-herbe **(Wikipedia; Cardoso et al. 2011**)	sec (**AsFrA**)	Sit_and_wait (**Betsi, 2019; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
	Xysticus cristatus	Xycr	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert_fermé **(Locket & Millidge, 1968; ASFRA**)	sol-herbe-arbre (Betsi, 2018; **Cardoso et al. 2011**)	sec-humide (**Betsi, 2018; AsFrA**)	Sit_and_wait (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
	Xysticus kochi	Xyko	carnivore (**Betsi,2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert (**Lockett & Milidges 1968; Samu et al. 2002**)	sol-herbe (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	humide (**Betsi, 2018**)	Sit_and_wait (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)
Titanoecidae	*Nurscia albomaculata*	Nual	carnivore (**Betsi, 2018; Cardoso et al. 2011**)	ouvert (**Gloor et al., 2010**)	sol (**Cardoso et al. 2011**)	sec (**ASFRA**)	Trap_strategy (**Betsi, 2018 Cardoso et al. 2011**)	diurne-nocturne (**Cardoso et al. 2011**)

Chilopodes

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Chilopoda sp.	Chsp	carnivore (**Betsi, 2018**)	ouvert-fermé (**Betsi, 2018; Bonato et al., 2017**)	sol-herbe-arbre (**Betsi, 2018**)	sec-humide (**Betsi, 2008**)	NA	NA

Coléoptères
Carabidae

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Harpalus affinis	Haaf	omnivore (**Betsi, 2018**; **Honek et al., 2013**; **Pilon et al., 2013**)	ouvert-fermé **(Du Chatenet,2005; Eyre et al., 2009**; **Pfiffner and Mäder, 1997**; **Pilon et al., 2013)**	NA	NA	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA
Harpalus distinguendus	Hadi	omnivore (**Honek et al. 2003**; **Pilon et al. 2013**)	ouvert (**Allegro, 1997**; **Luff et al. 1998; Pfiffner and Mäder, 1997**; **Pilon et al. 2013**)	NA	NA	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA
Harpalini sp.	Harsp	omnivore (**Luff, 1998**)	NA	NA	NA	Run_and_kill **(Lovei et al. 1996)**	NA
Acupalpus meridianus	Acme	carnivore (**Purtauf et al., 2005**)	ouvert (**Luff et al. 1998**; **Pollock, 1991**; **Eyre et al.,2009**; **Pfiffner and Mäder, 1997**)	NA	sec **(Jeannel & Coulon, 1942; Luff et al. 1998**; **Pollock et al. 1991**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA

***Carabidae* suite 1**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Amara aenea	Amae	omnivore (**Betsi, 2018**; **Luff et al. 1998**; **Honek et al. 2003**; **Pilon et al. 2013**)	ouvert (**Luff et al. 1998**, **Pilon et al. 2013** **Allegro et al. 1997**)	NA	sec (**Luff et al. 1998**; **Pilon et al. 2013**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	diurne (**Thiele et al. 1977**)
Anchomenus dorsalis	Ando	omnivore (**Betsi, 2018**; **Eyre et al. 2009**)	ouvert-fermé (**Allegro et al. 1997**, **Jeannel, 1942** **Eyre et al. 2009**)	NA	humide (**Thérond, 1975**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	diurne (**Thiele et al. 1977**)
Brachinus elegans	Brel	carnivore (**Juliano, 1985**)	ouvert (**Pilon et al. 2013**)	NA	humide (**Du Châtenet, 2005**; **Juliano et al. 1985; Pilon et al. 2013**; **Thérond, 1975**)	NA	nocturne (**Juliano et al. 1985**)
Carabini sp.	Carabinisp	carnivore (**Evans and Forsythe, 1985**)	NA	NA	NA	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA
Microlestes sp.	Misp	omnivore (**Betsi, 2018**)	ouvert-fermé (**Allegro et al. 1997; Du Châtenet, 2005; Jeannel, 1942; Luff et al. 1998; Pilon et al. 2013; Thérond, 1975**)	NA	NA	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA

***Carabidae* suite 2**

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Nebria brevicollis	Nebr	omnivore (**Betsi,2018**; **Luff et al. 1998** **Pilon et al. 2013**)	ouvert-fermé (**Allegro et al. 1997; Greenslade, 1964**; **Pilon et al. 2013**; **Schroeder et al., 2010**; **Thérond, 1975)**	NA	humide (**Du Châtenet, 2005; Luff et al. 1998**; **Pilon et al. 2013**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA
Oodini sp.	Oosp	carnivore (**Pilon et al. 2013**)	NA	NA	humide (**Luff et al. 1998; Pilon et al. 2013**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	NA
Poecilus cupreus	Pocu	omnivore (**Betsi, 2018**; **Kromp, 1999**; **Oberholzer et Frank, 2003;Pilon et al. 2013**)	ouvert (Allegro et al. 1997; **Kromp et al. 1999**; **Kegel et al. 1994**; **Pilon et al. 2013**)	NA	humide (**Kegel et al. 1994**; **Kromp et al. 1999**)	Run_and_kill (**Lovei et al. 1996**)	diurne (**Kegel et al. 1994**)

Anthicidae

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Anthicus laeviceps	Anla	carnivore (**Bonadona et al. 1991**; **Werner et al. 1995**)	ouvert (**de Faria et al., 2006**)	sol	NA	NA	NA
Anthelephila pedestris	Anpe	carnivore (**Werner et al. 1995; Bonadona et al. 1991**)	NA	NA	humide (**Castaldo et al., 2004**)	NA	NA
Leptaleus rodriguesi	Lero	carnivore (**Bonadona et al. 1991**)	NA	NA	NA	NA	NA

Cicindelles

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Cicindela germanica	Cige	carnivore (**Betsi, 2018; Pilon et al. 2013**)	ouvert (**Forel et Leplat, 2001; Jeannel, 1941; Luff et al. 1998**)	NA	humide (**Forel et Leplat, 2001**)	NA	NA
Cicindela sp.	Cisp	carnivore (**Betsi, 2018**; **Evans et al. 1985**; **Pilon et al. 2013**)	ouvert (**Allegro et al. 1997**; **Pilon et al. 2013**; **Ponel, 2013)**	NA	NA	NA	NA

Staphylins

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Aleocharinae G.sp.1	Alesp1	carnivore (**Koskela et al. 1977**)	NA	NA	NA	NA	NA
Aleocharinae G.sp.2	Alesp2	carnivore (**Koskela et al. 1977**)	NA	NA	NA	NA	NA
Anotylus sp	Anosp	carnivore (**Sunderland and Vickerman, 1980**)	NA	NA	NA	NA	NA
Drusilla canaliculata	Drca	carnivore (**Balog et al., 2013; Lupi et al., 2006**)	ouvert-fermé **Balog et al. 2009**; **Balog et al. 2013**; **Lupi et al. 2006**)	sol-herbe (**Balog et al. 2013**)	NA	NA	NA
Staphylinidae sp.	Stsp	omnivore (**Bohac, 1999**; **Clough et al. 2006**; **Cloyd and Herrick, 2017**; **Balog et al., 2008; Echegaray Wilson, 2012**; **Echegaray et al., 2015**; **Franck & Thomas, 2016; Triplehorn et al., 2005**; **Sunderland and Vickerman, 1980**)	ouvert-fermé (**Assmann et al., 2015**; **Balog et al. 2008**; **Franck & Thomas, 2016**; **Triplehorn et al., 2005**; **Lassau et al., 2005**)	sol-herbe-arbre (**Balog et al. 2008**; **Franck & Thomas, 2016**)	humide (**Bohac et al. 1999**; **Franck & Thomas, 2016**)	Run_and_kill (**Lassau et al. 2005**)	diurne-nocturne (**Bohac et al. 1999; Franck & Thomas, 2016**)
Tachyporus sp	Tachsp	carnivore (**Koskela et al. 1977**)	NA	NA	NA	NA	NA

Staphylins suite 1

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Xantholinus sp	Xasp	carnivore (**Richards et al. 1926**)	NA	NA	NA	NA	NA
Gauropterus fulgidus	Gafu	carnivore (**Urbaneja et al. 2006**)	NA	NA	NA	NA	NA

Forficules

Ordre	Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Forficules	Dermaptera	*Euborellia moesta*	Eumo	omnivore (**Buxton, 1974**)	NA	NA	NA	NA	nocturne (**Buxton et al. 1974**)
		Forficula auricularia	Foau	omnivore (**Mueller et al., 1988**)	ouvert **(Kocarek et al. 1998)**	NA	NA	NA	NA
		Labia minor	Lami	omnivore (**Albouy and Caussanel, 1990**)	NA	NA	NA	NA	NA

Fourmis

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Formica cunicularia	Focu	omnivore (**Blatrix et al. 2013** ; (**Platner et al., 2012**)	ouvert (**Blatrix et al. 2013**)	sol-herbe-arbre (**Blatrix et al. 2013**)	NA	Run_and_kill **(Blatrix, 2013)**	NA
Formica polyctena	Fopo	carnivore (INPN **Platner et al**. **2012**)	fermé **(INPN)**	NA	NA	Run_and_kill **(Blatrix, 2013)**	NA
Hypoponera eduardi	Hyed	carnivore (**Platner et al. 2012**)	ouvert-fermé (**Lebas et al. 2016**; **Ward and Harris, 2005**)	NA	humide (**Lebas et al. 2016**)	NA	NA
Lasius grandis	Lagr	omnivore (**Lebas et al. 2016;(Pekas et al., 2011**; **Platner et al. 2012**)	fermé (**Seifert, 1992**; **Pekas et al., 2011**)	sol-herbe-arbre (**Lebas et al. 2016**)	NA	Run_and_kill (**Blatrix, 2013**)	diurne-nocturne (**Pekas et al. 2011**)
Lasius niger	Lani	omnivore (**Blatrix et al.2013**; **Platner et al. 2012**)	ouvert (**Seifert, 1992**)	sol-herbe (**Blatrix et al. 2013**)	NA	Run_and_kill (**Blatrix, 2013**)	diurne-nocturne (**Pekas et al. 2011**)

Fourmis suite 1

Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Messor structor	Mest	omnivore (**Blatrix et al.2013**; **Lebas et al. 2016**)	ouvert (**Lebas et al. 2016**; **Myrmecofourmis.com)**	NA	humide (**Lebas et al. 2016**)	NA	NA
Myrmica scabrinodis	Mysc	carnivore (**Cammaerts, 1980**)	ouvert (**Elmes and Wardlaw, 1982**)	NA	humide (**Wikipedia**)	NA	diurne-nocturne (**Cammaerts et al. 1980**)
Pheidole pallidula	Phpa	omnivore (**Lebas et al. 2016; Pekas et al. 2011**)	ouvert-fermé (**Lebas et al. 2016**)	NA	sec (**Lebas et al. 2016**)	NA	NA
Plagiolepis pygmae	Plpy	omnivore (**Blatrix et al. 2013**; **Platner et al. 2012**)	fermé (**Blatrix et al. 2013**)	NA	sec (**Blatrix et al. 2013**)	Run_and_kill (**Blatrix et al. 2013**)	NA
Tapinoma madeirense	Tama	omnivore (**Lebas et al. 2016**)	NA	NA	NA	NA	NA
Tapinoma nigerrimum	Tani	omnivore (**Blatrix et al. 2013; Lebas et al. 2016**)	ouvert (**Blatrix et al. 2013; Lebas et al. 2016**)	sol-herbe (**Blatrix et al. 2013**; **Lebas et al. 2016**)	sec-humide **(Blatrix et al. 2013; Lebas et al. 2016)**	NA	diurne-nocturne (**Blatrix et al. 2013; Lebas et al. 2013**)
Tapinoma sp.	Tasp	omnivore (**Koskela et al. 1977**)	ouvert-fermé (**Blatrix et al. 2013**)	sol-herbe-arbre (**Blatrix et al. 2013**)	NA	NA	NA
Tetramorium sp	Tetramsp	omnivore (**schoolofants.org**)	NA	NA	NA	NA	NA

Opilions

Famille	Genre Espèce	Code	Régime alimentaire	Ouverture de l'habitat	Strate	Humidité	Stratégie de chasse	Période d'activité
Opilions	*Opiliones sp.*	Opsp	omnivore (**Novak, 2007**; **Rivers et al., 2018**)	fermé (**Novak, 2007**)	NA	NA	Sit_and_wait (**Novak, 2007**)	nocturne (**Novak, 2007**)

Annexe B : Acte du Colloque de l'Organisation International de Lutte Biologique, Dundee 2017

Does the association between fruit trees and vegetables promote functional biodiversity and biocontrol of vegetables pests?

Camille Imbert[1], François Warlop[2], Léa Husson[1]& Claire Lavigne[1]

[1] INRA, UR 1115, Plantes et Systèmes de culture Horticoles, PSH, 84000 Avignon, France
[2]Groupe de Recherche en Agriculture Biologique, GRAB, 84000 Avignon, France

Abstract : Agroecological systems often rely on mixing crops to maximise production. In this study, we investigated if associating fruit trees and vegetables in plots increased predator arthropod abundance and pest control. For this purpose, we compared activity-densities of predator arthropods and predation of sentinel aphids in plots grown with cabbages within or outside of apple orchards. Sampling was performed six times during one season by pitfall trapping and visual observations. Our results indicate that there were overall few significant differences between the two types of plots and these were always in the direction of more predators in the control plots.

Key words: conservation biological control, fruit tree-vegetable association, functional biodiversity, sentinel prey

Introduction

New agricultural systems are developed with the objective to ensure a high yield and to be eco-friendly (Schutter, 2010). These new systems tend towards the no-use of chemical inputs and a stronger reliance on ecosystems services such as biological control. They are often established on small farm areas and may thus mix crops and increase plant density to maximize production, in particular using crops occupying different strata such as fruit trees and vegetables. In these agroforestry systems, biological control may be enhanced because trees promote the predator guild by providing predators with 1) shelters to overwinter and against their own predators and 2) alternative prey (Ratnadass et al. 2012). Hence, we hypothesized that, compared to monocultures of vegetables, systems associating fruit trees and vegetables should be characterised more predators and thus higher pest predation. However, the presence of trees can also have negative impacts on biocontrol because alternative prey can distract predators from consuming pests and because trees may support pest reproduction by generating a favourable microclimate. The present study focuses on the association between fruit trees and vegetables and investigates the impact of trees on the predator guild and *in fine* on biological control of vegetables pests. It is based on a comparison between experimental plots "vegetables + fruit trees" and the control "vegetables only".

Materials and methods

Experimental plots

Experiments were carried out in four experimental 50m*2 meter plots in Avignon, South-East France. Plots were either of type "fruit trees + vegetables", consisting in cabbages (*Brassica oleracea*) planted in the inter-row of an apple orchard (*Malus domestica*) (2 plots), or control plots "vegetables only" with only cabbages (2 plots). Each control plot was positioned less than 20 meter away from the "fruit trees + vegetables" plot to have a similar landscape on the two plots of the pair.

Sampling

To record all potential predator arthropods, each of the following measurements were repeated for 16 cabbages by plot (32 for each type of plots, differing from one session to the other) 6 times from April to June 2016. Terrestrial predators were sampled using pitfall traps, flying predators were monitored by 5 min - observations sessions and larvae were directly counted on cabbages. Predators were identified on the field. Predation rate was assessed by exposing sentinel prey on cabbages corresponding to 10 aphids *Myzus persicae* stuck on an adhesive paper card. It was computed as number of aphids eaten out of total stuck aphids.

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out for each sampling session independently, using R software. We compared the occurrence of each predator group at each sampling cabbage between plots with fruit trees and control, using generalized linear models with a random plot effect. When predators were present, we compared their abundance or activity density between plots with fruit trees and control plots using Wilcoxon-Mann-Whitney non-parametric tests. We checked the effect of plot identity by comparing the two plots within each pair using the same test. We used the same procedure to compare predation rates between the two types of plots.

Results

Inventory of predator groups

Predators were classified according to taxonomy, sampling methods and stage in the following groups: *Aranea spp., Opiliones spp., terrestrial Coleoptera spp., Formicidae, Chilopoda spp., Cecidomyidae spp., Syrphidae spp. adults, flying Coleoptera spp., Coleoptera spp. Larvae, Hemipetera spp. Larvae, Acaria spp., Thysanoptera spp., and Dermaptera spp.*

Comparison of occurrence for each predator group

There were overall few significant differences between the two types of plots and these were always in the direction of a higher occurrence in the controls (Table 1).

For terrestrial predators, occurrence were significantly higher in controls for beetles for session 4 (Chi^2=3.61, p-value=0.057), ants for sessions 1, 2 and 3 (Chi^2=20.49; p-

value= 56.10^{-6}, Chi^2=7.98; p-value=0.0047; Chi^2= 7.85; p-value=0.005, respectively), multipedes for session 5 (Chi^2=4.55; p-value=0.034) (Figure 1).

For flying predators, occurrence were higher in controls for Cecidomyiidae spp. only for session 1 (Chi^2=6.21; p-value=0.013) and marginally for session 5 (Chi^2=3.39; p-value=0.066).

For sedentary predators, occurrence were marginally higher in controls only for earwigs for session 4 and 6 (respectively Chi^2=3.52; p-value=0.061; Chi^2=3.11; p-value=0.078).

Comparison of abundances or activity densities for each predator group

A similar pattern was observed for the abundances and activity densities, with few significant results and higher values in control plots (Figure 1).

For terrestrial predators, activity-densities were higher in controls for spiders during session 5 (all plots :W=488; p-value=0,030 ; pair 1 : W=104.5, p-value=0.55); for beetles for sessions 1 (all plots : W=262; p-value=0.002; pair 1 : W=56; p-value=0.010) and 6 (all plots : W=182; p-value=0.011, pair 1 : W=42.5; p-value=0.012) and almost significant for pair 2 during session 2 (W=24, p-value=0.060) and pair 1 in session 4 (W=0.5; p-value=0.054); ants during session 1 (all plots : W=88; p-value=0.0076 ; Pair 1 : W=36; p-value=0.027), session 3 for pair 2 (W=36; p-value=0.05), session 5 for the two pairs (Pair 1: W=63.5; p-value=0.069; Pair 2 :W=60; p-value=0.48).

No difference was significant for flying and sedentary predators.

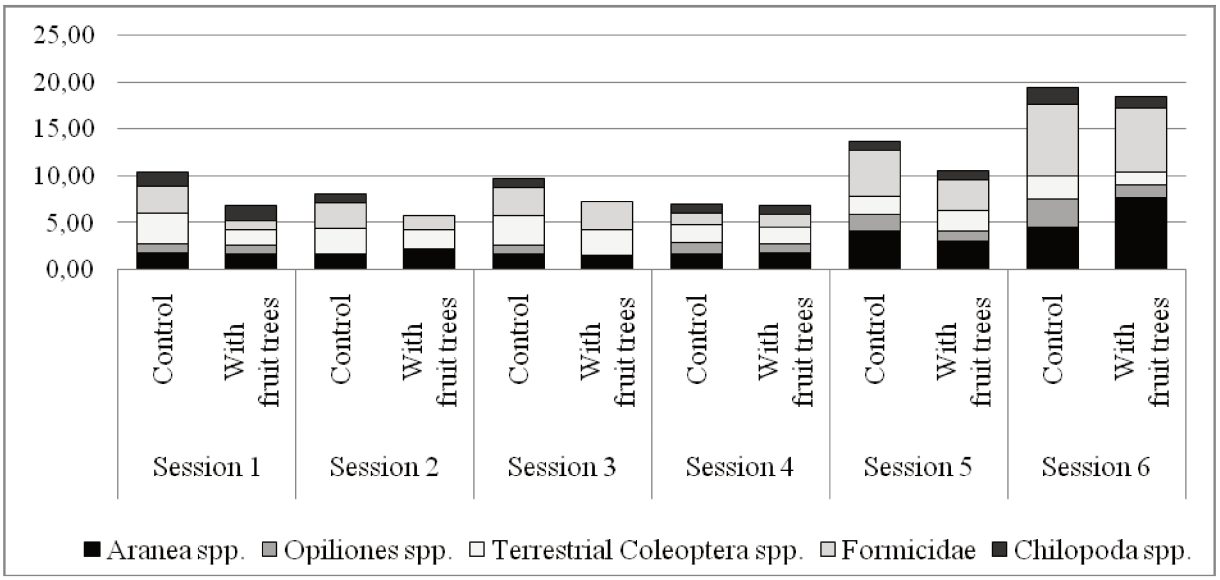


Figure 1. Mean abundance of terrestrial predators according sessions

Comparison of predation rate on sentinel preys

We did not notice any difference in predation rate for all sessions between the two types of plot except for the pair 2 for session 2 (W=181; p-value=0.029; Figure 2).

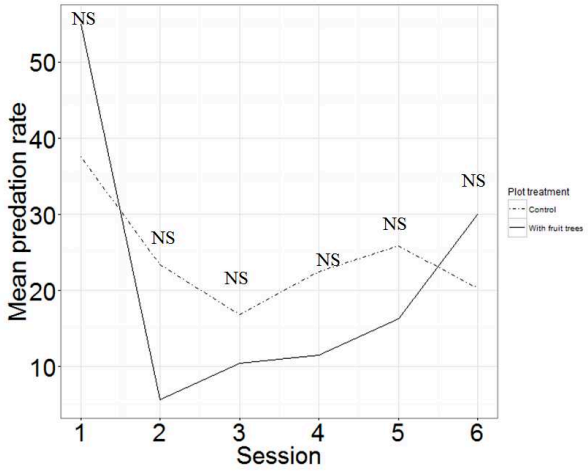


Figure 2. Mean predation rate for plots of types "vegetables + trees" (solid line) and control (dashed line) according to sessions.

Discussion

During this study, we did not notice strong differences between plots with fruit trees and controls, for the predator guild or for predation rate of sentinel aphids. Considering the predator guild, the few differences showed a higher occurrence or abundance of predators in controls than in plots with trees, which did not follow our assumptions. However, they are consistent with contradictory results found in the literature about agroforestry (Pumarino et al. 2015). In plots associating vegetables and fruit trees, it is possible that predators may share their time between the two kinds of plants, eating pests of vegetables and alternative prey from trees and thus be less present on the vegetables. However, predation rate was not higher for controls. It is possible that different predator groups consume sentinel prey in plots with trees and controls. A next step is to classify more precisely predator by refining taxonomic identification or grouping by functional traits and also to assess consequences on pests.

Acknowledgements

First author is funded by a PhD grant from the Fondation de France.

References

De Schutter, O. 2010 : Rapport du Rapporteur spécial sur le droit à l'alimentation. Assemblée Générale des Nations Unies, 20.

Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., & Habib, R. 2012: Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. Agronomy for sustainable development, 32(1), 273-303.

Pumariño, L., Sileshi, G. W., Gripenberg, S., Kaartinen, R., Barrios, E., Muchane, M. N. & Jonsson, M. 2015 : Effects of agroforestry on pest, disease and weed control: a meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, *16*(7), 573-582.

RESUME

Le verger-maraîcher est un type de parcelle diversifiée, agroforestière, associant des arbres fruitiers et des légumes. Dans ces parcelles, tout l'espace 3D disponible est utilisé pour la production de nourriture avec au sol des légumes et à différentes hauteurs des fruits. Les vergers-maraîchers sont en cela une réponse à la limitation de l'extension des surfaces agricoles. De plus, les parcelles diversifiées favorisent dans la plupart des cas la régulation des ravageurs par leurs prédateurs naturels mais les résultats semblent dépendre du contexte. L'objectif de cette thèse est de comprendre les mécanismes régissant la régulation des ravageurs des légumes dans les vergers-maraîchers.

Les vergers-maraîchers étant complexes et multiples, nous avons choisi de baser notre étude sur la comparaison de ces mécanismes dans des parcelles expérimentales mimant un verger-maraîcher simplifié (associant pommiers et choux) et des parcelles maraîchères en monoculture, sans utilisation de pesticide, sur une saison de culture. Nous avons tout d'abord comparé les abondances des ravageurs du chou et de leurs prédateurs, entre parcelles témoins et parcelles en verger-maraîcher. En associant expérimentation de cages à exclusion et modèle de dynamique de populations, nous avons comparé entre les deux types de parcelles, le taux de prédation, de survie et d'immigration des ravageurs. Nous nous sommes ensuite focalisés sur la fonction de prédation et sur la communauté de prédateurs du sol. Nous avons déterminé si le verger-maraîcher favorisait l'émergence d'une communauté de prédateurs efficace dans la fonction de prédation c'est-à-dire avec : 1) des abondances plus élevées, 2) une forte complémentarité, 3) une prédation intraguilde limitée, et 4) présentant des espèces et des groupes fonctionnels clés de voûte dont les individus sont fortement consommateurs de ravageurs.

D'après nos résultats, le verger-maraîcher favoriserait la plupart des ravageurs des légumes (*Myzus persicae*, les chenilles et les aleurodes) sauf le puceron du chou *Brevicoryne brassicae* qui présentait une abondance plus faible. La survie de certains ravageurs est plus élevée en verger-maraîcher et l'immigration plus faible pour un ravageur. Les différences de prédation entre verger-maraîcher et témoin dépendent quant à elles du ravageur considéré. Pour *Myzus persicae* et les chenilles, la prédation était plus élevée en témoin et pour *Brevicoryne brassicae*, elle était plus élevée en verger-maraîcher. En parallèle, 20% des espèces prédatrices étaient moins abondantes en verger-maraîchers qu'en parcelles témoins et la richesse spécifique, la diversité de Shannon et l'équitabilité y étaient également plus faibles. L'araignée-loup *Pardosa proxima* s'est révélée être la seule espèce ayant un impact positif sur le taux de prédation et uniquement en verger-maraîcher. Les plus faibles taux de prédation de *Myzus persicae* et des chenilles en verger-maraîcher seraient expliqués par le fait que la communauté de prédateurs y serait moins riche et donc moins efficace. Le verger-maraîcher favoriserait une prédation due à quelques espèces fortement consommatrices de ravageurs dont l'impact serait plus fort sur les ravageurs plus regroupés comme *Brevicoryne brassicae*. Les résultats de cette thèse donnent une image des relations entre les mécanismes régissant la régulation des ravageurs dans un verger-maraîcher simplifié et pour une saison de culture, qui peut servir de base pour développer des aménagements optimisant le service de régulation des ravageurs.