



HAL
open science

Effet de la diversification spatiale et temporelle des cultures à l'échelle du paysage agricole sur le biocontrôle et les ravageurs de culture

Eva Thomine

► **To cite this version:**

Eva Thomine. Effet de la diversification spatiale et temporelle des cultures à l'échelle du paysage agricole sur le biocontrôle et les ravageurs de culture. Sciences agricoles. COMUE Université Côte d'Azur (2015 - 2019), 2019. Français. NNT : 2019AZUR6032 . tel-03135557

HAL Id: tel-03135557

<https://theses.hal.science/tel-03135557v1>

Submitted on 9 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE DOCTORAT

Effet de la diversification spatiale et temporelle des cultures à l'échelle du paysage agricole sur le biocontrôle et les ravageurs de culture.

Eva THOMINE

INRA, Institut Sophia Agrobiotech

Présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en écologie des communautés
d'Université Côte d'Azur
Dirigée par : Nicolas Desneux
Co-encadrée par : Adrien Rusch
Soutenue le : 17/09/2019

Devant le jury, composé de :
Desneux Nicolas, Directeur de Recherche, INRA Sophia Antipolis
Frago Enric, Chargé de recherche, CIRAD Montpellier
Jeanneret Philippe, Senior Scientist, Agroscope Zurich
Lavigne Claire, Directrice de Recherche, INRA Avignon
Moreau Jérôme, Maître de conférence, UMR CNRS 5561 Biogéoscience Dijon
Rusch Adrien, Chargé de Recherche, INRA Villenave d'Ornon

Effet de la diversification spatiale et temporelle des cultures à l'échelle du paysage agricole sur le biocontrôle et les ravageurs de culture.

Jury :

Rapporteurs

Jeanneret Philippe, Senior Scientist à Agroscope, Agroscope Zurich

Moreau Jérôme, Maître de conférence (HDR), Université de Bourgogne

Examineurs

Frago Enric, Chargé de recherche, CIRAD Montpellier

Lavigne Claire, Directrice de recherche, INRA Avignon

Encadrants

Desneux Nicolas, Directeur de recherche, INRA Sophia Antipolis

Rusch Adrien, Chargé de recherche, INRA Villenave d'Ornon

Résumé

L'uniformisation du schéma agricole a eu pour conséquence une perte significative de la biodiversité des insectes utiles en agriculture. La diversification des plantes a de nombreux avantages agronomiques, notamment celui d'augmenter la présence d'ennemis naturels au champs en leur fournissant des sources diversifiées de nourriture. A l'échelle du paysage, la préservation des zones naturelles est un levier très efficace dans le maintien des ennemis naturels et le biocontrôle. Cette efficacité étant parfois contestée et difficilement gérable par les agriculteurs, lors de cette thèse j'ai étudié les effets de la diversification des cultures, dans l'espace et dans le temps, sur l'abondance des ennemis naturels, leur mouvement, et le service de biocontrôle. Dans une première partie, je pose la question de la faisabilité économique et sociale de systèmes agricoles basés sur une diversité culturale accrue. Il s'ensuit une seconde partie constituée de 4 chapitres mettant en application la question à 4 échelles de complexité croissante. Le premier chapitre pose la question de l'effet de la diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de l'individu (*Harmonia axyridis*) sur le biocontrôle de plusieurs espèces pucerons, le *spill-over* et l'abondance du prédateur. Le chapitre 2 étudie l'effet de la diversification des cultures dans l'espace et le temps, à l'échelle d'une population du prédateur omnivore, *Nesidiocoris tenuis*, sur sa dynamique de population, son *spill-over*, et sur son service de biocontrôle d'œufs de lépidoptères (en condition contrôlée sous serre). Le chapitre 3 décrit des expérimentations mises en place à l'échelle du champ permettant de comprendre les effets de la diversité spatiale et temporelle des plantes cultivées sur des populations et les mouvements d'ennemis naturels et ravageurs spontanément présents en environnement agricole. Enfin, le chapitre 4 s'intéresse aux effets de la diversité des plantes cultivées à l'échelle d'une région, en Chine, sur l'abondance d'ennemis naturels et de pucerons en champs de coton et de blé. Les résultats à l'échelle du laboratoire et de la serre montrent que les individus et les populations d'ennemis naturels sont fortement impactés par la nature de la plante à laquelle ils sont exposés. En effet, la croissance des populations résultait de l'effet combiné des plantes testées en monoculture. Cependant le *spill-over* et le biocontrôle ont été plus fortement stimulés en polyculture. En champ, le *spill-over* des coccinelles et des chrysopes était plus important en polyculture. De surcroît, les populations de ravageurs et d'ennemis naturels étaient plus fortement corrélées en polyculture qu'en monoculture ; dans certains cas le biocontrôle s'est avéré plus important en polyculture. Enfin, à l'échelle du paysage, la diversité des cultures avait un effet positif sur les coccinelles et négatif pour les pucerons. De plus, les champs cultivés de petite taille étaient positifs pour le maintien des chrysopes dans les champs cultivés. L'ensemble de ces résultats montrent donc que l'augmentation de la diversité des plantes cultivées, ainsi que la réduction de la taille des champs cultivés, peuvent permettre une augmentation des mouvements des ennemis naturels entre les champs, ainsi qu'un accroissement des services de biocontrôle.

Mots-clefs : diversification végétale cultivée, composition et configuration du paysage, ennemis naturels, service de biocontrôle, monoculture, polyculture.

“Nature has introduced great variety into the landscape, but man has displayed a passion for simplifying it. Thus he undoes the built-in checks and balances by which nature holds the species within bounds.”

Rachel Carson, *Silent Spring*

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été une expérience professionnelle, intellectuelle, humaine et personnelle extraordinaire pour moi. Sans l'intention de me lancer dans un tel projet au départ, le sort m'a, très rapidement après la fin de mes études d'ingénieure agronome, orienté vers cette opportunité que j'ai heureusement saisie ! Cette thèse a été l'occasion pour moi de rencontrer un grand nombre de personnes qui m'ont beaucoup appris et beaucoup donné, et je voudrai les remercier très chaleureusement pour cela.

Tout a commencé avec Nicolas, qui m'a proposé de faire cette thèse très peu de temps après m'avoir employé pour la gestion du projet EUCLID, à l'origine du financement de ma thèse. C'est grâce à toi Nicolas que j'ai eu la possibilité de vivre cette expérience et je t'en suis vraiment reconnaissante. Tu m'as donné l'opportunité de faire de nombreuses rencontres très intéressantes, notamment en Chine. Tu as également été extrêmement patient avec moi, malgré mon comportement très très lunatique ! Félicitations, ce n'est pas quelque chose de facile, ma famille peut en témoigner. Tu as su être toujours à l'écoute et malgré ton emploi du temps extrêmement chargé, tu as su trouvé du temps pour moi lorsque j'en avais vraiment besoin. Mais avec cette attitude, tu m'as également beaucoup appris l'indépendance, une qualité très importante que je pourrai, grâce à ton aide, valoriser à l'avenir. Merci également pour la confiance que tu m'as donnée ; me laisser présenter nos résultats aux Commissaires Européens dans les tours immenses de Bruxelles, c'était une très belle expérience ! Il a encore beaucoup de choses pour lesquelles je pourrai te remercier, mais je vais garder de la place pour toutes les autres personnes qui m'ont aidé durant cette thèse.

Parmi celles-ci, Adrien je tiens très sincèrement à te remercier. Tout d'abord, merci de t'être engagé dans la supervision de mon travail de thèse, je savais pertinemment que t'avoir à mes côtés lors de ces trois années serait bénéfique, et j'avais grandement raison ! Toi et Nicolas avez été très complémentaires dans la construction, l'élaboration et l'évaluation de mon travail. J'ai beaucoup aimé la rigueur scientifique que tu as pu apporter à mon travail, je pense que j'aurai encore énormément de choses à apprendre de ta façon de travailler, j'espère avoir l'occasion de retravailler avec toi un jour ! Merci également pour ta patience et ta compréhension lorsque tu me voyais impuissante face à la complexité des statistiques... Oui, les statistiques sont un outil extraordinaire mais pas toujours simple à comprendre, et tu m'as donné beaucoup de ton temps (alors que tu en as trop peu !) pour me permettre de comprendre tout ça, sincèrement merci beaucoup.

Anne-Violette, la jolie danseuse hyperactive, grâce à toute l'énergie que tu as (j'ai d'ailleurs encore du mal à comprendre comment c'est possible d'en avoir autant) je dirai que tu as réussi à m'en donner également. J'ai vraiment beaucoup apprécié tous les commentaires que tu as pu me faire sur mon travail. J'admire la façon dont tu réfléchis, toujours très logique et enthousiaste, j'aimerai beaucoup arriver à une créativité et une rigueur similaire à la tienne. Toi non plus tu n'avais pas beaucoup de temps, mais tu as su m'en donner, et ce temps précieux était toujours d'une grande utilité pour moi, merci. J'espère pouvoir à l'avenir profiter encore longtemps de tes critiques constructives.

Lucie et Maxime, les anciens thésards qui m'ont conseillé sur beaucoup de choses. Lucie, je ne sais pas si tu réalises à quel point tu m'as aidé lors de ma thèse. Des petits conseils par-ci par-là, de l'aide lorsque j'étais désespérée et que je ne savais pas comment faire les choses, analyser mes données, gérer des situations complexes... Tu m'as également fait beaucoup (beaucoup)

rire lorsque je n'étais pas en forme, et tout le monde sais à quel point le rire peut donner l'énergie de continuer, merci beaucoup pour ça. J'admire également ton énergie débordante, en effet, je crois que nous ne jouons pas sur une même base génétique (c'est ce que je me disais pour me rassurer haha). Tu sais utiliser cette énergie à bon escient, souvent pour aider les autres, mais surtout ne t'oublies jamais ! Maxime, il faut que je te le dise, je me suis beaucoup aidé de ta thèse pour élaborer la mienne. Je n'ai pas repris les idées, mais plutôt ton pragmatisme car j'aime beaucoup ta façon d'aborder la science, beaucoup plus efficace que moi qui ai tendance à me perdre dans des détails pas forcément utiles ! Merci également pour ton support moral vers la fin de la thèse, il m'a été bien utile pour gérer mon stress jusqu'au rendu du rapport.

Emma et Camille mes supers stagiaires. Emma, j'ai vraiment tout apprécié chez toi, ton calme, tes idées, ta rigueur qui t'as d'ailleurs conduit à faire une thèse également, je suis sûre que tu feras quelque chose de très bien. Camille sur un tout autre style, plus impatiente et spontanée, tu m'as également beaucoup aidé, notamment à compter les milliers de coccinelles et milliers de pucerons sans trop râler, merci !

Je tiens à remercier également les membres du comité de thèse pour leurs conseils bien avisés et leur sincérité par rapport à la qualité de ma thèse. Parmi les membres, je tiens particulièrement à remercier Coline qui m'a beaucoup aidé à améliorer ma rigueur scientifique, à penser plus clairement, structurer mes idées et les retranscrire le plus clairement possible sur papier, ce qui n'est pas chose facile !

Les équipes en Chine m'ont également beaucoup apporté. Yanhui Lu, Wang Su, Ning Di, Ting Geng, Qian May, toutes ces personnes m'ont permis de réaliser les expérimentations en champ avec beaucoup d'efficacité (quelques mauvaises surprises parfois, mais qui m'ont appris à savoir gérer les imprévus et à les surmonter au mieux). Merci à Wang Su de m'avoir fait monter sur la muraille de Chine, un moment inoubliable et une belle opportunité de prendre de la hauteur lors de la thèse ! Et merci pour toutes les découvertes culinaires incroyables (gambe) !

Je tiens également à remercier tous les membres de l'équipe, Philippe, Christiane (Namaste), Edwige, Richard, Roger qui m'ont toujours soutenu, conseillé, distrait lorsque la thèse devenait compliquée. Merci à tous ! Merci également aux membres du projet EUCLID pour toutes les discussions intéressantes et découvertes qu'ils m'ont permis de faire. Merci particulièrement à John Mumford pour m'avoir permis de prendre du recul sur ma façon de penser l'agriculture, comprendre toute sa complexité économique et politique.

Il y a donc beaucoup de personnes dans le monde professionnel qui m'ont soutenu. Cependant, ce soutien n'aurait pas été suffisant sans l'aide de ma famille et mes amis.

Clément, je ne sais pas exactement par où commencer, par où terminer, une thèse entière ne suffirait pas à exprimer toute la gratitude que j'ai pour toi. A chaque instant, les bons comme les plus difficiles, tu étais là pour moi. Les ballades en moto, les baignades, les randonnées, les voyages, les rencontres... tout ce que tu m'as permis de faire en dehors de ma thèse m'a permis de prendre beaucoup de recul sur mon travail et de ne jamais me noyer sous le flot incessant des tâches à réaliser. Je pense sincèrement que sans toi cette thèse aurait été beaucoup plus terne et difficile. Je m'arrête ici, mais tu connais bien les nombreux autres sentiments que je ressens à ton égard. Merci d'être là pour moi chaque jour.

Mes parents, merci pour tout. Merci d'avoir été présents (même de manière un peu forcée !) jusqu'au bout de ma thèse, votre présence et votre maison m'ont permis de me ressourcer. Maman, merci pour tous ces bons plats qui m'ont permis de me requinquer, et tes cookies, quels délices ! merci également de m'avoir permis de travailler dans ton jardin, rien de tel que pour s'échapper un peu de l'ambiance de travail qui parfois peut devenir très pesante. Papa, merci pour toutes les ballades (plus ou moins accessibles et tracées) dans pleins d'endroits magnifiques, qui m'ont également permis d'oublier le travail et me ressourcer correctement. Sans ces pauses dans le petit paradis qui était votre maison, je pense que l'épreuve de la thèse aurait été beaucoup plus difficile. Et quel aurait été ce petit paradis sans Chip et Pia, merci à vous deux aussi, même si je ne suis pas certaine que vous puissiez lire ces mots un jour.

Aéla, ma grande sœur. Merci de m'avoir permis de faire des pauses dans ton petit paradis ariégeois ! Même si l'on ne s'appelait pas beaucoup, tu étais toujours avec moi et ta présence m'a permis d'avancer toujours et toujours. Merci d'être là grande sœur.

Valérie et Daniel, merci de m'avoir également soutenu lors de ces trois années de thèse. Merci pour tous vos conseils professionnels avisés, merci de m'avoir hébergé de nombreuses fois chez vous, merci pour les très très bons restaurants, merci Valérie de m'avoir fait jardiner avec toi pour que j'oublie le travail, merci pour tous ces bons moments passés soit à crapahuter dans les montagnes de la Gomera ou à se détendre sur les grandes plages landaises.

Merci également à tous mes amis ! Coline (pour ces longues discussions sur la vie, pour ces soirées interminables, ces concerts), Antoine (pour les sorties en kayak, les sorties culturelles, les concerts), Lionel (pour tous ces jeux et ces peintures plus ou moins réussies !), et tant d'autres amis, Cyprien, Anaïs, Marlène, Morgane, Manon, Damien, Claudia, et bien d'autres encore, merci à vous tous d'être là !

Mais quel aurait ma thèse sans les insectes et les plantes que j'ai mis à rude épreuve ? Merci aux coccinelles, aux pucerons, aux chenilles et papillons, aux petits *Nesidiocoris tenuis*, et à toutes les plantes qui se sont faites manger sans jamais protester... Pardon et merci sincèrement à tous !

SOMMAIRE

Remerciements	5
Sommaire	8
1. Enjeux actuels en agriculture	15
1.1. Les enjeux sociaux	15
1.2. Les enjeux économiques	17
1.3. Les enjeux environnementaux	18
2. Alternatives à l'agriculture intensive CONVENTIONNELLE.....	22
2.1.Principes des différents types d'agricultures intensives alternatives à l'agriculture conventionnelle.....	22
2.1.1.L'agriculture intégrée	22
2.1.2.L'agriculture biologique.....	23
2.2.Les alternatives aux pesticides de synthèse pour la protection des cultures	25
2.2.1.Généralités sur les lutttes contre les bio-agresseurs et adventices	25
2.2.2.Biocontrôle et lutte biologique	26
2.3.Réseaux trophiques et agrosystème : composition et utilisation du concept en lutte biologique	27
2.3.1.Caractérisation des réseaux trophiques d'un agrosystème	28
2.3.2.Acteurs d'intérêt du réseau trophique dans le cadre de la thèse.....	30
2.3.2.1.Les plantes : origine et sélection	30
2.3.2.2.Les bioagresseurs de type arthropode : modes d'action et effets sur les rendements	31
2.3.2.3.Les agents de biocontrôle type arthropodes	32
Les prédateurs.....	32
Les parasitoïdes	33
2.4.Characteristiques clefs des ennemis naturels dans la lutte biologique	34
2.4.1.Famille d'hôtes/proies des ennemis naturels	34
2.4.1.1.Les spécialistes	35
2.4.1.2.Les généralistes	35
2.4.2.Différents comportements de recherche de nourriture	36
2.4.2.1.Les modes de déplacements	36
2.4.2.2.L'impact de la taille sur la capacité de déplacement	39
2.4.2.3.Interaction avec les plantes.....	40
3. Aménagement des territoires pour accroître le biocontrôle au champ : leviers d'action à différentes échelles territoriales	40
3.1.Les besoins des ennemis naturels.....	41
3.1.1.Besoin de zones refuges.....	41

3.1.1.1. Refuge pour l'hibernation	42
3.1.1.2. Refuge lors d'évènements perturbateurs en champ	42
3.1.2. Besoins nutritionnels variés	43
3.2. Gestion des habitats à l'échelle du champ et de l'exploitation	44
3.2.1. Gestion des plantes non cultivées.....	44
3.2.1.1. Les bandes fleuries	44
3.2.1.2. Les bandes enherbées	45
3.2.1.3. Les haies	46
3.2.2. Gestion des plantes cultivées.....	47
3.2.2.1. Push-pull.....	47
3.2.2.2. Inter cultures ou associations culturales.....	47
3.2.3. Complémentarité fonctionnelle des plantes pour le biocontrôle.....	48
3.2.3.1. Définition des traits fonctionnels d'une plante.....	48
3.2.3.2. Intérêts de la sélection fonctionnelle.....	49
3.3. Evaluation et gestion des habitats à l'échelle du paysage	50
3.3.1. Définition du paysage.....	50
3.3.2. Pertinence de l'échelle d'étude du paysage	51
3.3.3. L'écologie du paysage	52
3.3.3.1. Définition et utilisation de la discipline	52
3.3.3.2. Composition et configuration d'un paysage	52
3.3.4. Importance des zones naturelles en paysage agricole.....	54
3.3.4.1. Apport continu en ressources complémentaires	54
3.3.4.2. Continuité spatiale et temporelle des ressources et notion de spillover	56
3.3.5. Avis controversés sur l'impact des zones naturelles en paysage agricole sur les ennemis naturels.....	57
3.3.5.1. Instabilité de l'effet selon les conditions et la temporalité des relevés	57
3.3.5.2. Impact des guildes d'arthropodes sur leur réponse aux habitats naturels	58
3.3.5.3. Importance de la configuration du paysage sur les arthropodes	59
Objectifs et problématique de la thèse.....	60
➤ Partie 1 : étude de la faisabilité sociale et économique du système de diversification des cultures.....	64
➤ Partie 2 : mise en application de la théorie sur différentes échelles d'études.....	65
• Chapitre 1. Effet d'une diversification spatio-temporelle des cultures à l'échelle de l'individu.	65
• Chapitre 2. Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la population.	66
• Chapitre 3. Effet de la diversité des plantes cultivées dans l'espace et le temps sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs.	67

- Chapitre 4. Effet de la diversité des plantes cultivées et non cultivées à l'échelle du paysage.68

Partie 1 : étude de la faisabilité sociale et économique du système étudié..... 70

Abstract 73

Table of contents..... 74

1. Introduction..... 75

1.1. Integrated Pest Management (IPM) and biological control..... 75

1.2. Increasing plant diversity at the landscape scale..... 77

1.3. System definition..... 79

1.4. Need of combining environmental, social and economic aspects..... 79

2. Ecological approach: designing an agricultural landscape adapted to biological control 80

2.1. Reduce pest pressure by increasing natural enemy presence through landscape crop diversification schemes 80

2.2. Maintaining natural enemies in a landscape 81

2.3. Choice of the crop to implement 82

3. Socio-economical approach: meeting the stakeholders needs and sticking to technical realism to apply the system 83

3.1. Socio-economical aspects – how to get stakeholders acceptance for such system? 83

3.1.1. Questions to ask 84

3.1.2. Choice of the implementation scale..... 86

3.1.3. The importance of establishing the system in a win-win process 88

3.2. Technical aspects of establishing such a system – possible difficulties that could be encountered..... 89

3.2.1. Need for collaboration between farmers..... 89

3.2.2. Shape of fields 90

3.2.3. The types of farms targeted by the system..... 90

4. Conclusions..... 91

References..... 93

List of figures 107

Figures 108

Partie 2 : mise en application de la théorie sur différentes échelles d'études 110

Chapitre 1. Effet d'une diversification spatio-temporelle des cultures à l'échelle de l'individu. ... 112

Abstract 114

Introduction..... 115

Material and methods..... 117

Biological Materials 117

Plants 117

Pests 118

Predator.....	118
Experimental design.....	119
Variables measured.....	120
Statistical Analysis	121
Results	122
Predator life history traits	122
Spillover.....	124
Predation activity	124
Discussion.....	125
Acknowledgments	130
References.....	131
Figures legends.....	140
Figures	142
Supplementary material.....	147
Chapitre 2. Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la population. .	149
Abstract	152
Introduction.....	153
Material and methods.....	156
Studied organisms	156
Predatory mirid bug	156
Pest.....	156
Plants	156
Experimental design.....	157
Treatments	157
Predator population dynamics and spillover between the patch types	158
Predation performance	159
Statistical analysis.....	159
Results	160
Population dynamics	160
Population spillover.....	160
Predation performance	161
Discussion.....	161
Conclusion and perspectives.....	165
References.....	167
Figures legends.....	176
Tables	178

Figures	180
Supplementary material.....	184
Chapitre 3. Effet de la diversité des plantes cultivées dans l'espace et le temps sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs.....	187
Abstract	189
Introduction.....	191
Material and methods.....	194
Experimental designs	194
Insect sampling.....	195
Statistical analysis.....	196
Effect of cropped diversity on biocontrol.....	196
Spillover of natural enemies.....	198
Influence of spatial scale of cultivated diversity	198
Results	199
Effect of cultivated diversity on biocontrol	199
Spillover of natural enemies.....	200
Influence of spatial scale of cultivated diversity	200
Discussion	201
References.....	206
Figures legends.....	215
Tables	216
Figures	217
Supplementary material.....	220
Chapitre 4. Effet de la diversité des plantes cultivées et non cultivées à l'échelle du paysage.....	222
Abstract	225
Introduction.....	227
Material and methods.....	229
Field sites.....	229
Arthropods community assessment.....	229
Landscape analysis	230
Statistical analyses.....	231
Results	233
Cotton.....	233
Wheat	236
Discussion	238
Conclusions.....	242
References.....	243

Figure legends	250
Tables	251
Figures	252
Supplementary material.....	256
Discussion générale.....	283
Bilan des connaissances produites.....	283
Mécanismes sous-jacents aux effets de la diversité végétale cultivée sur la régulation naturelle des ravageurs	289
Complémentarité des quatre échelles d'études.....	294
Conclusion générale et perspectives.....	300
Implications et limites du travail	300
Perspectives.....	301
Références.....	306

Liste des figures

Figure 1. Principes de la lutte intégrée. D’après Meissle et al., 2011.....	26
Figure 2. Schématisation d’un réseau trophique dans un agrosystème. D’après Desneux, 2016.....	30
Figure 3. Représentation schématique du changement de la configuration du paysage (a), d’une quantité d’habitats (composition) (b) et d’une combinaison d’une complexité de composition et configuration du paysage (c). D’après Martin et al., 2016.....	55
Figure 4. Exemple des effets de mouvements des plusieurs ennemis naturels engendré par l’apparition graduelle de cultures à ressources différentes, étalé sur l’année culturale complète. Les fleurs représentent une fourniture en pollen et nectar de la culture.....	64
Figure 5. Réseau tri-trophique issu des observations faites dans chaque échelle expérimentale. Le réseau comporte les cultures testées (en bas), les ravageurs trouvés en plus grande abondance ou testés dans les expérimentations (au centre) et les ennemis naturels testés ou trouvés en plus grande abondance (en haut).....	294
Figure 6. Enchaînement cultural de cultures possiblement complémentaires pour l’approvisionnement de ressources disponibles aux ennemis naturels, dans un schéma de diversification culturale à l’échelle du paysage, dans un climat continental. Les traits pleins correspondent à la période culturale (semence – récolte), les pointillés correspondent à la disponibilité en biomasse, les tirets correspondent à une disponibilité en ressources florales, et les étoiles correspondent à une disponibilité en nectar. Le coton produit également du nectar extra-floral disponible aux arthropode.....	295

Liste des tableaux

Tableau 1. Comparatif des agricultures conventionnelle, intégrée et biologique.....	25
--	----

1. ENJEUX ACTUELS EN AGRICULTURE

Les systèmes agraires ont subi un changement radical suite aux premières et secondes guerres mondiales. Ces guerres eurent pour grave conséquence de réduire de manière drastique la population mondiale, dont beaucoup étaient des agriculteurs, avec un bilan lors de la 1^{ère} guerre mondiale de 10 millions de morts et 8 millions d'invalides et de 60 millions de morts, civils et militaires, lors de la seconde guerre mondiale. Afin d'éviter d'importantes famines et plus de pertes humaines suite à la disparition de nombreux agriculteurs, les Etats ont financés la modernisation de l'agriculture avec notamment l'achat d'engins mécanisés et la vente d'engrais et pesticides de synthèse permettant de produire rapidement une grande quantité de nourriture et avec peu de main d'œuvre. La « révolution verte » est le nom donné à cette période d'évolution drastique dans le domaine de la modernisation agricole (Pingali, 2012). L'agriculture est devenue intensive afin de produire de grandes quantités de denrées alimentaires. L'agriculture intensive conventionnelle, définie par l'utilisation d'engrais et pesticides de synthèse, par l'utilisation de machines agricoles et par l'augmentation des surfaces de monocultures a eu pour conséquence positive une augmentation drastique de la production alimentaire mondiale (entre 1960 et 2000 la production de blé a augmenté de 208%, de riz de 109% et de maïs de 157% (Pingali, 2012). L'augmentation des rendements et donc l'augmentation de la quantité de nourriture disponible associée à des moyens humains relativement faibles, a permis une croissance de la population mondiale sans précédents (Tilman et al., 2011). Cependant, nous sommes confrontés aujourd'hui à des dilemmes sociaux, environnementaux et économiques auquel le modèle agricole des 60 dernières années n'est pas capable de répondre. Des modes d'agriculture alternatifs, basés entre autres sur une réduction de l'utilisation de pesticides de synthèse (agriculture intégrée) voire leur interdiction totale (agriculture biologique) grâce à l'utilisations de méthodes alternatives, sont en pleine expansion.

1.1. Les enjeux sociaux

Depuis plus d'un siècle, les prouesses technologiques et la croissance économique entraînent une inexorable croissance de la population mondiale qui devrait atteindre les 9,3 milliard en 2050 selon un rapport des Nations Unies (Lee, 2011). En effet, la population mondiale est passée de 3 milliard en 1961 à 7 milliard en 2010, soit plus que le double en seulement 50 ans. Cependant, selon la théorie Malthusienne, la population mondiale ne peut pas continuer son

accroissement puisque nous vivons sur une planète finie avec par conséquent des ressources limitées (Brown et al., 2014). Les terres agricoles occupent déjà environ 37,5% du territoire mondial et il ne serait pas envisageable d'augmenter la déforestation pour transformer les forêts en terres agricoles étant donné leur importance dans le maintien de la biodiversité, la production d'oxygène et le stockage de carbone, la régulation climatique et la réduction de l'érosion des sols (FAO, 2016). Or, de 2000 à 2010, déjà 7 millions d'hectares de forêt tropicale ont été détruites pour laisser place à l'agriculture (FAO, 2016) car inévitablement la demande en nourriture augmente avec la population mondiale. Parallèlement, la croissance des populations dans les pays nouvellement développés comme la Chine est également associée à une demande en produits d'origine animale en pleine croissance. Or ces produits demandent une quantité de terres agricoles encore plus importante que les productions céréalières ou légumières dans le but de nourrir les animaux. Nous nous trouvons donc aujourd'hui face à une incompatibilité entre les besoins exprimés par la population en pleine croissance et les ressources que notre planète finie est capable de nous offrir.

S'ajoute à cela les problèmes de rééquilibrage mondial de la distribution des denrées alimentaires (FAO, 2012), les problèmes de gaspillage alimentaires posant la question de l'importance d'une meilleure gestion des stocks de nourriture (OMS, 2018) ou encore les problèmes d'accaparements des terres auxquels sont confrontés de nombreux producteurs notamment en Afrique (Shepard et Anuradha, 2009 ; Rulli et al., 2013). Ce sont des sujets importants auxquels il est important de penser afin d'apporter des alternatives au système agricole dans sa globalité, mais qui ne sont pas au cœur de cette thèse et ne seront donc pas abordés ici.

Les pratiques utilisées en agriculture moderne conventionnelle peuvent nuire à la santé des utilisateurs, mais également à celle des consommateurs et personnes vivant à proximité des zones agricoles. Les pesticides sont aujourd'hui reconnus comme étant très nocifs pour la santé humaine. En effet, plusieurs études récentes ont prouvé l'effet néfaste des pesticides sur la santé des agriculteurs : la maladie d'Alzheimer a été multipliée par 1,5 chez les travailleurs régulièrement exposés aux produits organophosphorés (OP) et la maladie de Parkinson a été multipliée par 2 chez les agriculteurs au Texas régulièrement exposés aux OP (Jokanovic, 2018). De plus, ces produits sont persistants dans l'eau et la nourriture. En effet, la présence d'OP dans l'eau potable a induit une croissance de la maladie de Parkinson, et les niveaux d'OP trouvés dans les fruits sont bien supérieurs au niveau maximum de résidus toléré en Europe (Forkuoh et al., 2018). L'accroissement considérable du cancer du sein et des fibroses utérines chez la

femme, ainsi que l'accroissement des cancers du foie chez l'homme d'après Wahlang (2018) sont également significativement liés à l'exposition répétée aux pesticides organochlorés. Enfin, une méta-analyse récente évaluant l'effet du glyphosate sur la santé humaine a montré que le lymphome non-Hodgkinien était augmenté de 41% chez les personnes exposées régulièrement au composé (Zhang et al., 2019).

1.2. Les enjeux économiques

Les agriculteurs aujourd'hui sont confrontés à des nombreux enjeux économiques rendant la gestion d'une exploitation difficile. La volatilité des prix des denrées alimentaires (Headey et Fan, 2008 ; Gilbert et Morgan, 2010), l'arrivée permanente dans les champs agricoles d'espèces invasives (Pimentel et al., 2005 ; Paini et al., 2016), la dépendance économique des agriculteurs aux semenciers ou aux fluctuations des prix du pétrole (Adler et al., 2007 ; Mauro et al., 2009 ; Hermelin, 2012 ; Natalia et Robert, 2016) et l'endettement des agriculteurs (Agreste, 2006) sont quelques-uns des facteurs expliquant la difficulté des agriculteurs à vivre de leur production.

Mais un des enjeux économiques qui nous intéresse tout particulièrement ici est la dépendance des agriculteurs aux produits pesticides. L'application de pesticides a permis aux agriculteurs d'augmenter, de manière simple et efficace, leurs rendements. Cependant, malgré les nombreux désavantages que présentent les pesticides, que ce soit au niveau de la santé des utilisateurs comme des consommateurs ou des personnes vivant à proximité des zones d'application, ou encore au niveau de la destruction de l'environnement, ces produits restent une solution largement utilisée dans le monde. Dans leur étude questionnant les raisons de l'échec de l'adoption du plan Ecophyto 1 (voir encadré « Note sur les Plans Ecophyto en France ») lancé en France en 2008, Guichard et al. (2017) évoquent le « verrouillage sociotechnique » comme responsable de la dépendance des agriculteurs aux pesticides. Le verrouillage est un phénomène dans lequel les agriculteurs ainsi que les filières amont et aval se sont enfermées, dépendant de l'utilisation des pesticides (dépendances économiques pour les filières amont, dépendances techniques et pratiques pour les agriculteurs et toutes les filières aval de transformation des produits) (Guichard et al., 2017). Le problème de ce phénomène est que le verrouillage de chacun des acteurs dans ce système ne permet pas de tester des stratégies alternatives, le changement obligeant à chacun de reconsidérer sa manière de faire, et donc de réapprendre de nouvelles techniques. Les potentielles pertes économiques que pourrait engendrer ce changement renforcent également ce blocage (Wilson et Tisdell, 2001). Le verrouillage est la conséquence de plusieurs situations (Guichard et al., 2017) :

- Pas de suivi efficace au niveau Etatique ou territorial des conseils agricoles.
- Perte des autres compétences techniques des agriculteurs due à une utilisation prolongée et exclusive des pesticides.
- Homogénéisation des paysages agricoles et réduction des temps de rotation augmentant l'occurrence de pathogènes et ravageurs de cultures.
- Exigences 1/ réglementaires quant à la qualité des produits, 2/ des consommateurs pour des produits « conformes » et 3/ des filières avales sur la qualité de produits les rendant souvent réticentes au changement de processus.

Les agriculteurs ne peuvent pas agir seuls (Wilson et Tisdell, 2001 ; Guichard et al., 2017). Il faudrait un changement global de la filière agricole (réglementation, conseils, coopératives, agroalimentaire, distributeurs, consommateurs) pour permettre aux agriculteurs de changer de système sans risquer de potentielles pertes économiques considérables.

1.3. Les enjeux environnementaux

L'agriculture intensive participe à l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre (Thornton, 2010) et donc au réchauffement climatique. Les changements climatiques ont également un impact sur les relations tri trophiques en jeu en agriculture, ajoutant un degré de complexité dans la gestion future des espaces agricoles (Castex et al., 2018 ; Damien et al., 2018). Parallèlement, elle participe à la destruction massive des forêts, notamment la forêt amazonienne souvent évoquée comme le poumon de notre planète (Ilea, 2009). Ajouté à cela, l'élevage intensif ainsi que l'utilisation excessive d'engrais de synthèse, entraînent, par lessivage des macroéléments dans les eaux, un phénomène généralisé d'eutrophisation des océans et rivières, menaçant ainsi la survie de nombreuses espèces aquatiques (Hayward et Margraf, 1987 ; Howarth et al., 2002 ; Withers et al., 2014). Les engrais de synthèses sont également responsables d'une pollution accrue de l'air due à l'énergie demandée pour les extraire, les produire, les transporter et les épandre (Gellings et al., 2016). L'utilisation abusive de pesticides de synthèse et engrais a eu de forts impact notamment sur la qualité des eaux, du sol et une réduction drastique de la biodiversité floristique et faunistique des systèmes agraires. La production a lentement diminué due aux phénomènes de lessivages importants (Pingali, 2012), conséquence de la mort biologique des sols due entre autres à l'utilisation massive de produits phytosanitaires et engrais de synthèse.

Les produits phytosanitaires sont des substances chimiques composées de matières actives, responsables d'un effet donné sur un ou des organismes cibles. Les matières actives sont, la plupart du temps, associées des adjuvants dont l'objectif est de faciliter la manipulation du produit et la pénétration dans les organismes cibles. Les matières actives peuvent être d'origine naturelle et utilisées en lutte biologique car considérées comme moins nocives pour l'environnement, ou d'origine chimique, les propriétés ciblées sont une meilleure stabilité et donc une rémanence plus importante dans l'environnement. Les pesticides de synthèse, qui sont des produits obtenus par voie chimique et ciblant les animaux (insectes, rongeurs, mollusques, etc.), ont des modes d'action multiples et peuvent être utilisés soit de manière préventive, soit de manière curative. Il existe trois modes d'action des pesticides : (1) ils peuvent agir par contact – par exemple les pyrethrines de synthèse, responsables de l'inhibition du système nerveux de nombreux types d'insectes ravageurs tels que les pucerons ou les lépidoptères, (2) par inhalation – comme le bromométhane contre les pathogènes du sol et les nématodes (Piccirillo and Piccirillo, 2010), ou (3) par ingestion – comme les fluorures (Abhijit, 2018). Le principal problème des pesticides de synthèse est qu'ils peuvent avoir un

Note sur les Plans Ecophyto en France

Le plan d'action Ecophyto est né à la suite du Grenelle de l'environnement de 2008. Il vise à réduire le recours, les risques et les impacts liés à l'utilisation de produits phytosanitaires. Il a été d'abord lancé en 2009 et s'appelait Ecophyto I. Le but alors était de réduire de 50% le recours aux produits pesticides d'ici 10 ans (Chambres d'Agriculture France, 2018). Or cet objectif n'a pas été atteint, avec au contraire une augmentation des doses de pesticides appliquées entre 2014 et 2016 de 12% comparé aux doses appliquées entre 2009 et 2011 (Hulot et Travert, 2018). Les conditions climatiques exceptionnelles sont une des explications de l'augmentation des ravageurs et pathogènes sur céréales, légumes, colza et arboriculture et donc du besoin accru en pesticides (Hebrail, 2016).

L'analyse des échecs rencontrés lors de l'application du plan Ecophyto I a donné naissance au plan Ecophyto II, où la baisse du recours aux pesticides est fixée à 25% d'ici 2020 et à 50% d'ici 2025. Ce nouveau plan est accompagné de la création d'une commission agroécologique. Le soutien à la recherche ainsi que le recours aux techniques de biocontrôle sont soutenues dans cette deuxième version du plan Ecophyto (Chambres d'Agriculture France, 2018).

Le plan Ecophyto II+ est un renforcement du plan Ecophyto II, avec notamment l'interdiction du Glyphosate obligatoire pour 2022 pour tous les utilisateurs (Lafitte, 2019).

spectre d'action large et atteindre ainsi un grand nombre d'arthropodes non-cibles. La préservation des organismes non-cibles est donc un enjeu environnemental majeur à relever en agriculture aujourd'hui.

L'utilisation excessive de pesticides de synthèse en agriculture moderne a eu pour effet de diminuer drastiquement la biodiversité faunistique (Gaston, 1991 ; IPBES, 2016), que je définie ici comme la biodiversité des organismes du sol, des arthropodes, reptiles, oiseaux et mammifères. Concernant la faune du sol, Lew et al. (2009) ont testé l'effet de différents pesticides sur un milieu enrichi en microorganismes du sol prélevés initialement en milieu naturel. Les auteurs ont mis en avant dans un premier temps le déséquilibre biotique engendré par l'application d'un insecticide, menaçant ainsi le bon fonctionnement du sol agricole (Lew et al., 2009). Les auteurs ont montré également que l'application d'un fongicide entraînait un blocage de la dénitrification du sol par les microorganismes durant une période de trois mois (Lew et al., 2009). Or la dénitrification, rendant l'azote disponible aux plantes, est un phénomène nécessaire à la croissance des plantes. Plusieurs études ont également montré l'effet négatif des pesticides sur les vers de terre. Par exemple, une étude de 2019 a montré que l'exposition du ver de terre *Eisenia andrei* à quatre pesticides a engendré l'inhibition de l'activité des individus exposés avec en parallèle un changement significatif de l'expression de certains gènes induisant leur mort prématurée (Velki et al., 2019).

Un autre effet des pesticides est la destruction des arthropodes dits « utiles », nommés ainsi dû au fait qu'ils fournissent aux humains des services écosystémiques permettant l'augmentation des rendements (services de biocontrôle et pollinisation principalement). L'application de pesticides peut avoir des effets directs et des effets indirects, autrement appelés effet sublétaux, sur les arthropodes non-cibles (Desneux et al., 2007 ; He et al., 2012 ; IPBES, 2016). Les pesticides ont un effet direct sur la biochimie et la neurophysiologie des arthropodes par perturbation du fonctionnement de ponts ioniques tels que la Na^+/K^+ ATPase (Desneux et al., 2007). Les effets sublétaux sur les arthropodes peuvent se manifester de diverses manières. Les pesticides peuvent affecter les arthropodes en impactant leur développement larvaire, le développement des organes de reproduction chez les adultes réduisant ainsi leur fécondité, la longévité des adultes, les défenses immunitaires et déséquilibrant le sexe ratio. Ils peuvent également affecter tout ce qui est lié au déplacement et au comportement des arthropodes tel que la mobilité, l'orientation, les comportements de recherche de nourriture et d'oviposition et l'apprentissage (Desneux et al., 2007). Les auteurs de cette étude suggèrent que les effets sublétaux des pesticides soient pris en considération lors des tests de mise sur le marché des

produits afin de diminuer l'impact des pesticides sur les arthropodes non-cibles (Desneux et al., 2007).

Un exemple de l'effet négatif des pesticides sur les arthropodes utiles, largement communiqué auprès du grand public, est l'effet des néonicotinoïdes sur les abeilles domestiques et sauvages. Dans le cadre d'une récente étude, Woodcock et al. (2017) ont montré qu'en Hongrie et au Royaume-Uni, les populations d'abeilles domestiques et d'abeilles sauvages étaient négativement corrélées à la quantité de résidus de pesticides retrouvés dans les champs. Une autre étude menée sur les populations d'abeilles et de bourdons provenant de différentes zones d'études (Brésil, Kenya et Pays-Bas) a prouvé la forte toxicité de plusieurs pesticides sur les abeilles et bourdons (Van der Valk et al., 2011). La principale raison de l'impact négatif important des produits pesticides sur les arthropodes utiles évoquée par les auteurs est le manque de coordination entre les traitements pesticides et la période de floraison durant lesquelles les pollinisateurs sont très actifs (Van der Valk et al., 2011). Les auxiliaires de culture sont des arthropodes utiles également impactés par l'utilisation abusive de pesticides de synthèse. On les classe en deux grandes catégories : les prédateurs et les parasitoïdes. En effet, comme le montre par exemple l'étude de Lundgren et al. (2013), la population d'auxiliaires présente dans le feuillage d'une culture de soja, traitée aux pesticides à l'origine destinés à la gestion des pucerons, était inversement proportionnelle à la quantité de pesticides appliqués. De plus, les auteurs n'ont constaté aucune croissance de la population d'auxiliaire foliaire après les traitements, soulignant l'aspect rémanent et nocif des produits appliqués (Lundgren et al., 2013).

Les phénomènes de résistance des ravageurs aux produits pesticides (Metcalf, 1989) sont également la source d'une application plus élevée de ces produits par les agriculteurs entraînant ainsi une augmentation du risque pour l'environnement (Haubruge et Amichot, 1998). Ces phénomènes de résistance montrent encore une fois que l'utilisation de méthodes basées sur l'utilisation de produits de synthèse démontrent certes notre capacité à créer des solutions d'une grande prouesse technique, mais qui ont leurs limites face à la capacité d'adaptation de certaines populations d'insectes.

Suite à l'utilisation massive de pesticides dans le but de réduire la population d'insectes nuisibles, l'agriculture conventionnelle a bien permis d'augmenter les rendements durant un certain nombre d'années mais représente également aujourd'hui une menace significative pour l'écosystème. En détruisant la faune utile à l'équilibre du système agricole, les microorganismes du sol ainsi que les insectes bénéfiques ne sont plus à même de fournir aux agriculteurs leurs

services. Ajouté à cela, la pression de sélection résultant de l'utilisation massive de pesticides a permis à certaines espèces dominantes de se développer engendrant ainsi un fort déséquilibre écologique au sein des paysages agricoles. Ainsi, repenser la lutte contre les ravageurs en rééquilibrant les milieux agricoles et en basant nos systèmes sur l'utilisation d'auxiliaires semble plus durable, les interactions entre insectes étant le fruit de relations stables issues d'une évolution génétique longue et sélective.

2. ALTERNATIVES A L'AGRICULTURE INTENSIVE CONVENTIONNELLE

2.1.Principes des différents types d'agricultures intensives alternatives à l'agriculture conventionnelle

L'agriculture intensive est une agriculture définie par son haut potentiel de rendement par unité de surface. Il existe plusieurs façons cependant de faire de l'agriculture intensive. Comme évoqué précédemment, l'agriculture intensive conventionnelle se base sur l'utilisation de pesticides et engrais de synthèse sur de grandes surfaces en monoculture de plantes à haut rendements issues de sélections variétales poussées. Or ces pratiques, comme évoqué précédemment, ont des effets néfastes entre autre sur l'environnement et plus particulièrement sur la biodiversité faunistique utile. C'est pourquoi des alternatives sont mises en place aujourd'hui afin de réduire ces impacts négatifs. Ces agricultures intensives alternatives sont l'agriculture intégrée, dans laquelle se situe l'objet de mes recherches, et l'agriculture biologique.

2.1.1.L'agriculture intégrée

Aujourd'hui, un troisième type d'agriculture, situé à mi-chemin entre l'agriculture conventionnelle et l'agriculture biologique émerge : il s'agit de l'agriculture intégrée. L'agriculture intégrée est une agriculture basée sur une utilisation réduite et raisonnée d'intrants extérieurs. Une définition plus exacte donnée par la FAO et référencée dans l'article de Rose et al. (2019) est « *la protection intégrée des cultures est une approche écosystémique, dans laquelle toutes les mesures sont utilisées pour maintenir la population des ravageurs en dessous du seuil de nuisibilité économique. L'utilisation de techniques n'ayant pas recours aux pesticides de synthèse sont favorisés, telles que la rotation des cultures, la sélection variétale, la prophylaxie, la gestion d'habitats pour les auxiliaires de culture, le biocontrôle et la surveillance* (FAO) » (Rose et al., 2019). L'agriculture intégrée est une pratique de plus en plus répandue, et est largement encouragée par les différents gouvernements (Rose et al., 2019). Un

des problèmes que représente ce type d'agriculture est qu'il n'y a pas de cahier des charges officiel (Tableau 1) et donc pas de labélisation possible et une méconnaissance du principe exact de protection intégrée par les agriculteurs (Rose et al., 2019). Les potentielles pertes de rendements engendrées par l'adoption de ces techniques ne sont donc pas compensées par un prix de vente plus élevé des denrées alimentaires comme en agriculture biologique. Des alternatives cependant sont mises en place par certains détaillants ou coopératives agricoles via la création propre de labels signalant aux consommateurs que l'utilisation de pesticides est fortement réduite, voir absente, permettant ainsi d'augmenter le prix de vente.

2.1.2.L'agriculture biologique

L'agriculture biologique est basée sur un système de production dont le cahier des charges, harmonisé à l'échelle mondiale, interdit formellement l'utilisation de produits chimiques de synthèses (Benoit et al., 2017). En revanche, l'utilisation de certains produits pesticides dits naturels et autorisés par la loi peuvent être utilisés

dans des quantités définies. Le recours aux intrants d'origine naturelle est également autorisé tels que le compost, le fumier, le lisier, etc. Toute production faite sous le cahier des charges biologique bénéficie d'une labélisation aujourd'hui bien reconnue par les consommateurs (Tableau 1).

L'agriculture biologique est reconnue pour avoir des effets positifs sur l'environnement. Par exemple, la très récente méta-analyse menée par Muneret et al. (2018) a montré que la production de vin en agriculture biologique permet une croissance très importante du biocontrôle par les auxiliaires. Une autre méta-analyse a montré que l'agriculture biologique permet une augmentation de la biodiversité des oiseaux, arthropodes auxiliaires, les organismes du sol et les plantes (Bengtsson et al., 2005). Une étude faite par Muller et al. (2017) a utilisé

L'agroécologie

L'agroécologie est définie de plusieurs façons. Elle est un domaine scientifique, une pratique et un mouvement social (Caquet et al., 2019). C'est un nouveau paradigme valorisant en agriculture la compréhension et l'utilisation des processus biologiques naturels. La notion de cycle et de pérennité du système agraire est une priorité en agroécologie, notamment via la reconstitution des stocks et le maintien du potentiel productif des plantes. Au-delà de l'aspect production, l'agroécologie a également pour objectif de valoriser l'économie circulaire limitant ainsi l'utilisation abusive d'énergie et de matières premières (Caquet et al., 2019). Il s'agit d'un écosystème artificiel qui cherche à mimer un écosystème naturel et dont la finalité est d'augmenter les services écosystémiques dont principalement celui de fournir de la nourriture. On appellera ce système l'agroécosystème.

un système de modélisation permettant de prédire l'impact qu'aurait une adoption par tous les agriculteurs d'une production biologique. Les effets positifs qu'engendrerait une adoption mondiale d'une agriculture biologique serait la réduction des surplus en azote, et donc une réduction de la pollution des eaux, une réduction des résidus de pesticides dans les sols et l'eau et une réduction des émissions de gaz à effet de serre (Muller et al., 2017).

Voici un tableau récapitulant les différences existant entre l'agriculture conventionnelle, l'agriculture intégrée et l'agriculture biologique :

	Pesticides de synthèse	Engrais de synthèse	Cultures hors-sol	OGM	Existence d'un cahier des charges
Agriculture conventionnelle	Autorisés, avec des limitations de doses à respecter.	Autorisés, avec des limitations de doses à respecter.	Autorisées.	Interdits dans certains pays.	Non
Agriculture intégrée	Autorisés, mais à n'utiliser qu'en cas de nécessité, les pratiques alternatives étant à privilégier.	Autorisés, avec des limitations de doses à respecter.	Autorisées.	Interdits dans certains pays.	Non
Agriculture biologique	Strictement interdits. Des pesticides d'origines naturels sont autorisés et les pratiques alternatives sont à privilégier.	Strictement interdits. L'utilisation d'engrais organiques est autorisée dans la limitation des doses à respecter.	Interdites dans certains pays.	Interdits dans certains pays.	Oui, mais différents selon les pays. Harmonisation à l'échelle mondiale : l'interdiction des produits de synthèse.

Tableau 1. Comparatif des agricultures conventionnelle, intégrée et biologique.

L'utilisation de pesticides de synthèse étant interdite en agriculture biologique (Tableau 1) et fortement déconseillée en agriculture intégrée, l'utilisation de méthodes alternatives durables sont privilégiées (Tableau 1). Ces méthodes doivent être efficaces afin de garantir un revenu stable pour l'agriculteur, et doivent faire preuve d'innocuité pour l'environnement.

2.2. Les alternatives aux pesticides de synthèse pour la protection des cultures

2.2.1. Généralités sur les luttés contre les bio-agresseurs et adventices

En agriculture, le terme de bio-agresseur est employé pour désigner l'ensemble des micro et macroorganismes ayant un impact négatif sur le rendement des cultures. Les plantes cultivées sont donc confrontées de manière permanente à la pression d'adventices ou à l'attaque des cultures par des bio-agresseurs microscopiques ou macroscopiques. Les adventices vont, par compétition pour les ressources contenues dans le sol, affaiblir la culture et entraîner ainsi des réductions dans les rendements. Les bio-agresseurs eux, en se nourrissant de la plante cultivée ou en la parasitant, induisent son affaiblissement ou sa mort et par conséquent entraînent une perte plus ou moins importante des récoltes. Un rapport de la FAO signale que le coût des pertes agricoles dues aux bio-agresseurs de cultures s'élève à plusieurs milliards de dollars chaque année (FAO, 1996). Sur la période de 2001 à 2003, environ 28% des rendements mondiaux en blé, 28% en coton, 26% en soja, 37% en riz, 31% en maïs et 40% en pomme de terre ont été perdus à cause des bio-agresseurs (Oerke, 2006). C'est pourquoi, plusieurs techniques sont utilisées afin de réduire cette pression de ravageurs et adventices, basées sur des méthodes préventives ou curatives, naturelles ou chimiques (Meissle et al., 2011). La figure 1 tirée de la publication de Meissle et al. (2011) permet d'illustrer les méthodes possiblement utilisées ainsi que les étapes de décisions prises selon le système de lutte dans lequel on se trouve. L'illustration a été donnée pour la lutte intégrée, mais concerne également les autres types d'agriculture, excepté la lutte chimique en agriculture biologique.

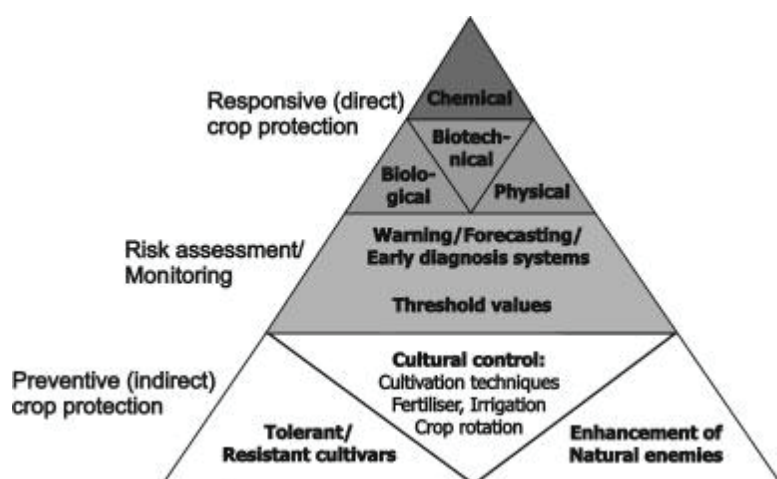


Figure 1. Principes de la lutte intégrée. D'après Meissle et al., 2011.

La lutte préventive est le système de gestion qui va être mis en place en amont afin d'éviter que les bio-agresseurs ne s'installent dans les cultures et atteignent le seuil de nuisibilité

économique. La gestion de la fertilisation (Cisneros et Godfrey, 2001), les rotations de cultures permettant de briser les cycles des bio-agresseurs, la gestion de l'irrigation (Daane et Williams, 2003 ; Colella et al., 2014), l'utilisation de cultivars résistants, les mesures d'hygiène et enfin la gestion des habitats permettant de favoriser la présence des auxiliaires de cultures (Bianchi et al., 2006 ; Letourneau et al., 2011 ; Gurr et al., 2017), sont les six principes de base utilisés en lutte préventive. Dans le cas où la lutte préventive n'est pas suffisante à maintenir les bio-agresseurs en dessous de leur seuil de nuisibilité économique, la lutte curative sera utilisée. La lutte curative se décline en trois grands piliers : 1) la lutte mécanique, permettant principalement de gérer les adventices de cultures, 2) la lutte chimique déjà détaillée dans les sections précédentes et enfin 3) la lutte biologique à laquelle nous nous intéressons particulièrement dans cette étude.

2.2.2. Biocontrôle et lutte biologique

La lutte biologique contre les ravageurs consiste en l'utilisation d'organismes vivants ou substances d'origine naturelle contre les bio-agresseurs des cultures et adventices (Barratt et al., 2018). Le biocontrôle se base sur l'utilisation de plusieurs types d'organismes ou substances : des substances naturelles d'origine animale (ex : provenant de la bactérie Bt), végétale (ex : huiles essentielles), minérale (ex : cuivre et soufre), des médiateurs chimiques (ex : phéromone), des micro-organismes (champignons, virus, bactéries) et des macroorganismes (arthropodes, nématodes) (Pierucci et al, 2015). Les organismes vivants sont également appelés ennemis naturels, agents de biocontrôle ou auxiliaires de culture. Les auxiliaires de culture peuvent être microscopiques (Lacey et al., 2001), comme les bactéries ou champignons antagonistes, ou macroscopiques, comme les insectes (Stiling et Cornelissen, 2005) ou encore les oiseaux et les chauves-souris qui eux aussi jouent un rôle prépondérant dans la réduction des ravageurs de culture (Gámez-Virués et al., 2007 ; Crisol et al., 2014). Bien que chacune des solutions suivantes aient prouvé leur efficacité en lutte biologique, j'ai fait le choix lors de cette thèse de me focaliser sur les agents de biocontrôle de type macroorganismes, plus particulièrement les arthropodes, et de comprendre quels sont les leviers pour permettre un accroissement de l'efficacité.

L'utilisation d'auxiliaires de culture existe depuis longtemps dans l'histoire de l'agriculture, mais a connu un essor significatif après la découverte à la fin du 19^{ème} siècle du parasitoïde *Cryptochaetum iceryae* et de la coccinelle *Rodolia cardinalis* dans la lutte contre la cochenille du citronnier en Californie (Barratt et al., 2018). Cependant, cette technique a été abandonnée

en partie après l'arrivée des pesticides, leur efficacité étant plus importante dans l'éradication des bio-agresseurs. De plus, le biocontrôle n'est pas encore une solution largement adoptée par les agriculteurs car selon une enquête faite sur 550 agriculteurs en France en 2019, 44 % des agriculteurs considéraient le coût du biocontrôle trop élevé. Le manque d'accompagnement (41 %), le manque d'efficacité du biocontrôle (37 %), ou encore le manque de richesse de la gamme de produits, trop restreinte (27 %) sont les raisons qui font que le secteur du biocontrôle ne se développe pas encore suffisamment (Delettre, 2019). Ajouté à cela, un bon nombre de solutions sont encore sous-développées (Jactel et al., 2019). Cependant, les effets néfastes des pesticides sur l'environnement, la biodiversité et la santé humaine ont déclenché une nouvelle attraction pour ce système de lutte, avec quelques controverses cependant dues à l'importation abusive d'ennemis naturels menaçant l'équilibre biologique dans les zones où ils ont été introduit (Barratt et al., 2018). Suite à ces événements, des réglementations ont été mises en place afin de mieux appréhender les potentiels effet négatifs que pourrait avoir un agent de lutte biologique exogène sur l'environnement dans lequel il est destiné à être introduit. Il existe aujourd'hui trois grandes façons d'aborder la lutte biologique : (1) la lutte biologique classique dont le principe est d'introduire dans un milieu, un auxiliaire de culture exogène préalablement tester pour son innocuité pour les organismes non-cibles (Eilenberg et al., 2001) ; cette lutte est en général utilisée contre un ravageur également exogène, introduit par inadvertance dans une région donnée. (2) La lutte biologique par inondation est, comme son nom l'indique, une technique consistant à faire des lâchers d'auxiliaires de culture en grande quantité, préalablement multipliés dans un espace dédié. Cette lutte est souvent utilisée en milieu confiné comme la serre. (3) La lutte biologique par conservation enfin, consiste à maintenir ou augmenter dans un environnement donné, les auxiliaires de cultures naturellement présents dans ce même milieu, grâce à la création d'un environnement favorable à leur développement (Eilenberg et al., 2001). La création d'un environnement favorable se fait par l'abandon de certaines pratiques telles que l'utilisation de pesticides ou le labour, mais également par l'implantation de structures écologiques telles que les haies ou les bandes fleuries, permettant aux auxiliaires d'avoir un accès continu à des ressources nécessaires à leur développement (Jonsson et al., 2008).

2.3. Réseaux trophiques et agrosystème : composition et utilisation du concept en lutte biologique

La lutte biologique, comme indiqué ci-dessus, repose entre autre sur l'utilisation d'auxiliaires de culture qui vont prédateur ou parasiter les bio-agresseurs. Les principes donc de la lutte biologique se bases sur l'observation, la compréhension et la mise en application des interactions qu'il existe au sein des réseaux trophiques naturels. Dans cette section, nous allons détailler les principes fondamentaux régissant les interactions aux sein de ces systèmes trophiques et décrire les fonctionnements et rôles des acteurs du système trophique dans l'agrosystème.

2.3.1. Caractérisation des réseaux trophiques d'un agrosystème

Le réseau trophique est un système constitué d'un semple d'individus en interaction. Parmi ces individus, certains sont capables de créer de la matière à partir d'eau, de minéraux et de soleil, comme par exemple les plantes ou les algues. Ces organismes sont appelés organismes autotrophes. Ceux-ci sont consommés, vivant ou non, par des organismes que l'on appelle hétérotrophes, incapables de créer leur propre matière organique. Les organismes hétérotrophes peuvent soit se nourrir d'organismes autotrophes, on les appellera alors les herbivores, soit d'autres hétérotrophes, comme les carnivores, insectivores, piscivores, etc., soit des deux, et sont appelés omnivores.

Lors de cette thèse nous nous intéresserons tout particulièrement à comprendre les relations entre les plantes cultivées, les ravageurs de types phytophages et les macro-ennemis naturels. Les organismes de type pathogènes, qu'ils soient agents de biocontrôle (Kiss, 2003 ; Berling et al., 2009 ; Buttimer et al., 2017 ; Mota et al., 2017) ou pathogènes pour la plante (Grangeon et Laliberté, 2013 ; Williams et al., 2017), les micro-organismes du sol (Birkhofer et al., 2011 ; Thiele-Bruhn et al., 2012) ou encore les pollinisateurs (Kovács-Hostyánszki et al., 2019) sont tous des organismes fortement impactés par les pratiques agricoles et jouent des rôles très important sur le développement des plantes cultivées, mais le sujet ne sera pas développé dans cette thèse.

Dans le système agricole, la plante cultivée et les adventices sont donc des hétérotrophes, consommés par des herbivores (Figure 2) qui seront considérés comme nuisibles s'ils s'attaquent à la culture, ou comme utiles s'ils s'attaquent aux adventices (Norris et Kogan, 2000). Les herbivores peuvent s'attaquer à toutes les parties de la plante (feuilles, fleurs, tiges, racines) soit en prélevant une partie de la plante, soit en prélevant la sève grâce à un stylet. Ces herbivores peuvent ensuite être mangé par d'autres organismes que l'on appellera prédateurs, qui peuvent être des insectes mais également des oiseaux, des mammifères, des reptiles ou des

amphibiens. Ces prédateurs seront considérés comme bénéfiques s'ils s'attaquent aux herbivores des cultures (Figure 2), ou comme nuisibles s'ils s'attaquent aux insectes utiles (Polis et al., 1989). Il est très fréquent que certains prédateurs s'attaquent aux insectes utiles autant qu'aux nuisibles comme c'est le cas pour les oiseaux (King et al., 2015), mais également le cas des araignées (Hodge, 1999 ; Lucas, 2013) ou des coccinelles (Lucas, 2013). Un autre type d'organismes utiles dans les chaînes trophiques sont les parasitoïdes, dont la biologie consiste à pondre ses œufs dans le corps de leurs hôtes. La larve va se nourrir des tissus de l'hôte entraînant ainsi la mort de ce dernier. Au stade adulte, les parasitoïdes peuvent se nourrir de leurs hôtes (Heimpel et Collier, 1996), de miellat produit par les insectes piqueurs suceurs (Evans, 1993), mais également de nectar (Jervis et al., 1993). Enfin, les pollinisateurs sont les derniers acteurs utiles de la chaîne trophique en agriculture. Les interactions entre les différents organismes connus et étudiés en agriculture sont donc multiples et complexes (Figure 2). La gestion de ces interactions par la manipulation de l'environnement est possible mais demande une compréhension très poussée du fonctionnement de cette branche de la chaîne trophique (Agrawal, 2000). La compréhension de ce fonctionnement permettra par la suite de l'utiliser et de le manipuler correctement dans le but de préserver la culture d'intérêt.

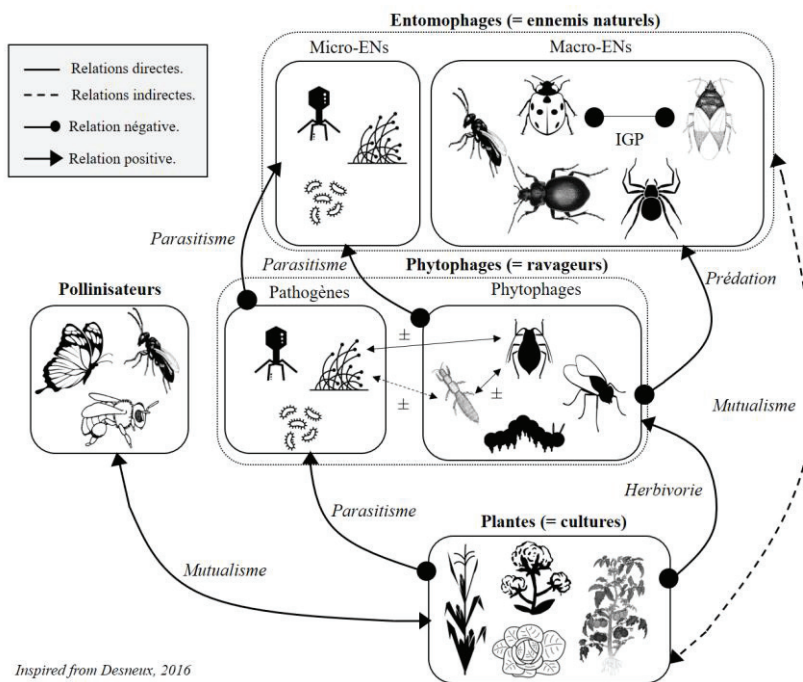


Figure 2. Schématisation d'un réseau trophique dans un agrosystème. D'après Desneux, 2016.

2.3.2. Acteurs d'intérêt du réseau trophique dans le cadre de la thèse

2.3.2.1. Les plantes : origine et sélection

Les plantes cultivées aujourd'hui sont presque toutes originaires de zones tropicales et subtropicales d'Asie, d'Afrique et d'Amérique du Sud (FAO, 2002). La FAO parle de la « diversité génétique des plantes cultivées », qui correspond aux plantes utilisées en agriculture et les espèces sauvages à l'origine de ces plantes. La diversité génétique des plantes est grande, mais seulement 1% de cette diversité est aujourd'hui utilisée par les semenciers (Glaszmann et al., 2010). Cette diversité génétique est contenue pour la quasi-totalité dans des zones appelées « centre de diversité » (Babu et al., 2015) ; la préservation des espèces anciennement cultivées s'est faite grâce au maintien des cultures vivrières et donc de l'héritage de milliers d'années de sélections effectuées par nos ancêtres (FAO, 2002). Aujourd'hui cependant, seul 0,4% des plantes comestibles sur terre sont utilisées pour l'alimentation humaine, avec seulement 9 plantes représentant 75% des besoins énergétiques humains (blé, riz, maïs, orge, sorgho/millet, pomme de terre, pomme de terre douce/igname, canne à sucre, soja) (FAO, 2002). Cette uniformité génétique provient principalement de la modernisation de l'agriculture dont les pratiques, impliquant de larges champs de monocultures, ne permettent pas l'application d'une agriculture type polyculture comme c'est le cas des cultures vivrières des pays du Sud (Barthel et al., 2013).

Les pratiques de l'agriculture moderne ont permis d'apporter à une population en croissance un accès facile à une nourriture à bas prix. Les variétés cultivées en agriculture moderne sont issues de sélections variétales continues conférant aux plantes des caractéristiques du type résistance aux ravageurs et aux maladies, résistance à la sécheresse, goût, rendements, facilité à cultiver, facilité à transporter et facilité à utiliser en agroalimentaire. La sélection continue des plantes cultivées est le fruit de croisements entre différentes souches, les souches principales provenant des centres de diversité évoqués précédemment (FAO, 2002) et permet de faire face à la pression continue de nouveaux ravageurs. La sélection variétale cependant est maintenant entièrement gérée par des sociétés semencières qui détiennent des « droits aux sélectionneurs » leur conférant le droit de poser des protections de type brevet sur les variétés nouvellement créées (Lipper et al., 2010). Ce système de protection interdit aux agriculteurs de produire, commercialiser ou vendre lesdites variétés, cela pendant des périodes pouvant aller jusqu'à 20 ans (FAO, 2002). L'UPOV (Union pour la Protection des Obtentions Végétales) est une union accordant un droit ou un privilège en faveur des inventeur ou innovateur de variétés,

rassemblant aujourd'hui 50 pays membres dont seulement 14 pays en voie de développement (Dhar, 2002). La convention de l'UPOV créée en 1961 a été amendée à trois reprises, la dernière convention datant de 1991 ayant largement renforcé les droits des développeurs notamment via la restriction de la réutilisation des graines par les agriculteurs (Dhar, 2002). Ce dernier amendement a par conséquent encore augmenté la dépendance des agriculteurs aux semenciers.

L'agriculture moderne est donc encrée dans un système où le nombre de variétés cultivées, brevetées et donc non libres de droit, a été fortement réduit. La réduction de la diversité cultivée rend les systèmes agricoles plus vulnérable aux changements climatiques auxquels nous faisons face aujourd'hui (Ceccarelli et al., 2010). En effet, dans les pays plus pauvre, les agriculteurs développent des stratégies de diversification des cultures rendant le système plus résilient aux changements climatiques et aux attaques des bio-agresseurs (Ceccarelli et al., 2010).

2.3.2.2. Les bioagresseurs de type arthropode : modes d'action et effets sur les rendements

Les bio-agresseurs des cultures sont très diversifiés : des champignons pathogènes, des bactéries, des virus, des gastéropodes, des vers type nématodes, des mammifères ou des arthropodes. Ils peuvent être spécialistes (ou monophages) et être restreint à un très faible nombre d'espèces de plantes, voire à une seule espèce, ou généralistes (ou polyphages) et être capables de se nourrir sur un grand nombre d'espèces de plantes. Pour les plus fréquents, un seuil de nuisibilité économique est établi, définissant ainsi un seuil à partir duquel des mesures de réduction des populations seront prises. Des pesticides ou agents de biocontrôle peuvent être utilisés pour les vers type nématodes (Cayrol et al., 1992 ; Di Legge et al., 2019), les gastéropodes (Mc Donnell et al., 2014), les rongeurs (Donahoe, 2016), les champignons (Kiss, 2003 ; Benítez et al., 2004), les arthropodes (Khan et Pervez, 2018) qui eux transmettent généralement les bactéries et virus. Ma thèse étant ciblée sur la gestion des bioagresseurs de type arthropodes, seuls leur fonctionnement sera détaillé ci-dessous.

Les pertes moyennes engendrées par les bioagresseurs de type arthropode ont été évaluées à hauteur de 15% du total des récoltes mondiales (FAOSTAT, 2014). On peut classer les arthropodes bio-agresseurs en deux catégories selon leur façon de se nourrir de la plante : (1) les piqueurs/suceurs, qui vont utiliser un rostre afin d'atteindre la sève et la prélever entraînant ainsi l'épuisement de la plante et (2) les insectes qui vont prélever directement des bouts du tissu végétal, pouvant entraîner également l'épuisement de la plante ou causer des dégâts sur les fruits rendant impossible leur commercialisation. Parmi les piqueurs/suceurs on trouve comme bio-agresseurs clés les pucerons – responsables de 2% des pertes agricoles mondiales

attribuées aux arthropodes (Miller et Footitt, 2009), les cicadelles (Prabhakar et al., 2011), les aleurodes (Polston et Anderson, 1997), les cochenilles (Ranjan, 2006), les punaises (Mc Pherson et Mc Pherson, 2000), et enfin les thrips (Van Horen, 1998). Les insectes prélevant des parties de la plante sont de différentes nature. Parmi ceux qui vont prélever plutôt la partie foliaire on trouve les lépidoptères, dont seuls le stade larvaire se nourrit des tissus de la plante - comme par exemple le ver du cotonnier (*Helicoverpa armigera*) qui cause en Inde jusqu'à 927 millions de dollars de pertes chaque année sur coton et autres cultures (CABI, 2019a), des coléoptères (Grafius, 1997), et les orthoptères (Gage et Mukerji, 1978). D'autres insectes, appelés les mineuses, peuvent s'attaquer à plusieurs parties de la plante (fruit, feuille, tige). Ce sont les larves, préalablement pondues dans ou sur différentes parties de la plante, qui vont se nourrir du limbe de la feuille ou de l'intérieur de la tige et du fruit. Parmi cette catégorie de bio-agresseurs on trouve des lépidoptères - comme la mineuse de la tomate pouvant causer de 70% à 100% de pertes en cultures de tomates en Amérique Latine (Oliveira et al., 2009 ; Desneux et al., 2010 ; Biondi et al., 2018), des diptères (CABI, 2019b), des coléoptères (McKinley et al., 2012), et des hyménoptères (Botha et al., 2004). Enfin, certains insectes vont s'attaquer aux parties racinaires de la plante comme par exemple le taupin pouvant causer jusqu'à 25% de pertes en cultures de pommes de terre en Amérique du Nord (Parker et Howard, 2001).

2.3.2.3. Les agents de biocontrôle type arthropodes

Les prédateurs

Comme les bio-agresseurs, les prédateurs sont d'une très grande diversité et peuvent être microscopiques ou macroscopiques. Malgré leur très grand nombre, seule une partie de tous les agents connus à ce jour sont commercialisés notamment dû à des coûts élevés de production et des économies d'échelle faible (Fravel, 2005). Les macro-agents de biocontrôle prédateurs sont très variés. Il existe des macro-prédateurs de type reptiles (Monagan et al., 2017), oiseaux (Gras et al., 2016) et mammifères comme les chauves-souris (Brown et al., 2015) dont le régime alimentaire est très diversifié.

Les agents de biocontrôle les plus utilisés en lutte biologique et auxquels je m'intéresse lors de cette thèse sont les arthropodes. Le nombre d'espèces décrites à ce jour dépasse les 200 000 espèces (Fraval et Silvy, 1999). Parmi ces arthropodes prédateurs on trouve des coléoptères (carabes, cicindèle, coccinelle, staphylins), des diptères (syrphes, Anthomyiidae, Cecidomyiidae), des hémiptères (punaises prédatrices telles que l'Orius, le Macrolophus, ou la réduve), des hyménoptères (fourmi, guêpe), des névroptères (chrysope, Conioptérygidae, Hémiérobidae) et des insectes de types Thysanoptères (Fraval et Silvy, 1999). La famille des

arachnides est également très présente avec les araignées (Hoefler et al., 2006 ; Lang et Barthel, 2008) – que l'on retrouve soit à chasser plutôt au sol comme le cas des araignées loup, soit à chasser sur les plantes directement comme c'est le cas des araignées crabes ou salticides (plus communément appelées araignées sauteuses) - et les acariens (Stavrinides et Mills, 2009). Parmi cette multitude d'arthropodes prédateurs, seule une partie est commercialisée, les principaux et plus efficaces étant les acariens type Phytoseiulus, Amblyseius contre les thrips et d'autres types d'acariens, et les punaises prédatrices type Macrolophus, Orius et Podisus contre les thrips, les lépidoptères (larves et œufs) et les coléoptères (Fraval et Silvy, 1999). D'autres insectes prédateurs sont commercialisés comme le Chrysope contre les pucerons (Tauber et al., 2000) et les coccinelles contre les pucerons, larves de lépidoptères et les aleurodes (Camacho-Cervantes et al., 2017). Les autres ennemis naturels comme les araignées ou les carabes ne sont pas commercialisés dû à la difficulté de les élever en grande quantité. Cependant, il est possible de bénéficier de leurs services en créant des conditions favorables à leur développement et leur maintien dans un milieu, principe largement utilisé en lutte biologique par conservation définie dans une section antérieure (Gurr et al., 2017).

Les parasitoïdes

Les parasitoïdes constituent environ 50 000 espèces d'Hyménoptères (symphytes, fourmis, abeilles, guêpes), 15 000 espèces de Diptères (mouches), et totalisent environ 68 000 espèces de parasitoïdes, soit approximativement 8,5% des insectes décrit jusqu'à aujourd'hui (Godfray, 1994). Ils constituent des agents de lutte très importants face aux ravageurs. Leur fonctionnement, consistant à pondre un œuf dans un hôte et induisant ainsi leur mort suite au développement de la larve pondue, est reconnu pour contrôler efficacement des populations entières de ravageurs. C'est pourquoi il s'agit du groupe d'auxiliaires le plus utilisé en lutte biologique (Stiling et Cornelissen, 2005). Ajouté à leur mode d'action efficace pour réduire la population de ravageurs, les parasitoïdes ont la particularité d'être très spécifiques à leurs hôtes (Monticelli et al., 2018), ne représentant ainsi qu'un danger limité pour les insectes non cibles. Enfin, ils sont facilement multipliés et transportés pour la vente, leur conférant ainsi un dernier avantage non négligeable pour la commercialisation. *Encarsia formosa* est le parasitoïde le plus vendu aujourd'hui, surtout en culture sous serres de tomates, poivrons, fraisiers, aubergine et concombre (Bonnaud, 2019). Les parasitoïdes sont donc très efficaces pour réduire la pression des ravageurs, mais ils sont également des polinisateurs. Les parasitoïdes peuvent avoir besoin de varier leur source de nourriture afin de maintenir un niveau élevé de reproduction et d'activité. Pour cela, ils peuvent se nourrir l'hémolymphe et les tissus de leurs hôtes, ou de

nectar et de miellat (Fischbein et al., 2016). Par la suite, je ferai référence aux ennemis naturels pour désigner les prédateurs de la catégorie des arthropodes ainsi que les parasitoïdes.

2.4. Caractéristiques clefs des ennemis naturels dans la lutte biologique

L'utilisation d'ennemis naturels en lutte biologique est en évolution. D'après la base de données du BIOCAT, il y a eu un total de 6158 introductions de nouvelles espèces d'agents de biocontrôle pour la lutte biologique, représentant 2384 espèces d'arthropodes contre 588 espèces de ravageurs dans 148 pays entre 1992 et 2010 (Cock et al., 2016). Parmi ces introductions, 32% ont persisté et 10% ont conduit à un contrôle efficace des ravageurs ciblés (Cock et al., 2016). Le service de biocontrôle a été évalué financièrement afin de donner une notion palpable de leur importance dans le maintien de notre économie. Le potentiel d'utilisation du biocontrôle en agriculture est grand. En effet, on estime qu'environ 99% des ravageurs de cultures peuvent être contrôlés par les ennemis naturels, avec une moyenne de 10 à 15 ennemis naturels pouvant contrôler une espèce de ravageur (Pimentel et al., 1997). Les auteurs d'une étude évaluant la valeur économique de la biodiversité, ont estimé que les ennemis naturels fournissaient à l'agriculture mondiale une valeur de 100 milliards de dollars chaque année (Pimentel et al., 1997). Les ennemis naturels sont donc des alliés nécessaires aux agriculteurs et la question majeure aujourd'hui est de savoir comment faire en sorte que ces services rendus soient à leur optimum grâce à une gestion plus consciente de la biodiversité et de l'équilibre des réseaux trophiques agricoles.

2.4.1. Famille d'hôtes/proies des ennemis naturels

Les ennemis naturels, tout comme les ravageurs, ont des besoins en ressources différents. Ces besoins peuvent varier en fonction de leur cycle de vie, comme par exemple certaines espèces de parasitoïdes qui au stade adulte vont avoir besoin de nectar (Fischbein et al., 2016) ou encore des espèces de syrphes qui au stade adulte vont avoir besoin de pollen et de nectar (Van Rijn et al., 2013), tandis qu'au stade larvaire, par exemple, ils auront besoin de protéines issues de leur proies ou hôte (Almohamad et al., 2007 ; Fischbein et al., 2016). En effet, on catégorise souvent les ennemis naturels en fonction de leur caractère généraliste, une espèce qui va se nourrir de plusieurs sortes de proies ou se servir de plusieurs types d'hôtes pour se développer, ou spécialiste, qui à l'inverse du généraliste va être associé de manière très spécifique à certains proies ou hôtes (Snyder et Ives, 2003 ; Rand et Tschardtke, 2007). En lutte biologique classique, le caractère spécialiste est généralement préféré car il y a moins de risques que les espèces non-

cibles soient atteinte, ce qui facilite ainsi l'introduction d'une espèce exogène dans un nouveau milieu (Monticelli et al., 2019). En lutte biologique par conservation, le caractère spécialiste des ennemis naturels n'est pas nécessairement recherché, les cultures étant souvent confrontées à plusieurs types de ravageurs, particulièrement en cultures extérieures. Comprendre ce pendant les mécanismes d'interaction des ennemis naturels afin d'optimiser leur utilisation est nécessaire, quel que soit le type de lutte biologique utilisé (Chailleux et al., 2013). Voici un détail des caractères spécifiques des ennemis naturels spécialistes et généralistes.

2.4.1.1. Les spécialistes

Comme énoncé précédemment, les auxiliaires spécialistes sont préférés pour la lutte biologique classique (Monticelli et al., 2019) car ils ont une capacité plus importante à se focaliser sur une proie ou un hôte en particulier sans être perturbé par la présence d'autres sources de nourriture (Symondson et al., 2002). Les parasitoïdes sont souvent plus spécialistes que les prédateurs. Cependant, il est important de spécifier que l'on peut également trouver des prédateurs spécialistes comme par exemple la punaise prédatrice *Perillus bioculatus* (Fabricius) spécialiste du Doryphore (Saint-Cyr et Cloutier, 1996) et des parasitoïdes généralistes comme *Aphelinus abdominalis* (Monticelli et al., 2019). Les auxiliaires spécialistes généralement arrivent dans les champs lorsque la saison culturale est bien avancée et mettent un certain temps avant d'augmenter significativement leur population et exercer ainsi une pression sur la population des ravageurs ; ce phénomène est dû à un effet démographique du temps de développement des larves constituant un pic de biocontrôle tardif dans la saison (Symondson et al., 2002). Le biocontrôle par les parasitoïdes sera potentiellement réduit par le parasitisme non réussi dû par exemple au rejet de l'œuf par l'hôte (encapsulation, lyse, etc.) (Rehman et Powel, 2010) ou par l'hyperparasitisme de l'hôte (Sullivan, 2009). Cependant, lorsque la population de spécialistes est en place dans un milieu, il est reconnu que leur efficacité de réduction de la population de ravageurs est grande, leur persistance dans le milieu étant haute (Symondson et al., 2002).

2.4.1.2. Les généralistes

Les auxiliaires généralistes, comme leur nom l'indique, vont soit se nourrir soit parasiter plusieurs espèces de proies ou d'hôtes. Les généralistes sont pour la plupart plutôt des prédateurs. Cependant, il existe quelques exemples de parasitoïdes généralistes comme indiqué dans l'étude de Campan et Benrey (2004) pouvant pondre leurs œufs dans différentes espèces d'hôtes comme par exemple le parasitoïde *Aphelinus abdominalis* pouvant pondre dans

plusieurs espèces de pucerons (Monticelli et al., 2019). Les prédateurs généralistes sont souvent des coléoptères (coccinelles, staphylins, carabes), acariens, araignées, punaises prédatrices, syrphes et chrysopes – une liste plus exhaustive est donnée dans la section « les prédateur arthropodes ». Il arrive très souvent que les prédateurs se nourrissent également d'autre source de nourriture que les insectes telles que les plantes (pollen, nectar) et les champignons (Cottrell et Yeargan, 1998 ; Lundgren et al., 2004 ; Almohamad et al., 2007 ; Fischbein et al., 2016). C'est le cas par exemple de la plupart des coccinelles aphidophages qui vont se nourrir de pucerons mais également d'autres insectes, principalement de la famille des thysanoptères, de spores de champignons et de pollen (Symondson et al., 2002). Les carabes également sont très généralistes et peuvent se nourrir d'une large gamme d'insectes, de mollusques, de vers de terre et même parfois de vertébrés et de graines (Lövei and Sunderland, 1996 ; Saska, 2008). Enfin, les punaises prédatrices comme par exemple *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) a besoin, pour se développer correctement, d'un apport en protéine provenant de différentes sortes d'insectes à corps mous (pucerons, œufs de Lépidoptères), de sève de plante, de pollen et de nectar (Sanchez, 2008). Dans le cas de ces derniers prédateurs, on parlera alors plutôt de prédateurs généralistes omnivores. En termes d'efficacité de prédation, les généralistes, grâce au fait qu'ils puissent survivre avec l'utilisation de plusieurs ressources, vont pouvoir se maintenir durablement dans un paysage agricole et ainsi fournir des services de biocontrôle continu dans le temps (Symondson et al., 2002). Les spécialistes et généralistes, via leurs comportements et leurs besoins en nourriture diversifiés, sont complémentaires et tous utiles pour un biocontrôle efficace, particulièrement à l'échelle des champs (Dainese et al., 2017b). La préservation donc de la richesse de la population d'ennemis naturels est très important afin de maintenir un biocontrôle stable et efficace durant toute l'année culturale (mais voir Straub et al., 2008).

2.4.2. Différents comportements de recherche de nourriture

2.4.2.1. Les modes de déplacements

Les insectes ont des modes de déplacements très variés : certains volent, d'autres marchent, se laissent porter par le vent ou par d'autres animaux (phorésie) (Schellhorn et al., 2014). Ces modes de déplacements variés vont avoir une influence sur la capacité des insectes à trouver leur nourriture, se reproduire, se protéger ou encore achever une étape particulière de leur cycle de vie, cycle de vie durant lequel le mode de déplacement peut changer selon le stade de l'insecte.

Le paysage et sa structure aura un impact très fort sur leur capacité à se déplacer et les décisions que vont prendre les insectes (Delattre et al., 2019). La recherche de proies ou d'hôtes par les ennemis naturels ne se fait pas de manière aléatoire ; ils suivent une gamme de stimuli potentiellement corrélés avec l'occurrence de la ressource désirée (Aartsma et al., 2019). Ici, je ne m'attarderai à décrire que le comportement des insectes auxiliaires, spécialistes et généralistes adultes, les larves n'étant pas les facteurs principaux de dispersion des populations d'auxiliaires.

Les parasitoïdes réagissent à des stimuli principalement olfactifs. Tout d'abord, une détection à des longues distances d'habitats appropriés va être effectué via la détection de molécules émises par les plantes, les HIPVs (Tan et Liu, 2014 ; Becker et al., 2015 ; Aartsma et al., 2019), puis ensuite la détection des hôtes sur des distances plus courtes va être effectué également via des molécules mais cette fois-ci émises par les hôtes (Vet et al., 1990). Comme décrit par Vet et Dicke (1992), la localisation des hôtes par le parasitoïdes peut se faire par les informations chimiques envoyées par l'hôte lui-même. Dans ces molécules émises par les hôtes et les plantes attaquées (HIPVs), des informations concernant sa nature ainsi que son abondance sont données (Vet et Dicke, 1992). L'utilisation de molécules émises par les plantes serait d'une plus grande efficacité dans la localisation de l'hôte par les parasitoïdes (Vet et Dicke, 1992). En s'approchant de l'hôte via la détection des molécules émises, le parasitoïde va ensuite utiliser des méthodes de contact comme par exemple l'analyse de l'hôte par les antennes pour ensuite décider de déposer l'œuf via l'ovipositeur (Vet et al., 1990).

Concernant les prédateurs, plusieurs études ont montré que les carabes peuvent se déplacer de plusieurs manières : le vol plutôt destiné à trouver de nouvelles sources de nourriture, se reproduire ou aller vers des sites d'hibernation, ou la marche plutôt utilisée à l'intérieur d'une zone où la source de nourriture est abondante (Lövei et Sunderland, 1996). Le déplacement des carabes peut être aléatoire, mais également dirigé par la vue mais également les stimuli olfactifs émis par les proies (Tapia et al., 2010). L'activité de recherche va alterner entre des temps de repos et une recherche circulaire. Le comportement de recherche de carabes peut varier en fonction de la température et de la disponibilité des proies (Firle et al., 1998). La densité de pucerons peut faire varier l'aire d'étendue de recherche des carabes qui pourrait varier de 9 ha à 49 ha (Firle et al., 1998). Les carabes sont en effet connus pour avoir une activité plus intense et sur de plus longue distance lorsque celui-ci est en état de famine (Fournier et Loreau, 2002).

Les araignées ont des modes de déplacement variés : elles peuvent marcher ou courir, sauter, nager ou encore se laisser porter par le vent via un phénomène que l'on appelle « ballooning »

qui consiste à laisser un fil se prendre dans une masse d'air et ainsi emporter l'araignée se trouvant au bout de ce fil (Roh, 2013). Ensuite, une fois que l'araignée est installée dans un endroit de manière aléatoire, elle va repérer sa proie via des stimuli sensoriels tels que le touché et les vibrations créés par la proie sur une feuille, une fleur ou encore la toile préalablement construite par l'araignée (Uetz, 1992). Le choix de l'endroit où les araignées attendent est déterminant pour leur croissance, comme par exemple chez l'araignée crabe où il a été montré que le choix des ombelles était déterminant pour leur fitness (Uetz, 1992). Chez les araignées où la recherche de nourriture se fait au sol sans toile, les comportements peuvent être des chasses seule (Avilés et Guevara, 2017) ou en groupes, comme chez les Thomisidae (Dumke et al., 2018).

La recherche de nourriture par les coccinelles peut varier en fonction de plusieurs facteurs : l'architecture de la plante (Legrand et Barbosa, 2003), la vision et la couleur des proies (Harmon et al., 1998), les molécules émises par les plantes après infestation par les pucerons (Ninkovic et al., 2001), ou la présence d'autres individus de la même espèce ou d'espèces différentes (Agarwala et al., 2003). Beaucoup d'études ont montré que la coccinelle ne reste pas longtemps sur un site et va régulièrement se déplacer en volant entre différents sites et habitats durant la saison culturale (Evans, 2003). Les jeunes coccinelles peuvent traverser des longues distances généralement lorsque la nourriture n'est plus suffisamment abondante (Evans, 2003).

Les syrphes femelles vont se déplacer en volant afin de trouver un endroit adapté à la nutrition de sa progéniture. Des études ont montrées que la femelle va être très active dans les zones où les ressources de nourriture sont abondantes, et va économiser son énergie en se déplacement moins dans les zones où il n'y a que peu de ressources (Raki et al., 2009). Les adultes doivent régulièrement se ressourcer en nectar, qui leur permet d'avoir une durée de vie plus importante et fournit l'énergie nécessaire au vol, et en pollen (Chifflet et al., 2011), qui sert à la maturation du système de reproduction des mâles et des femelles (Haslett, 1989). Le repérage des plantes va se faire visuellement via le repérage des fleurs par leur taille, leur couleur (Sutherland et al., 1999), leur forme et les molécules odorantes qu'elles émettent (Raki et al., 2009). La recherche active des pucerons, auprès desquels les jeunes femelles vont pondre leurs œufs, se fera en alternance avec la recherche des fleurs pour continuer à produire des œufs viables (Raki et al., 2009). La mobilité des femelles syrphes est grande, jusqu'à 1100 m (Chifflet et al., 2011), ce qui va leur permettre de déposer des œufs sur de grandes aires et d'être efficace sur la localisation des pucerons tôt dans la saison (Raki et al., 2009).

Les adultes chrysopes consomment du pollen, du nectar, des insectes à corps mous et du miellat (Villenave-Chasset, 2006). Ils se déplacent en volant sur de longues distances entre leur lieu de reproduction (cultures en été) et leur lieu d'hivernage (en zones naturelles) (Villenave-Chasset, 2006). Les adultes chrysopes se servent principalement des molécules émises par les plantes et les proies pour localiser les proies mais également les sources de nectar, pollen et miellat (Salamanca et al., 2015). Ces mêmes informations permettront aux chrysopes de prendre des décisions quant à leur zone de reproduction et de ponte (Salamanca et al., 2015).

2.4.2.2. L'impact de la taille sur la capacité de déplacement

La taille des insectes peut avoir un impact sur leur capacité à se déplacer sur de longues distances. Une étude a montré par exemple que parmi différentes espèces d'abeilles, une relation significativement positive a été trouvée entre la taille de l'abeille et les distances parcourues par celle-ci (Greenleaf et al., 2007). Concernant un mode de déplacement au sol, la distance parcourue par certains carabes reconnus pour leur efficacité de biocontrôle, était en moyenne de 8,5 à 12,2 mètres par jour (Best et al., 1981). Une autre étude encore a montré qu'il existait une relation positive entre la masse des carabes, et donc leur taille, et leur dispersion (Gutiérrez et Menéndez, 1997) mais que l'impact de la taille était plus importante pour les individus qui marchent que pour les individus qui volent (Gutiérrez et Menéndez, 1997). Les coccinelles sont également capables de voler sur de longues distances. Pour certaines espèces, les moments durant lesquels les coccinelles vont faire de longues distances sont généralement associés à la recherche de leur zone de dormance en hiver (Hodek et al., 1993). Globalement, d'après Hodek et al. (1993) ces vols de longues distances n'excèdent pas les 10 km de distance ; cependant il est important de noter qu'une autre étude évaluant les distances de déplacement d'*Harmonia axyridis* et *Coccinella septempunctata* ont supposé par leurs observations que les coccinelles pouvaient voyager sur environ 18km sur des vols bas typiques, mais sur plus de 120km sur des vols à hautes altitudes (Jeffries et al., 2013). Cependant, aujourd'hui aucune étude a directement mis en rapport la taille des coccinelles et leur capacité à voler sur de plus ou moins longues distances. Concernant les parasitoïdes, plus la distance entre les patches est grande, moins ils auront tendance à quitter le patch dans lequel ils se trouvent (Wang et Keller, 2003). Certains parasitoïdes, comme le cas par exemple de *Lysiphlebus cardui* (Marshall), restent même dans une zone très restreinte, là où se trouve les hôtes et ne vont pas voler à plus de 20m du point de lâché (Weisser et Völkl, 1997). Une étude à plus grande échelle, celle du paysage, a suivi le déplacement de 4 espèces de parasitoïdes de tailles différentes dans un

habitat plus ou moins fractionné et ont constaté que les parasitoïdes de plus grande taille étaient affectés par la fragmentation du paysage au contraire des plus petites espèces de parasitoïdes (Roland et Taylor, 1997). Cependant, dans une publication antérieure, ces mêmes auteurs ont montré que les espèces plus grande de parasitoïdes étaient plus à même de coloniser des patches lointain (400m correspondant à la distance maximale de colonisation) que les plus petites espèces (125m pour distance maximale de colonisation) (Roland et Taylor, 1995).

2.4.2.3. Interaction avec les plantes

La recherche de nourriture par les auxiliaires peut largement être impactée par les molécules émises par les plantes. Lorsqu'une plante est consommée par des herbivores, elle va émettre des molécules que l'on appelle HIPVs (Herbivore Induced Plant Volatiles) qui vont avoir pour conséquence d'attirer les ennemis naturels ou encore repousser les herbivores (War et al., 2011). Ils sont capables d'attirer les prédateurs et parasitoïdes (Heil et Karban, 2010 ; War et al., 2011). Les HIPVs émit par les plantes ont des relations très spécifiques aux ennemis naturels mobilisés, comme par exemple le parasitoïde *Cotesia marginiventris* qui est attiré spécifiquement par la molécule TPS10 produit par *Arabidopsis thaliana* lorsqu'elle est attaquée par *Spodoptera litura* (War et al., 2011). L'efficacité d'attraction des ennemis naturels par les HIPVs est tellement importante que leur utilisation en agriculture est au centre de plusieurs sujets de recherche (Gurr et al., 2017) : ils pourraient utilisées en diffusion directe dans les serres pour (Kaplan, 2012 ; Ingwel et al., 2018) ou via la manipulation des plantes directement en champ (Sun et al., 2012 ; Pancaldi, 2017). Une grande partie des plantes cultivées aujourd'hui émettent des HIPVs, permettant ainsi une grande mobilisation des ennemis naturels par voie olfactive.

3. AMENAGEMENT DES TERRITOIRES POUR ACCROITRE LE BIOCONTROLE AU CHAMP : LEVIERS D'ACTION A DIFFERENTES ECHELLES TERRITORIALES

Maintenir une biodiversité importante d'ennemis naturels dans les paysages agricoles est un point clé pour permettre une lutte efficace contre les ravageurs de culture. En effet, une récente méta-analyse menée par Greenop et al. (2018) a mis en évidence l'importance de la diversification fonctionnelle des ennemies naturels sur l'accroissement du biocontrôle. Afin donc de maintenir les ennemis naturels dans un environnement, il est important de leur fournir

des sources de nourritures ou des hôtes alternatives et complémentaires (proies et hôtes alternatives, mais également pollen, nectar et miellat) (Lundgren, 2009 ; Chifflet et al., 2011 ; Fischbein et al., 2016), des structures paysagères complémentaires dans la fourniture de nourriture mais également dans la provision d'abris (comme par exemple des haies), et des zones propices à l'hibernation (Schirmel et al., 2016 ; Cividanes et al., 2018). Ces pratiques, connues depuis déjà plusieurs siècles (Pickett et Bugg, 1998), sont encore trop négligées en agriculture moderne car complexes à mettre en place (Meynard et al., 2013 ; Wezel et al., 2014 ; Gurr et al., 2017) bien que le retour sur investissement sur le long terme pourrait être très positif (Morandin et al., 2016). Cette diversification peut se faire à différentes échelles (champs, exploitation ou paysage), et la diversification à une échelle donnée peut avoir des impacts différents sur les autres échelles (Schneider et al., 2014). La manipulation de l'habitat peut se faire à l'échelle d'une parcelle, sans que cette pratique soit étendue au reste de l'exploitation (par exemple, l'implantation d'une haie ou de bandes fleuries ou enherbées) ; mais certaines pratiques peuvent également être étendue à toute l'exploitation, qui est une échelle intéressante car le lieu de l'application des politiques agricoles et de l'applications d'itinéraires techniques propres à chaque agriculteur (Jeanneret et al., 2012). Or les exploitations agricoles sont très souvent constituées de plusieurs champs dispatchés dans un paysage et interconnectés avec d'autres exploitations agricoles dont les pratiques peuvent être très diversifiées (Schneider et al., 2014). L'évaluation de l'effet de certaines pratiques peut donc se faire également à l'échelle du paysage, voire même se prendre à l'échelle du paysage dans le cas de politiques régionales (Cumming et Spiesman, 2006).

Avant d'aborder les mesures de gestion des habitats pour augmenter le biocontrôle sur les différentes échelles citées précédemment, je vais expliquer pourquoi la diversification végétale est importante pour les ennemis naturels et le biocontrôle.

3.1. Les besoins des ennemis naturels

3.1.1. Besoin de zones refuges

Les zones de refuges sont primordiales pour le maintien des ennemis naturels dans un milieu donné (Landis et al., 2000 ; Gurr et al., 2017). Par exemple, la présence de litière au sol a permis d'augmenter significativement la population d'araignées en leur fournissant ainsi une zone facilement accessible de retrait et de mise à couvert en cas de danger, mais également en leur fournissant une zone de protection face aux variations importantes de température et d'humidité (Rypstra et al., 1999). La présence de structures telles que des haies, des couverts végétaux, des

bordures protégées de toutes interventions de l'homme ou encore la structure même des végétaux dans les cultures pérennes sont prouvées comme étant très bénéfiques aux maintien des populations d'ennemis naturels dans un environnement (Lundgren, 2009 ; Letourneau et al., 2011 ; Fischbein et al., 2016). Ces structures leur permettent de constituer un habitat adapté aux conditions d'hivernation des insectes, et/ou de s'abriter en cas d'évènements perturbateurs comme par exemple les traitements pesticides, les récoltes ou encore le labour (Griffiths et al., 2008).

3.1.1.1. Refuge pour l'hivernation

L'hivernation des insectes se traduit par une diminution du métabolisme faisant suite aux changements de la photopériode annonçant l'hiver (Didier, 2006), permettant ainsi de passer l'hiver sans besoins d'approvisionnement en nourriture. Selon les espèces d'insectes, cette phase d'hivernation peut se faire à différents moments du développement de l'insecte : œufs, larves, pupes ou adultes (Didier, 2006). Lorsque l'insecte est prêt à hiverner, il va rechercher un abri dans lequel il sera potentiellement protégé des prédateurs, du froid trop intense, des zones où les températures varient de manière trop importante, des zones exposées au vent ou encore des zones sujettes à la dessiccation (Leather et al., 1995). L'hivernation des ennemis naturels se fait généralement dans les zones bordant les champs (Landis et al., 2000 ; Geiger et al., 2009), les champs en hiver ne contenant que rarement des cultures et restant pour la plupart nus, n'offrant ainsi aucun abri pour les ennemis naturels. Afin d'optimiser le temps de colonisation des champs par l'ennemis naturels après hivernation, certaines structures ont été mises en place à l'intérieur même des champs, comme par exemple des cultures faisant office de couvert en hiver (Lundgren et Fergen, 2010), des couvert végétaux placés dans la culture (Bryant et al., 2014 ; Karamaouna et al., 2019) ou un paillage (Morris et al., 1996 ; Mochiah et a., 2012 ; Quintanilla-Tornel et al., 2016), avec un effet positif sur le biocontrôle.

3.1.1.2. Refuge lors d'évènements perturbateurs en champ

L'existence d'abris en proximité des champs cultivés peut représenter un point clé dans le maintien d'une population d'ennemis naturels dans le cas où le champ est soumis à des évènements perturbateurs des différentes pratiques agricoles (labour, pesticides, récolte) (Landis et al., 2000 ; Thorbek et Bilde, 2004 ; Gurr et al., 2017). Par exemple, les haies peuvent constituer une barrière efficace contre la dérive des pesticides et la protection des ennemis naturels s'y trouvant, sans effet trop toxiques sur eux dans le cas où les pesticides utilisés ont

des effets toxiques réduit (Otto et al., 2009). La fourniture d'abris à l'intérieur ou à l'extérieur des champs traités est également un moyen efficace de maintenir la population des ennemis naturels en les protégeant des perturbations créées par les pratiques agricoles (Gurr et al., 2017). Comme par exemple, l'effet de la structure du théier sur la préservation des ennemis naturels face aux traitements pesticides (Kawai, 1997) ou l'effet du maintien de zones non labourées sur la préservation des populations de prédateurs a été montré, avec une population bien plus importante d'ennemis naturels (araignées, coccinelles, staphylins et carabes) dans les bordures de champs où aucun labour n'a été effectué (Pfiffner et Luka, 2000). D'autres études ont montré l'effet positif de la présence de zones naturelles et semi-naturelles aux abords des parcelles cultivées dans la préservation des ennemis naturels après récolte des cultures (Rand et al., 2006 ; Schneider et al., 2016). La préservation de zones non perturbées en proximité des champs est donc un bon moyen d'augmenter le potentiel de biocontrôle des ennemis naturels.

3.1.2. Besoins nutritionnels variés

Afin de maintenir les ennemis naturels dans le paysage agricole, la provision permanente et facilement accessible en nourritures alternatives est importante (Villenave-Chasset, 2006 ; Lundgren, 2009 ; Chifflet et al., 2011 ; Wäckers et al., 2012 ; Fischbein et al., 2016 ; Gurr et al., 2017). Comme énoncé précédemment, les ennemis naturels ont besoin de sources de nourriture diversifiées afin de se développer correctement : l'approvisionnement en pollen va leur apporter des protéines (Brodschneider et Crailsheim, 2010), le nectar et le miellat vont apporter principalement de l'eau et des carbohydrates (fructose, glucose, et autres di- et trisaccharides) (Brodschneider et Crailsheim, 2010), et enfin l'approvisionnement en proies va apporter protéines, sucres et eau. Il est possible de fournir aux auxiliaires ces différentes sources de nourriture en manipulant l'habitat (Gurr et al., 2017). Beaucoup d'études ont par exemple montré les bénéfices qu'avaient les bandes fleuries ou les plantes sauvages sur le maintien et l'accroissement de l'efficacité des populations de parasitoïdes (Pellissier et Jabbour, 2018), qui adultes, ont besoin de nectar et même proies parfois (Jervis et Kidd, 1986), pour augmenter leur fitness et leur efficacité de parasitisme (Godfray, 1994). L'exemple de l'étude menée par Tylianakis et al. (2004) est souvent citée pour montrer l'effet positif de bandes de blé noir, connu pour ses ressources importantes en nectar, sur l'efficacité de parasitisme des populations de pucerons de blé en plein champ (Tylianakis et al., 2004). Une autre étude faite dans le cadre du projet EUCLID, a montré l'effet significatif de l'implantation de calendulas autour de plantations de salades sur le biocontrôle des pucerons par les syrphes dont la population a

largement été augmentée grâce à la présence des fleurs de calendula (non publié : Arno et al., 2019). D'autres études publiées ont également montré l'effet positif de la manipulation de l'habitat sur la performance des syrphes, comme par exemple l'effet positif des bordures de phacélies autour des champs de choux sur l'accroissement des populations de syrphes, leur potentiel de reproduction et la réduction des populations de pucerons (White et al., 1995 ; Laubertie et al., 2012). Les chrysopes et les coccinelles sont également positivement impactées par l'implantation de plantes à fleurs produisant pollen et nectar (Wäckers et al., 2012). Mais la provision de nectar et de pollen ne se fait pas seulement via l'implantation de plantes à visée non commerciale. En effet, on peut citer l'exemple de la production de nectar extra-floral par certaines plantes cultivées comme le coton ou encore les fèves ayant montrés leur effet positif sur la survie et la performance des ennemis naturels (Stapel et al., 1997 ; Baggen et al., 1999 ; Wäckers et al., 2012). Les cultures qui ne sont pas récoltées avant floraison peuvent elles aussi avoir des effets bénéfiques sur la survie et la performance des populations d'ennemis naturels en leur fournissant des hôtes alternatifs lorsque les ravageurs ne sont pas suffisamment nombreux dans les cultures cibles (French et al., 2001) ou en les approvisionnant en pollen et nectar comme le cas par exemple du colza profitant aux ennemis naturels des cultures adjacentes de blé (Macfadyen et Muller, 2013).

3.2. Gestion des habitats à l'échelle du champ et de l'exploitation

En lutte biologique par conservation, la manipulation et la gestion de l'habitat est une technique clé pour augmenter le biocontrôle. Comme défini par Gurr et al. en 2017, « *la gestion de l'habitat, également appelé « manipulation de l'habitat, a pour objectif de diminuer la densité de ravageurs, souvent via l'augmentation de l'impact des communautés d'ennemis naturels, bien que la manipulation simple de la végétation puisse avoir également un impact direct sur les herbivores. Les effets directs et indirects (médiés par les ennemis naturels) de la gestion des habitats sont référés sous les termes d'effets bottom-up (effet directs des plantes sur les herbivores) et top-down (effets indirects sur les herbivores via la mobilisation des ennemis naturels).* »

3.2.1. Gestion des plantes non cultivées

3.2.1.1. Les bandes fleuries

Les bandes fleuries sont des structures pouvant être mises en place sur les pourtours de la parcelle dans le cas plutôt de cultures annuelles (Damien et al., 2017), ou directement à

l'intérieur des parcelles en inter-rang, plus souvent dans le cas des cultures pérennes comme la vigne par exemple (Thiéry et al., 2018). Les bandes fleuries sont généralement constituées de plantes préalablement sélectionnées selon plusieurs critères, les principaux étant leur pouvoir attractif, la quantité et la qualité des ressources fournies par les plantes, leur accessibilité et leur disponibilité dans le temps (Tschumi et al., 2016 ; Van Rijn et Wäckers, 2016 ; Damien et al., 2018). Les bandes fleuries peuvent être composées de plantes annuelles afin que l'installation des bandes puisse être adaptée à l'emplacement des cultures autour desquels le biocontrôle doit être augmenté (Gurr et al., 2016 ; Tschumi et al., 2016). Le choix judicieux des espèces à planter dans une bande fleurie peut aboutir à une réduction significative des ravageurs dans le champ adjacent, comme cela a été montré par Tschumi et al. (2016) où le nombre de pucerons sur pomme de terre était inférieur et le nombre d'ennemis naturel (syrphes, coccinelles, chrysopes) supérieur lorsque la bande fleurie avait été implanté. Les auteurs ont expliqué le succès de la bande fleurie par la sélection préalable de plantes capables de fournir en quantité importante du nectar floral et extra floral, des périodes de floraison séquencées des espèces présentes permettant ainsi une mise à disposition continue des ressources nécessaires aux ennemis naturels, et une proximité des bandes fleuries aux champs adjacents (Tschumi et al., 2016). Beaucoup d'autres exemples montrant l'effet positif des bandes fleuries peuvent être cités comme l'étude de Jönsson et al. (2015) sur l'effet positif des bandes fleuries sur les abeilles, bourdons et syrphes à l'échelle du paysage, l'effet positif des bandes fleuries semées en vergers de pommiers en Angleterre sur les abeilles sauvages (Campbell et al., 2017), l'effet positif du sarrasin planter entre les rangs de vignes sur le parasitisme de la tordeuse en Nouvelle-Zélande (Berndt et al., 2002) ou encore l'effet positif des bandes fleuries sur le biocontrôle en blé (Damien et al., 2017).

3.2.1.2. Les bandes enherbées

Les bandes enherbées ont été tout d'abord installées aux abords des champs dans le but de limiter l'érosion et le lessivage des pesticides et fertilisants agricoles organiques ou inorganiques vers les zones humides (lacs, rivières, ruisseaux, étangs, mer, océan). La mise en place de ces bandes enherbées est une mesure obligatoire aujourd'hui dans 13 pays d'Europe depuis une vingtaine d'années (Badenhausser et Cordeau, 2012), avec des restrictions plus importantes en France où les bandes doivent parfois atteindre les 10m de large aux abords des ruisseaux et rivières (Amery et Schoumans, 2014). Les bandes enherbées doivent être composées de graminées et/ou d'une légumineuse (souvent du trèfle) et doit être implantée durant au moins 5 ans, avec une

coupe annuelle obligatoire et pas d'utilisation ni de fertilisants ni de pesticides (Badenhausser et Cordeau, 2012). Depuis la mise en place de ces bandes enherbées, des chercheurs se sont intéressés à l'effet qu'elles pouvaient avoir notamment sur la faune et ont constaté des effets positifs. Par exemple, Field et al. (2005) ont vu une augmentation significative de l'abondance des papillons dans les zones où se trouvaient des bandes enherbées ou encore Marshall et al. (2006) qui ont vu un effet significativement positif des bandes enherbées sur l'abondance des abeilles et des araignées Lycosidae. Une étude récente a résumé l'effet des différentes structures naturelles et semi-naturelles sur les ennemis naturels et a montré que les bandes enherbées avait le fort potentiel d'augmenter le nombre d'ennemis naturels en leur fournissant un abri et une source de proies alternatives, avec cependant beaucoup moins d'assurance quant à l'effet sur leur présence dans les champs adjacents (Holland et al., 2016).

3.2.1.3. Les haies

Les haies sont également des structures dont l'implantation est incitée par les gouvernements notamment en France où des aides sont données pour la mise en place de haies dans les exploitations agricoles (Réglementation de la PAC 2015 – 2020 sur l'implantation de SIE (Surface d'Intérêt Ecologiques) incluant les haies). La composition des haies peut être variées, les essences choisies leur conférant des caractéristiques spécifiques comme par exemple le choix d'essences plutôt grandes pour protéger les cultures du vent, ou d'essences à densité racinaire importante pour limiter l'érosion, ou encore des essences florissantes pour la fourniture de nectar et pollen pour les auxiliaires de culture et autres butineurs (Jose, 2009 ; Morandin et Kremen, 2013 ; Dainese et al., 2017a ; Sutter et al., 2018). Les avantages associés à l'implantation d'une haie sont très nombreux : elles sont un rempart efficace face à l'érosion et permettent de stabiliser les berges des rivières et ruisseaux, réduisent la pression en mauvaise herbes en capturant les graines, réduisent la pollution des eaux en diminuant le lessivage des pesticides et fertilisants organiques et inorganiques, fournissent de l'ombre aux animaux et enfin protègent et nourrissent les auxiliaires de cultures (Earnshaw, 2004). Elles sont en effet reconnues pour fournir aux ennemis naturels une source non négligeable de pollen et nectar grâce à la diversité de plantes présentes dans les haies de manière continue durant l'année (Staley et al., 2012 ; Morandin et Kremen, 2013), mais également une source de proies et hôtes alternatives (Pollard et Holland, 2006) et représente un abri pour hiverner (Pywell et al., 2005) ou contre le vent et les hautes températures (Earnshaw, 2004 ; Baudry et Burel, 2019).

3.2.2. Gestion des plantes cultivées

3.2.2.1. Push-pull

De nombreuses pratiques agricoles, via la manipulation directe de la diversité végétale cultivée, sont efficaces pour augmenter le biocontrôle (Letourneau et al., 2011). Le push-pull en est un exemple étudié depuis une trentaine d'années et particulièrement appliqué dans les zones d'agriculture de subsistance en Afrique (Cook et al., 2007 ; Khan et al., 2011). La gestion des ravageurs via l'utilisation de la stratégie du push-pull, comme son nom l'indique, est une technique qui consiste à intercaler dans les rangs de la culture d'intérêt des plantes ayant le pouvoir de repousser les ravageurs, et de placer à l'extérieur des champs des plantes capables de les attirer (Cook et al., 2007 ; Gurr et al., 2017). Le push-pull est souvent agencé en fonction des ravageurs, cependant il peut également intégrer la gestion des ennemis naturels. Le principe est d'attirer les ennemis naturels vers les zones riches en proies par la compréhension et l'utilisation des phénomènes d'émission des molécules par les plantes (HIPVs) ou des phénomènes d'attraction visuelle des ennemis naturels par les plantes (Cook et al., 2007 ; Hassanali et al., 2007). Artificiellement, des phéromones peuvent également être libérées comme par exemple des phéromones d'alarme ou anti-agrégatives (Duraimurugan et Regupathy, 2005). Les plantes qui attirent les ravageurs peuvent également stimuler les sens visuels des insectes en les attirant, et stimuler les sens olfactifs des ravageurs en émettant des molécules correspondant aux plantes hôtes des ravageurs, et des stimulants pour l'oviposition et la nutrition. De même que pour les hormones repoussantes, des hormones peuvent être placées artificiellement à l'extérieur du champ via notamment l'utilisation d'hormones sexuelles et d'agrégation (Cook et al., 2007). Le push-pull a fait ses preuves dans la gestion de plusieurs ravageurs notamment contre plusieurs types de mineuses en maïs et sorgho en culture vivrière en Afrique, mais également contre *Helicoverpa armigera* en coton, contre *Sitona lineatus* dans les cultures de haricots, contre le doryphore en culture de pommes de terre et contre le méligèthe en colza (Cook et al., 2007).

3.2.2.2. Inter cultures ou associations culturales

Les inter-cultures et associations culturales sont des techniques culturales consistant à associer dans le temps et dans l'espace et au niveau d'une parcelle agricole des cultures qui sont connues pour avoir des effets synergiques sur la croissance de l'une et de l'autre (Kebede et al., 2018). Comme pour le principe de la partie « push » du push-pull, la présence d'une autre plante peut limiter le repérage de la plante hôte par le ravageur via la dilution des molécules olfactives

émises par la plante hôte, et peut également attirer les ennemis naturels via l'émission de COVs (Sarkar et al., 2018). Généralement, les plantes incluses dans les associations culturales sont des plantes à valeur économique et donc pouvant être récoltées et c'est pourquoi cette pratique est apparemment très utilisée par les agriculteurs biologiques (Parker et al., 2013). Voici maintenant un descriptif de l'efficacité des associations culturales sur l'attraction des ennemis naturels. Les inter-cultures dont l'objectif est d'attirer les ennemis naturels consistent souvent en l'implantation de plantes à fleurs entre les rangs de la culture d'intérêt (Parker et al., 2013). Cependant, cette technique s'apparentant de très près aux principes précédemment détaillés dans l'utilisation de bandes fleuries, j'ai décidé de ne citer ici que des exemples consistant en l'association de deux plantes commercialisables. Un exemple montrant l'impact d'association de deux cultures sur la présence d'ennemis naturels est l'association de maïs et de *Vigna unguiculata* (cowpea) qui a eu un effet significativement positif sur le taux de parasitisme des œufs de différentes mineuses du maïs, allant jusqu'à des taux de 80% de parasitisme dans une expérimentation faite au Kenya (Skovgård et Päts, 2009). Un autre exemple est l'effet positif de l'association de tomates et de choux sur le parasitisme de *Plutella xylostella* par *Cotesia plutella* (Bach et Tabashnik, 1990). Les auteurs de cette étude suggèrent que la présence de tomates aurait perturbé l'orientation des ravageurs vers leur plante hôte, le chou (Bach et Tabashnik, 1990). Enfin, une étude plus récente a montré l'effet positif de l'association culturale maïs et blé sur les populations d'ennemis naturels mais également sur leur potentiel en termes de biocontrôle (Liu et al., 2017). Les associations culturales de cultures de rente peuvent donc être efficaces pour gérer le biocontrôle et augmenter la présence d'auxiliaires au champ. Cependant, il est intéressant de noter que ces manipulations ne concernent que les échelles du champ. Seulement peu d'études, qui vont être détaillées par la suite, se sont penchées sur la question de la manipulation de la diversité végétale à l'échelle du paysage.

3.2.3. Complémentarité fonctionnelle des plantes pour le biocontrôle

3.2.3.1. Définition des traits fonctionnels d'une plante

Un groupe fonctionnel (animal ou végétal) est défini par Balzan et al. (2016) comme étant un groupe d'espèces similaires, ou au moins partiellement substituables, dans leur contribution à la fourniture d'un service écosystémique spécifique, indiquant ainsi un certain niveau de redondance fonctionnelle aux sein de ces espèces (Balzan et al., 2016). La gestion de l'habitat via la manipulation de la richesse végétale s'est souvent traduite pas une simple augmentation de la diversité d'espèces végétales. Or, comme défini précédemment, il est possible qu'un

même groupe d'espèces ait la même fonction et ne fournisse donc pas de ressources suffisamment variées pour maintenir les ennemis naturels dans un milieu agricole. La diversité de fonction des plantes peut se traduire par la diversité morphologique de celles-ci (Cortesero et al., 2000). Par exemple, les plantes peuvent apporter un abri aux insectes via la formation de domatias permettant aux prédateurs de s'y abriter, engendrant un biocontrôle efficace et un accroissement des rendements (Cortesero et al., 2000). D'autres traits morphologiques peuvent également augmenter l'accessibilité des proies ou hôtes aux ennemis naturels comme par exemple la pubescence des feuilles, la présence de trichomes, la surface cireuse des feuilles ou la dureté des feuilles (Grevstad and Klepetka, 1992 ; Cortesero et al., 2000). La chimie de la plante constitue également un facteur de diversification fonctionnelle des plantes (De Bello et al., 2010). D'autres critères choisis par exemple par Uyttenbroeck et al. (2015) pour composer des systèmes de bandes fleuries à diversité fonctionnelle haute étaient la couleur de la fleur, sa classe (selon la classification de Müller, 1881), la réflexion des UVs par la corolle et la fleur elle-même, la date et la durée de floraison ainsi que la taille de la plante (Uyttenbroeck et al., 2015).

De nombreux critères fonctionnels sont basés spécifiquement sur la morphologie de la fleur (Balzan et al., 2016), celle-ci fournissant les ressources en pollen et nectar nécessaires à la survie de nombreux ennemis naturels. Les critères morphologiques de la fleur sont des critères principalement basés sur l'accessibilité au pollen et au nectar par les différents groupes d'ennemis naturels, différant eux même par la morphologie de leur partie buccale. Van Rijn et Wäckers ont beaucoup étudié l'effet de la morphologie des fleurs et leur impact sur l'accessibilité au nectar et ont par exemple montré que la convenance des fleurs aux syrphes était significativement liée à la profondeur de celles-ci, les fleurs sélectionnées par les syrphes étant les moins profondes et appartenant principalement à la famille des Apiacées (Van Rijn et Wäckers, 2016). Une autre étude a également montré que la profondeur de la fleur ainsi que l'ouverture de la corolle étaient des facteurs déterminants la capacité des parasitoïdes à se nourrir (Vattala et al., 2006).

3.2.3.2. Intérêts de la sélection fonctionnelle

Il existe donc de très nombreux critères afin de déterminer l'adéquation de la fonctionnalité de certaines plantes aux besoins des ennemis naturels. Des chercheurs se sont penchés sur cette question, et ont tenté de manipuler les habitats et la diversité fonctionnelle des plantes afin d'augmenter le biocontrôle. Balzan et al. (2016) ont choisi de diversifier la fonctionnalité d'une

bande fleurie en culture de tomate en ne jouant que sur la morphologie des plantes (Apiacées, Fabacées ou les deux) et ont trouvé que la présence de bandes fleuries était significativement positive pour l'abondance des ennemis naturels, mais peu de différences cependant étaient visibles entre les différentes bandes, la fonctionnalité n'ayant donc pas un grand impact sur la présence des ennemis naturels (Balzan et al., 2016). La diversité florale expérimentée par Uyttenbroeck et al. (2017) et testée sur la diversité des pollinisateurs n'a montré aucun effet, ni sur la richesse des pollinisateurs, ni sur leur diversité. Les auteurs expliquent que ce résultat peut provenir du fait que les pollinisateurs dont la niche d'alimentation est restreinte auraient pu être perturbés voire désavantagés par tant de diversité, rendant ainsi les bandes fleuries à haute diversité moins attractive pour eux, et réduisant ainsi la richesse des pollinisateurs seulement aux espèces plus poly-niches (Uyttenbroeck et al., 2017). De manière intéressante, une autre étude ayant testé l'effet de la diversification fonctionnelle des plantes sur des pollinisateurs et ennemis naturels, a montré que les fréquences de visites des bourdons et des syrphes n'étaient pas différentes des zones où la diversité fonctionnelle est plus haute (Campbell et al., 2012).

Il semblerait donc qu'apporter de la diversité fonctionnelle n'est pas nécessairement un moyen d'augmenter la pollinisation ou le biocontrôle. Les insectes dépendant de certains traits morphologiques des fleurs, la diversification semble plutôt perturber l'efficacité de recherche, en tout cas lorsque la diversité sur une zone restreinte est fortement augmentée. Fahrig et al. (2010) proposent d'évaluer l'effet de la diversité fonctionnelle à une plus grande échelle, celle du paysage. Ils définissent la diversité fonctionnelle du paysage comme étant un paysage contenant une diversité variable d'occupation de sol, ces occupations pouvant satisfaire des besoins spécifiques d'espèces ou groupes d'espèces (Fahrig et al., 2011). C'est une application des mêmes principes mais à une plus grande échelle, et donc avec des surfaces, caractérisées par une fonction unique, plus grandes. Cependant, bien que le nombre d'études sur l'effet de la diversité du paysage sur les ennemis naturels est très important, pour l'instant le terme d'hétérogénéité fonctionnelle du paysage n'est pas encore réutilisée afin de définir la caractéristique d'un paysage.

3.3. Evaluation et gestion des habitats à l'échelle du paysage

3.3.1. Définition du paysage

Le terme de paysage n'est pas évident à définir et comporte plusieurs définitions. Par exemple, Turner et al. (2001) définissent le paysage comme étant une aire spatialement hétérogène au

regard d'au moins un facteur d'intérêt. La convention européenne elle le définit comme étant une aire, perçue par les humains, dont les caractéristiques sont le résultat des actions et interactions des humains et/ou de facteurs naturels (biotique ou abiotique). De manière plus complexe, le paysage est défini par l'office fédéral de l'environnement suisse comme comprenant tous les espaces à l'intérieur ou en dehors des frontières humaines et résultant des interactions dynamiques entre des variables naturelles – roche mère, sol, eau, air, climat, faune et flore – et des facteurs culturels, sociaux et économiques. Dans le cadre de cette étude nous nous intéresserons tout particulièrement au paysage agricole que l'on peut définir comme une aire, délimitée par un rayon dont le centre est une zone d'intérêt agricole, et dans laquelle interagissent les humains, la faune et la flore. L'évaluation d'un paysage agricole peut se baser sur des critères écologiques, sociaux et économiques mis en interaction ou non, via l'utilisation de métriques paysagères de composition et de configuration.

3.3.2. Pertinence de l'échelle d'étude du paysage

Les paysages agricoles, dû à l'uniformisation des pratiques, se sont extrêmement simplifiés et par conséquent perdent un grand nombre de fonctionnalités, écologiques particulièrement (Landis, 2017). Or, les actions individuelles des agriculteurs, à l'échelle de quelques parcelles ou de l'exploitation entière, n'est pas une échelle d'action suffisante pour permettre une gestion d'ensemble de la fonctionnalité des paysages (Schneider et al., 2014). Pour une efficacité généralisée, la gestion de la biodiversité devrait être faite à l'échelle du paysage, et modulée par une communication efficace entre chaque acteur du monde agricole (Landis, 2017). Des décisions à l'échelle du territoire ont déjà été prises, comme par exemple la réforme du verdissement de la PAC de 2013 finançant chaque initiative des pays membres visant à protéger l'écosystème (implantation de haies ou bandes fleuries, diversification des cultures, etc.) (PAC, 2013). Or, comme le montre un rapport spécial de la cour de comptes européenne sur l'échec écologique du verdissement de la PAC, il est estimé que cette mesure n'a entraîné des changements des pratiques agricoles que sur 5% des terres agricoles européennes (Cour des comptes européenne, 2017). Les auteurs de ce rapport mettent en cause le fait que la Commission Européenne n'a pas fixé d'objectifs environnementaux clairement définis et suffisamment ambitieux lors de la mise en place des paiements verts, les paiements n'étant ainsi qu'une mesure d'aide au revenu des agriculteurs (Cour des comptes européenne, 2017). De nombreux concepts proposant de préserver ou augmenter les services de biocontrôle à l'échelle du paysage ont été cités par Landis (2017) suivant des études publiées ces 15 dernières années.

Ces concepts mettent en avant entre autre l'importance de maintenir l'hétérogénéité du paysage agricole et la gestion conjointe de la composition et de la configuration du paysage (Holzschuh et al., 2010 ; Fahrig et al., 2011 ; Perović et al., 2015). D'autres auteurs mettent en avant l'importance de la connectivité du paysage (Fischer et al., 2006), de l'approvisionnement continu des ressources (Schellhorn et al., 2015), de la réduction de la taille des champs (Fahrig et al., 2015) ou encore la gestion des évènements perturbateurs (plantation, traitement, récolte) en fonction des dynamiques de populations d'insectes (Fischer et al., 2013). Les leviers d'action à l'échelle du paysage sont donc nombreux et leurs potentiels grands, mais demanderont à être mis en place dans le cadre d'une coordination efficace entre chaque acteur du domaine agricole afin que les décisions prises soient efficaces.

3.3.3. L'écologie du paysage

3.3.3.1. Définition et utilisation de la discipline

L'écologie du paysage est un champ d'étude interdisciplinaire qui associe l'étude de l'architecture du paysage, les réglementations associées à ce paysage ainsi que sa gestion. Chacune de ces disciplines étudient des processus environnementaux complexes à différentes échelles temporelles et spatiales. D'après Wu (2013), faisant le résumé de 30 ans de recherche dans la discipline de l'écologie du paysage entre 1983 et 2013, les sujets les plus traités en écologie du paysage sont les suivants : 1) développement du concept de mosaïque paysagère et impact sur les populations, communautés et processus écosystémique, 2) fragmentation et connectivité du paysage, 3) compréhension de l'importance des échelles paysagères, 4) modélisation paysagère et dynamique spatiale, 5) impact de l'utilisation du paysage par l'homme et des différentes occupations du sol, 6) histoire du paysage et héritage, 7) interactions entre le changement climatique et le paysage, 8) les services écosystémiques dans un paysage en changement, 9) adéquation du paysage aux besoins de l'écosystème environnemental et de l'écosystème humain, et 10) évaluation des limites des moyens développés pour l'étude du paysage. Dans le cas de cette thèse, les thèmes étudiés sont l'évaluation de l'adéquation du paysage aux besoins des hommes, de la faune et de la flore via l'appréciation de l'impact de différents types de paysages agricoles sur les services écosystémiques.

3.3.3.2. Composition et configuration d'un paysage

Les manières d'évaluer différents processus écologiques et l'impact des pratiques agricoles sur ceux-ci à l'échelle du paysage sont très variées (Mc Garigal, 2014). La composition et la

configuration du paysage sont les deux métriques principalement utilisées dans le cas où l'on travaille sur des cartes catégorielles (Mc Garigal, 2014). La composition du paysage est une métrique simple à quantifier et fait référence à la variabilité et l'abondance des différents attributs paysagers (Cushman et al., 2008 ; Mc Garigal, 2014). Selon la question posée, les définitions de composition du paysage peuvent varier en fonction des objets d'étude ; elle peut être définie comme étant la proportion relative de zones naturelles et de zones cultivés dans le paysage entourant le champ échantillonné (Bianchi et al., 2006 ; Veres et al., 2013 ; Karp et al., 2018), le types d'utilisation des habitats dans les paysages (Rodewald et Yahner, 2001), etc. Les métriques principalement utilisées lorsque l'on s'attache à définir le paysage par des composantes de composition sont les suivantes : la proportion de chaque classe d'occupation du sol, la richesse du paysage qui équivaut simplement aux nombre d'occupation de sol différent, l'équitabilité qui autrement dit est l'abondance relative de ces différentes occupations du sol au sein du paysage étudié et enfin, la diversité également appelée indice de Shannon ou Simpson, qui est une mesure composite de la richesse et de l'équitabilité (Cushman et al., 2008 ; Mc Garigal, 2014).

La configuration du paysage est une mesure beaucoup plus complexe à quantifier. Elle fait référence aux caractéristiques spatiales du paysage étudié en mesurant les arrangements, positions et orientation des patches paysagers (Cushman et al., 2008 ; Mc Garigal, 2014). Les métriques de configurations sont très nombreuses et les façons de les mesurer également (Cushman et al., 2008) ce qui peut complexifier davantage l'interprétation des métriques utilisées. Les métriques communément utilisées sont les suivantes : la distribution et la densité de la taille des patches, la complexité de la forme du patche souvent mesurée via l'abondance relative de périmètre par unité d'aire, l'aire du centre qui fait référence à l'aire intérieure d'un patche après élimination d'un tampon prédéfini relatif à la bordure du patche, des métriques d'isolation ou de proximité, des métriques de contrastes entre les patches, des métriques de dispersion des patches, des métriques de fragmentation des patches et enfin des métriques de connectivité des patches (Mc Garigal, 2014).

Bien que l'utilisation des métriques de composition soient plus simples à utiliser et à interpréter, de nombreuses études ont soulignées l'importance de combiner ces deux types de métriques afin d'évaluer de manière complète l'effet du paysage sur les écosystèmes (Holzschuh et al., 2010 ; Fahrig et al., 2011 ; Perović et al., 2015 ; Martin et al., 2016). Comme défini par Fahrig et al. (2011), les relations entre biodiversité et hétérogénéité du paysage ne peuvent être mesurées que par l'étude conjointe de métriques de composition et de configuration du paysage.

Holzschuh et al. (2010) ont également mentionné que la décorrélation des métriques de compositions et configurations dans l'étude des services écosystémiques à l'échelle des paysages est impossible, ces deux facteurs étant souvent hautement confondus. Une illustration de l'intégration d'une complexité de composition et de configuration est donnée par la figure 3.

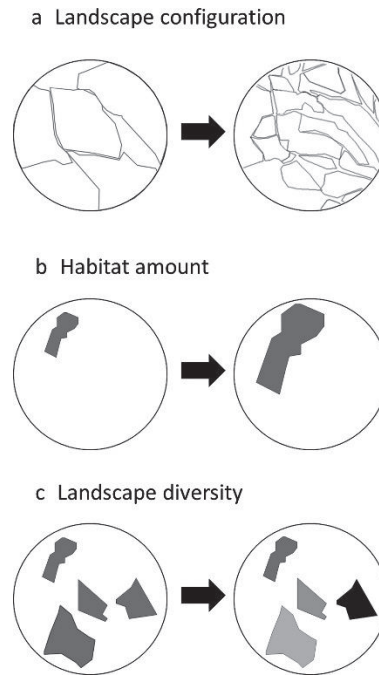


Figure 3. Représentation schématique du changement de la configuration du paysage (a), d'une quantité d'habitats (composition) (b) et d'une combinaison d'une complexité de composition et configuration du paysage (c). D'après Martin et al., 2016

3.3.4. Importance des zones naturelles en paysage agricole

3.3.4.1. Apport continu en ressources complémentaires

L'importance des zones semi-naturelles en paysage agricole a été mise en avant depuis plus d'une dizaine d'années. Les zones semi-naturelles sont définies comme étant des espaces exempts d'interventions humaines comme les forêts, les haies, les friches ou jachères, les bandes fleuries ou enherbées. Ces catégories sont souvent séparées en deux : les habitats semi-naturels boisés (forêt et haies) et herbacés (bandes enherbées et fleuries en bordure de champ, bordures de routes, jachère, prairies) (Bianchi et al., 2006). Ainsi, les études s'intéressant à l'effet de la diversité des paysages agricoles opposent les habitats complexes aux habitats simples. Les habitats complexes, comme défini par Bianchi et al. (2006), sont des habitats avec une très forte proportion d'habitats naturels et semi-naturels, tandis que les habitats simples

sont les habitats contenant moins de ces zones semi-naturelles et donc par conséquence majoritairement composés de parcelles cultivées. La présence d'habitats semi-naturels a fortement été prouvée comme étant positive pour le maintien des populations d'ennemis naturels et la réduction des ravageurs de culture (Bianchi et al., 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Veres et al., 2013). En effet, Bianchi et al. (2006) ont montré via une revue de 24 articles publiés entre 1990 et 2005, ayant questionné l'impact d'une augmentation des zones semi-naturelles sur la présence des ennemis naturels et des ravageurs de culture, que dans 74% des cas, le nombre d'ennemis naturels dans les champs étudiés était plus important lorsque les zones semi-naturelles étaient plus présentes. Ils ont également montré que dans 45% des cas, le nombre de ravageurs était inférieur lorsque les zones semi-naturelles étaient plus abondantes (Bianchi et al., 2006). L'effet positif des zones naturelles était, dans 80% des cas, associé à la présence d'habitats enherbés, et dans 71% des cas associé à la présence d'habitats boisés (Bianchi et al., 2006). Cet effet positif est attribué par les auteurs à la présence potentiellement très importante de sources de nourriture diversifiées telles qu'évoqué précédemment, le pollen, le nectar, des hôtes et proies alternatives, mais également à la présences d'abris lors d'évènements perturbateurs ou pour l'hibernation (Tschardt et al., 2005 ; Bianchi et al., 2006).

Une autre revue scientifique, également basée sur 24 études publiées entre 1993 et 2008 et provenant d'Europe de l'Ouest et d'Amérique du Nord, a montré que la proportion d'habitats semi-naturels avait un effet clairement positif sur le biocontrôle (Veres et al., 2013). Cependant, les auteurs soulignent que cet effet n'était pas permanent et que les exceptions pouvaient être dues aux différents modes de gestion des espaces agricoles, les zones agricoles où la gestion à faibles intrants pouvant être des zones adaptées au bon développement des ennemis naturels (Veres et al., 2013). Les auteurs de cette dernière étude ont également montré qu'il n'y avait aucun effet clair de la proportion d'éléments naturels et semi-naturels sur l'abondance des ravageurs (Veres et al., 2013).

Une méta-analyse ayant évalué l'effet de la complexité du paysage agricole sur 46 études scientifiques a également conclu que les ennemis naturels avaient une réponse significativement positive à l'augmentation de la proportion des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles (Chaplin-Kramer et al., 2011). De manière intéressante, la réponse des ennemis naturels n'est pas la même selon l'échelle étudiée : en effet, les ennemis naturels généralistes sont influencés par la complexité du paysage à toutes les échelles (de 500m à 5km), tandis que les ennemis naturels spécialistes sont influencés par la complexité du paysage à de

petites échelles, suggérant ainsi que les ennemis naturels généralistes seraient plus à même d'utiliser les ressources sur une échelle plus grande (Chaplin-Kramer et al., 2011).

3.3.4.2. Continuité spatiale et temporelle des ressources et notion de spillover

La continuité spatiale et temporelle des ressources est un facteur très important à prendre en compte dans l'étude de la dynamique écologique des populations d'insectes et leur gestion (Tscharrntke et al., 2005 ; Lu et al., 2012). Cette continuité spatiale et temporelle des ressources est un des avantages attribués aux habitats dits complexes. En effet, la présence de zones naturelles augmente la probabilité qu'il y ait un nombre de plantes à floraison décalée offrant ainsi aux ennemis naturels une source continue de pollen, nectar et hôtes ou proies alternatives dans le temps. Les zones naturelles en proximité des zones cultivées représentent également un abri lors d'évènements perturbateurs tels que les traitements, les plantations et les récoltes (Tscharrntke et al., 2005 ; Welch et Harwood, 2014). Comme montré dans une étude menée par Alignier et al. (2014), la présence de syrphes en début de période culturale était significativement corrélée à la présence d'habitats naturels boisés en proximité des champs de blé étudiés, les habitats naturels étant supposés offrir un abri pour hiverner, et significativement corrélés à la présence de haies et zones herbacées en milieu de période culturale, supposées augmenter la mobilité des syrphes entre les différentes zones cultivées (Alignier et al., 2014). Parallèlement, les auteurs ont observé que les parasitoïdes, qui ne volent pas sur de longues distances, profitaient de manière significative de la présence d'habitats semi-naturels en fin de printemps sur de petites échelles spatiales, soulignant ainsi l'importance des ressources florales potentiellement fournies par les habitats herbacés (Alignier et al., 2014).

L'importance de la continuité spatiale et temporelle des ressources fournie par les habitats semi-naturels a été mise en avant notamment via l'évaluation d'un phénomène appelé « spillover » ou débordement en français. Le spillover est l'exportation d'une population d'insectes d'un patche vers un autre, suite à une croissance forte de la population (Tscharrntke et al., 2005). De nombreuses études ont en effet montré le spillover d'ennemis naturels d'un habitat vers un autre en fonction de la saison culturale (Rand et al., 2006 ; Blitzer et al., 2012 ; Lu et al., 2012 ; Bortolotto et al., 2016). Par exemple, Rand et al. (2006) prédit que la variation spatiale et temporelle de la disponibilité en ressources devrait fortement influencer la direction et l'ampleur des déplacements de populations des ennemis naturels. Une revue bibliographique a montré que de nombreuses études ont mis en avant l'importance du spillover des ennemis naturels des zones naturelles vers les zones cultivées, mais également du spillover inverse des

zones cultivées vers les zones naturelles adjacentes (Blitzer et al., 2012). C'est via ce phénomène que l'on retrouve une quantité plus importante d'ennemis naturels proches des bordures de champs adjacent aux zones naturelles que au centre des champs cultivés (par exemple Bortolotto et al., 2016). Enfin, une étude a montré que le spillover des ennemis naturels peut se faire d'une zone cultivée à une autre lorsque les pratiques effectuées dans une zone cultivée, par exemple ici lorsque le Coton Bt crée une zone sans traitements pesticides, sont propices au développement de la population d'ennemis naturels qui ensuite vont chercher de la nourriture dans les champs adjacents, ici en maïs (Lu et al., 2012).

L'existence de zones refuges (habitats semi-naturels ou parcelles non traitées), lorsqu'elles sont placées en proximité des zones cultivées et lorsqu'elles sont présentes de manière continue dans le temps, permettent d'augmenter le biocontrôle dans les champs adjacents.

3.3.5. Avis controversés sur l'impact des zones naturelles en paysage agricole sur les ennemis naturels

Les études de l'effet positif des habitats semi-naturels sur les ennemis naturels et le biocontrôle sont donc très nombreuses. Cependant, comme évoqué précédemment dans l'étude de Bianchi et al. (2006), l'effet positif des zones naturelles n'est pas constant, l'effet étant parfois neutre pour 21% des cas voire même inverse dans 5% des cas, où l'activité de biocontrôle des ennemis naturels était plus important en zones dites simplifiée (dominée par les zones cultivées) (Bianchi et al., 2006). Une étude très récente ayant évalué l'effet des zones semi-naturelles sur un total de 132 études a montré une très forte inconstance des résultats ne permettant pas de conclure de manière claire sur l'effet positif des zones semi-naturelles en paysage agricole (Karp et al., 2018). En effet, sur chaque variable, abondance des ravageurs et ennemis naturels, taux de prédation, quantité de dégâts fait sur la culture et rendements, la quantité d'habitats naturels et semi-naturels n'engendrait pas d'effets clairement positifs (Karp et al., 2018). Ce résultat est simplement attribué à la complexité de la relation tri-trophique entre les plantes cultivées, les ravageurs et les ennemis naturels (Karp et al., 2018). Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer les variations de résultats, en voici quelques exemples.

3.3.5.1. Instabilité de l'effet selon les conditions et la temporalité des relevés

Une des raisons évoquées par les auteurs afin d'expliquer l'instabilité de l'effet des zones naturelles sur les insectes est l'effet potentiel de la gestion locale des habitats (Karp et al., 2018). En effet, l'utilisation intensive d'intrants chimiques, un travail du sol trop profond ou encore

l'utilisation de variétés sensibles peut différer selon les régions et avoir un impact très fort sur les populations d'ennemis naturels et ravageurs (Tscharntke et al., 2016). Un exemple intéressant est celui de l'étude de Lu et al. (2012) où les auteurs montrent que l'utilisation réduite de pesticides suite à l'utilisation de coton Bt en Chine a permis une augmentation du nombre d'ennemis naturels et une diminution du nombre de ravageurs dans ces zones. L'étude montre même un transfert actif de ces ennemis naturels vers les cultures adjacentes suggérant le bénéfice que pourraient tirer les cultures adjacentes du biocontrôle de ces ennemis naturels (Lu et al., 2012).

Ajouté à cet effet de la conduite des cultures, l'étude de Karp et al. (2018) ayant été réalisée sur une zone géographique très étendue (Amérique du Nord et du Sud, Europe, Afrique, Asie et Océanie), les auteurs suggèrent que la variabilité des résultats a sûrement pu être influencée par la variabilité du climat. Un effet des conditions météorologiques peut en effet fortement influencer l'abondance des ennemis naturels comme cela a été montré par Schmidt et Tscharntke (2005). Les auteurs ont mis en avant une décorrélation totale entre l'abondance des araignées relevées et les habitats semi-naturels durant une année où la pluie a été très importante. De manière intéressante, les deux autres années durant lesquelles aucune perturbation météorologique n'avait été relevé, les araignées étaient fortement et positivement influencées par la présence d'habitats semi-naturels (Schmidt et Tscharntke, 2005).

Enfin, comme évoqué ci-dessus, les insectes ont des cycles très spécifiques tout au long de l'année culturale et peuvent selon la période être à un pic de population ou au contraire être à un niveau de population très bas (Welch et Harwood, 2014 ; Karp et al., 2018). De plus, comme évoqué par Welch et Harwood (2014), les ennemis naturels et les ravageurs montrent souvent une dynamique de population opposée et variable sur l'année culturale. Or les relevés ayant été réalisés à un moment figé dans le temps (Karp et al., 2018), il est possible que les relevés aient été réalisés au moment par exemple où les ennemis naturels sont à un niveau faible de population, ou au contraire très haut et les ravageurs par conséquent bas.

3.3.5.2. Impact des guildes d'arthropodes sur leur réponse aux habitats naturels

Un point très important soulevé par les auteurs est la variabilité des réponses que peuvent avoir les insectes en fonction de l'environnement (Karp et al., 2018). En effet, les variables utilisées lors de cette étude n'étaient pas spécifiques aux espèces (par exemple, l'abondance globale des ravageurs) or les arthropodes ont des besoins très différents (Karp et al., 2018). Par exemple, il arrive que les carabes restent dans les bordures de forêts sans coloniser les champs, pouvant

ainsi résulter en une prédation réduite à l'intérieur des champs (Tschardt et al., 2016). Purtauf et al. (2005) ont en effet mis en avant l'effet controversé des habitats naturels sur les groupes trophiques auxquels appartiennent les carabes. Les groupes de carabes identifiés - carnivores, phytophages et omnivores – étaient soit très négativement affectés par la réduction des zones semi-naturelles (carnivores), soit moyennement affectés (phytophages), soit non impactés (omnivores) (Purtauf et al., 2005). Les auteurs expliquent ce phénomène par l'effet du rang trophique auxquels appartiennent les carabes et donc par la dépendance des rangs supérieurs (carnivores) aux contraintes spatiales affectant les sources de nourriture de ces populations (Purtauf et al., 2005). L'étude de Martin et al. (2016) montre également que l'effet positif des habitats semi-naturels n'a été prouvé dans leur étude que pour les populations de carabes, et ont parallèlement trouvé des effets négatifs des habitats semi-naturels sur les parasitoïdes et pas d'effets sur les araignées, les staphylins et les syrphes.

3.3.5.3. Importance de la configuration du paysage sur les arthropodes

Un autre facteur influençant la dynamique de population des ennemis naturels qu'évoquent les auteurs de l'étude menée par Karp et al. (2018) est l'effet de la configuration des paysages. Dans cette étude la configuration du paysage n'a pas été prise en considération or il est très probable que celle-ci ait pu avoir un effet sur les ennemis naturels, couvrant ainsi les effets de la composition du paysage et par conséquent l'effet de la proportion d'habitats naturels (Karp et al., 2018). En effet, quelques études ont montré l'effet dominant qu'avait la configuration des paysages sur la composition. Par exemple, une étude menée par Martin et al. (2016) a montré l'importance de la complexité de la configuration du paysage sur de nombreux ennemis naturels, montrant l'importance d'un paysage fractionné dont les interfaces entre les habitats sont nombreuses afin de faciliter la circulation des ennemis naturels entre les zones naturelles et les zones cultivées (Martin et al., 2016). L'étude montre même que les effets du paysage sur les ennemis naturels étaient principalement dû aux facteurs de configuration du paysage mais pas aux habitats semi-naturels (Martin et al., 2016). Enfin, une autre étude a montré que la configuration du paysage avait des effets plus importants que la quantité d'habitats semi-naturels (Bailey et al., 2010). Cette même étude a montré que les effets du paysage étaient différents selon l'espèce considérée, l'araignée ayant été impactée négativement par une forte isolation des patches ressources, tandis que les carabes n'étaient pas affectés (Bailey et al., 2010)

OBJECTIFS ET PROBLEMATIQUE DE LA THESE

La croissance de la population mondiale constitue un des premiers enjeux sociaux auquel fait face l'agriculture (Lee, 2011), cette croissance étant attribuée principalement aux progrès technologiques permettant un accès facile aux soins et à une nourriture abondante et à bas prix. De plus, de nombreux progrès sont encore à faire notamment dans le rééquilibrage de la distribution des ressources alimentaires mondiale et des terres agricoles (Shepard et Anuradha, 2009). Enfin, les problèmes grandissants de santé publique dû à l'utilisation abusive de produits phytosanitaires (Forkuoh et al., 2018 ; Jokanovic, 2018 ; Wahlang, 2018 ; Zhang et al., 2019) représentent également aujourd'hui un enjeu majeur social que l'agriculture doit relever.

La dépendance des agriculteurs à la fluctuation des prix du pétrole, dont l'agriculture dépend fortement, est un des enjeux économiques à relever aujourd'hui. En effet, l'agriculture moderne est basée sur l'utilisation intensive de produits phytosanitaires et d'engins motorisés rendant les agriculteurs dépendant de la variabilité des prix du pétrole (Adler et al., 2007 ; Natalia et Robert, 2016). L'instabilité du prix des denrées agricoles, la libéralisation du marché agricole (Headey et Fan, 2008 ; Gilbert et Morgan, 2010 ; Bhukuth et al., 2019) ainsi que la mondialisation faisant apparaître de nouvelles espèces invasives dans les champs agricoles (Pimentel et al., 2005 ; Paini et al., 2016) ont enfermé les agriculteurs dans une situation de dépendance et de blocage face aux produits phytosanitaires rendant la transition vers de nouvelles méthodes difficiles (Guichard et al., 2017).

La modernisation des techniques agricoles, enfin, a engendré de nombreux dégâts environnementaux. En effet, on assiste depuis quelques années à une uniformisation du schéma agricole (Harwood, 2018) basé sur la monoculture, la spécialisation des régions et l'utilisation de produits phytosanitaires. Cette uniformisation a eu pour conséquence une perte significative de la biodiversité de la faune (Lew et al., 2009 ; Godfray et al., 2014 ; Hallmann et al., 2014 ; Tejada et al., 2015 ; Heimbach et al., 2017), de la flore (Marshall, 2001 ; Boutin et al., 2014 ; Bretagnolle et Gaba, 2015) et des conséquences sur la pollution de l'environnement à tous les niveaux (sol, air et eau) (Howarth et al., 2002 ; Thornton, 2010 ; Ilea, 2009 ; Ali et al., 2018 ; Carazo-Roja et al., 2018 ; Craddock et al., 2019).

Des propositions aujourd'hui sont faites quant aux alternatives que l'on peut utiliser en agriculture intensive, notamment en agriculture intégrée basée entre autre sur des principes de diversification des cultures et de réduction de l'utilisation de produits pesticides (Rose et al.,

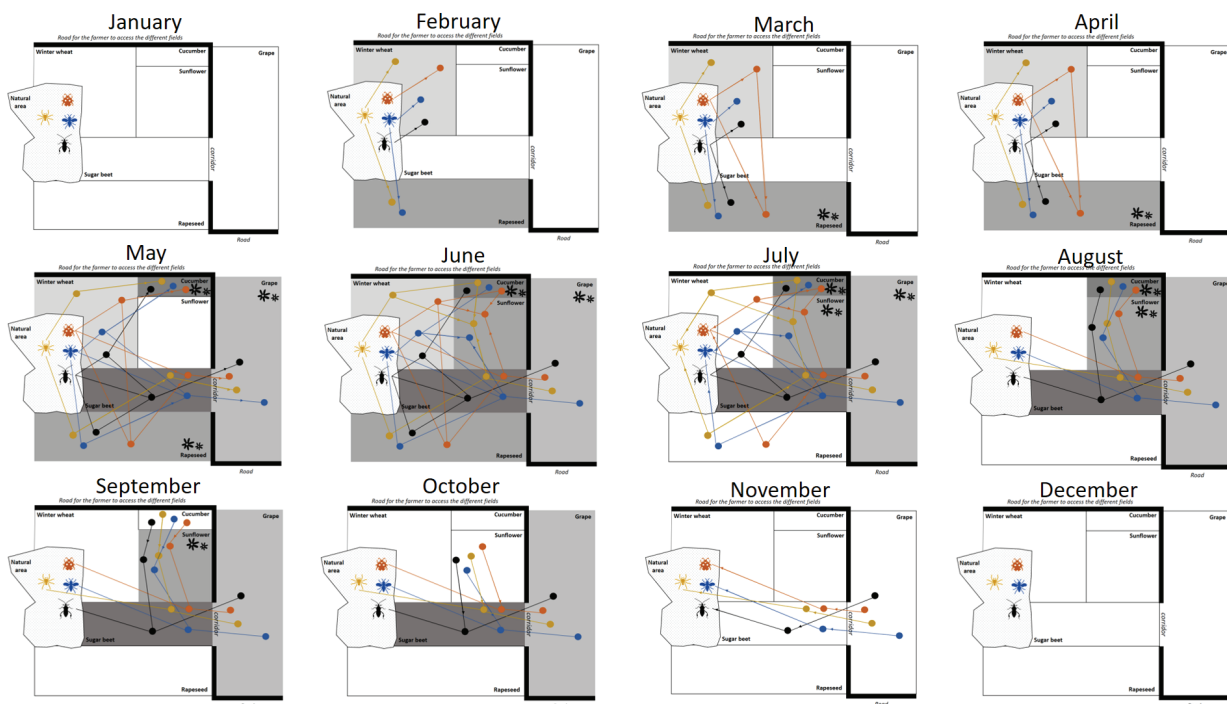
2019). La diversification des cultures a de nombreux avantages agronomiques (Schaller, 2012), notamment celui d'augmenter la biodiversité des insectes et le biocontrôle par les ennemis naturels (Letourneau et al., 2011). La modulation de la diversité végétale dans le but de maintenir les ennemis naturels dans un environnement agricole est une technique appelée lutte biologique par conservation, lutte à laquelle nous allons particulièrement nous intéresser dans cette thèse. La lutte biologique par conservation se base sur l'efficacité de biocontrôle (Pimentel et al., 1997) et la présence et la diversité des ennemis naturels (Smart, 1995 ; Fraval et Silvy, 1999 ; Sabbahi, 2008 ; Gras et al., 2016 ; Buttimer et al., 2017 ; Mota et al., 2017), principalement les ennemis naturels de type arthropodes (Godfray, 1994 ; Fraval et Silvy, 1999). Les besoins (Landis et al., 2000) et comportements très variés des ennemis naturels (Uetz, 1992 ; Vet et Dicke, 1992 ; Lövei et Sunderland, 1996 ; Evans, 2003 ; Raki et al., 2009 ; Roh, 2013) font de la diversification végétale une réponse efficace à leur maintien dans les zones agricoles. La diversification végétale peut se faire à l'échelle de la parcelle et de l'exploitation via la diversification des cultures au sein d'une parcelle ou via l'implantation de structures agroécologique (haies, bandes fleuries et enherbées) (Cook et al., 2007 ; Letourneau et al., 2011 ; Parker et al., 2013 ; Tschumi et al., 2016 ; Damien, 2018). Mais la diversification peut également être modulée à l'échelle du paysage (Landis, 2017) notamment via la préservation de la quantité et de la connexion des zones semi-naturelles connues pour leurs effets très positifs sur les ennemis naturels et le biocontrôle (Tschardt et al., 2005 ; Bianchi et al., 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Veres et al., 2013 ;).

Cependant, des études récentes ont mis en avant les effets instables des habitats semi-naturels sur les auxiliaires de cultures, sur les ravageurs et sur le biocontrôle (Tschardt et al., 2016 ; Karp et al., 2018 ;). Ajouté à cela, les effets potentiels de transfert de ravageurs dus à la présence d'habitats semi-naturels en proximité des cultures (Tschardt et al., 2016) rendent l'adoption de telles pratiques difficilement acceptable par les agriculteurs (Meynard et al., 2013 ; Wezel et al., 2014). Enfin, le besoin grandissant en nourriture dus à une population mondiale toujours croissante et l'augmentation des besoins en terres agricoles qui en résulte (Tilman et al., 2011) ne permettront pas d'augmenter la mise en place de zones agricoles non-productives, telles que les zones naturelles (forêts) mais également les plantes non-cultivées (haies, bandes fleuries et enherbées).

La question de la diversification des cultures à l'échelle du paysage a été abordée récemment, via notamment des études d'opinion (Vasseur et al., 2013 ; Schellhorn et al., 2015), des études socio-économiques prospectives identifiant les freins d'une diversification des assolements

agricoles en France (Schaller, 2012 ; Meynard et al., 2013) et plus récemment encore des études expérimentales en pleins champs posant la question de l'effet de la diversité cultivée à l'échelle du paysage (Martin et al., 2016 ; Bousem Baillod et al., 2017 ; Hass et al., 2018 ; Redlich et al., 2018). Ainsi, nous allons essayer lors de cette thèse de répondre aux questions suivantes : 1/ est-ce que l'augmentation de la diversité des cultures, dans l'espace et dans le temps, permettrait une augmentation de l'abondance des ennemis naturels ? 2/ Et est-ce que cette augmentation de l'abondance des ennemis naturels engendrerait une efficacité accrue de biocontrôle des ravageurs par les ennemis naturels ? Les hypothèses faites derrière cette question sont 1/ que l'augmentation de la diversité des plantes cultivées permettrait aux ennemis naturels d'accéder à des ressources en nourriture diversifiées (pollen, nectar, proies et hôtes alternatives). 2/ Cet accès à des sources de nourriture diversifiées permettrait aux ennemis naturels de maintenir leur population à un nombre suffisant pour exercer aux champs un biocontrôle efficace. 3/ La continuité spatiale et temporelle des ressources permettrait également aux ennemis naturels de se maintenir dans un espace et exercer ainsi un biocontrôle efficace sur toute l'année culturale réduisant ainsi la pression des ravageurs sur les cultures et, in fine, la dépendance des agriculteurs aux pesticides (figure 4).

Dans le but de répondre de manière complète à la question posée, cette étude sera constituée d'une première partie questionnant la faisabilité économique et sociale du système proposé, suivie d'une seconde partie constituée de 4 chapitres mettant en application la question à 4 échelles différentes de temps et d'espace. Le premier chapitre pose la question de la diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de l'individu afin d'étudier, de manière contrôlée en laboratoire, les effets de cultures fonctionnellement différentes sur le comportement du prédateur généraliste *Harmonia axyridis* (Pallas) et sur le biocontrôle de plusieurs espèces pucerons. Le chapitre 2 étudiera la diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la population, mettant en avant l'effet du système sur la dynamique de population du prédateur omnivore *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) et sur le biocontrôle d'œufs de lépidoptères en condition contrôlée sous serre. Le chapitre 3 décrira les expérimentations mises en place dans une station expérimentale et visera à comprendre les effets de la diversité des plantes cultivées à l'échelle du champ sur l'abondance des ennemis naturels spontanément présents en environnement agricole. La variabilité de la mise à disposition des ressources de nourriture dans l'espace et le temps sur un champ d'un hectare a été étudié sur le comportement des ennemis naturels (station expérimentale de Langfang, Province de Hebei, Chine).



1

2 **Figure 4.** Exemple des effets de mouvements des plusieurs ennemis naturels engendré par l'apparition graduelle de cultures à ressources
 3 différentes, étalé sur l'année culturale complète. Les fleurs représentent une fourniture en pollen et nectar de la culture.

4 Enfin, le chapitre 4 exposera les résultats d'une étude faite à l'échelle d'un territoire en Chine
5 (Province de Hebei, Chine) afin de comprendre l'effet de la composition (richesse et équi-
6 répartition des cultures) et de la configuration (nombre et taille des patches de cultures, densité
7 de bordures des cultures) de plusieurs sites sur l'abondance de ravageurs et ennemis naturels en
8 cultures de coton et blé.

9 ➤ **Partie 1 : étude de la faisabilité sociale et économique du système de**
10 **diversification des cultures**
11

12 Contexte : La diversification des cultures peut être un moyen de réduire la dépendance des
13 agriculteurs aux pesticides via l'augmentation des ennemis naturels en champ. Cependant, une
14 étude portant sur la diversification des assolements à l'échelle française montre que la
15 diversification aujourd'hui est bloquée par trois principaux processus : (i) une mauvaise
16 coordination entre l'offre et la demande concernant les cultures de diversification, (ii) un
17 manque de connaissances techniques de la part des agriculteurs dû à une trop forte spécialisation
18 de la production, (iii) des investissements faibles dans l'amélioration génétique des cultures de
19 diversification dus à l'instabilité du marché associé (Meynard et al., 2013). Ajouté à cela,
20 l'interdépendance des filières agricoles n'aide pas à la décision de diversification par
21 l'agriculteur (Schaller, 2012).

22 Objectifs : dans ce contexte, quels seraient les leviers d'actions sur lesquels agir afin de pousser
23 chaque acteur du monde agricole à aller vers une agriculture basée sur la diversification des
24 assolements ?

25 Moyens : pour répondre à cette question, nous allons dans un premier temps poser une
26 définition claire du système agricole que nous allons étudier lors de cette thèse. Nous allons
27 ensuite énoncer les leviers identifiés permettant cette diversification, à l'échelle sociale mais
28 également à l'échelle économique.

29 Hypothèses et résultats attendus : le choix des cultures à implémenter dans le nouveau système
30 agricole devra se faire selon un business plan préalablement défini afin de déterminer les
31 marchés les plus appropriés selon l'implantation de l'exploitation agricole. Les Etats et les
32 régions pourraient être un marché pour les agriculteurs dans le cadre du verdissement des
33 politiques agricoles. Le système agricole proposé dans cette étude devrait être moins dépendant
34 en pesticides de synthèses que ne l'est l'agriculture conventionnelle, et devrait être moins
35 contraignant que l'agriculture biologique car non soumis à un cahier des charges spécifique.

36 L'engouement des consommateurs et des distributeurs pour des produits respectueux de
37 l'environnement étant grandissant, la possibilité pour les agriculteurs d'accéder à un marché
38 prometteur serait donc grande. La mise en application d'une gestion globale du paysage n'a pas
39 toujours été fructueuse et demandera donc une coordination efficace de chaque acteur de la
40 filière agricole afin de garantir un maintien efficace de la fonctionnalité du paysage.

41

42 ➤ **Partie 2 : mise en application de la théorie sur différentes échelles d'études**

43 • **Chapitre 1. Effet d'une diversification spatio-temporelle des cultures à l'échelle de**
44 **l'individu.**

45

46 Contexte : la diversification des cultures serait un moyen efficace de réduire la population de
47 ravageurs via l'augmentation de l'efficacité des ennemis naturels. En effet, un apport diversifié
48 en sources de nourriture apporté par des plantes cultivées fonctionnellement complémentaires
49 permettraient une augmentation du biocontrôle et donc une réduction de la pression en
50 ravageurs sur ces cultures. Ajouté à cela, la diversification spatiale et temporelle des plantes
51 cultivées pourrait également permettre un maintien des populations d'ennemis naturels dans un
52 milieu rendant le biocontrôle encore plus efficace.

53 Objectif : la diversification de plantes cultivées dans l'espace et le temps permettrait-elle une
54 augmentation de la fécondité d'un individu prédateur ? Est-ce que la survie des individus
55 pondus serait plus importante dans le cas d'une succession culturale diversifiée ? Et enfin, est
56 ce que le mouvement, également appelé spillover, du prédateur serait stimulé par
57 l'enchaînement de cultures diversifiées au contraire d'un enchaînement de cultures moins
58 diversifiées ?

59 Moyens : Le modèle d'étude a été choisi dans le contexte du financement de ma thèse par un
60 projet EU-Chine ; en effet, la coccinelle *H. axyridis* est originaire de Chine et y occupe une
61 place importante dans le biocontrôle des pucerons. Ajouté à cela, c'est un prédateur que l'on a
62 retrouvé en grande quantité lors de nos expérimentations terrain en Chine. Son appartenance à
63 la guildes des prédateurs généralistes, très présents dans le biocontrôle, permet ainsi de faire des
64 hypothèses quant à l'effet de la diversification des cultures dans l'espace et dans le temps, sur
65 d'autres populations d'ennemis naturels. Dans le cadre de l'expérimentation, le prédateur a été
66 exposé à différentes ressources de nourritures (pollen, nectar, pucerons d'espèces différentes)
67 sur différentes plantes cultivées (tomates, soja, courge, coton), la mise à disposition se

68 succédant dans le temps et dans l'espace grâce à un dispositif spécifiquement conçu pour
69 l'expérimentation.

70 Hypothèses et résultats attendus : nous faisons l'hypothèse que 1/ la diversification des cultures
71 permettrait, via une mise à disposition en source de nourriture plus diversifiée, une
72 augmentation du nombre d'œufs pondus par le prédateur comparé à un contrôle où une seule
73 culture est mise à disposition. 2/ Le taux de survie des individus pondus serait également plus
74 important dans le système où les plantes sont plus diversifiées pour les mêmes raisons. 3/ Enfin,
75 la stimulation visuelle et olfactive du prédateur étudié serait potentiellement plus forte dans le
76 système diversifié et engendrerait un spillover plus important du prédateur.

77

78 • Chapitre 2. Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la
79 population.

80

81 Contexte : Le biocontrôle en milieu naturel est le fruit de l'action combinée de plusieurs
82 ennemis naturels et non d'individus isolés. Les interactions entre individus, d'espèces
83 différentes ou d'une même espèce, peuvent être positives ou négatives et ainsi impacter le
84 biocontrôle final exercé sur la population de ravageurs. De plus, le biocontrôle pour être efficace
85 doit être exercé sur une période de temps suffisamment longue permettant ainsi de couvrir la
86 totalité de la période culturale d'une plante.

87 Objectifs : Est-ce-que la diversification spatiale et temporelle de 3 plantes cultivées (tomate,
88 courge, soja), testée sur une échelle de temps supérieure à celle étudiée en laboratoire et donc
89 sur plusieurs générations de prédateurs, permettrait d'augmenter l'efficacité de biocontrôle d'un
90 prédateur omnivore généraliste, *Nesidiocoris tenuis* ? Est-ce-que la survie ainsi que le spillover
91 de la population de prédateurs serait également affectée par la diversité de succession culturale ?

92 Moyens : Cette question a été testé dans des conditions contrôlées sous serre. Le prédateur a été
93 choisi pour son caractère omnivore, le rendant très dépendant de la plante mise à sa disposition
94 et donc potentiellement de la diversification culturale. C'est également un prédateur étudié dans
95 le cadre du projet Européen finançant la présente thèse. Un dispositif, spécifiquement mis en
96 place dans le contexte de l'expérimentation en serre, a permis d'identifier le spillover de la
97 population de la punaise prédatrice en fonction de la mise à disposition de différentes sources
98 de nourriture issues des plantes cultivées choisies pour l'expérimentation (tomate, soja, courge).
99 Cette mise à disposition de ressources issues des plantes cultivées (sèves, pollen, nectar) était

100 variable dans le temps et dans l'espace, et complétée par un apport en protéines simulant
101 la présence de ravageurs sur les plantes (œufs d'*Ephestia*).

102 Hypothèses et résultats attendus : Nous avons fait l'hypothèse que l'augmentation de la
103 diversité des plantes mises à disposition du prédateur omnivore, serait positive pour son
104 développement et augmenterait ainsi la population du prédateur. Par conséquent, une
105 augmentation de la population du ravageur permettrait une augmentation du biocontrôle en
106 polyculture. Enfin, le spillover de la population de prédateur d'une culture vers l'autre serait
107 augmenté en polyculture due à la proximité et disponibilité accrue des différentes sources de
108 nourritures.

109

- 110 • Chapitre 3. Effet de la diversité des plantes cultivées dans l'espace et le temps sur
111 l'abondance des ennemis naturels et ravageurs.

112

113 Contexte : Le biocontrôle des ravageurs se fait grâce à l'action combinée de plusieurs ennemis
114 naturels, la plupart du temps appartenant à des taxons différents. Les interactions entre les
115 différentes espèces d'ennemis naturels peuvent être positives pour le biocontrôle lorsqu'il y a
116 complémentarité de niches ou négatives lorsqu'il y a prédation intragilde.

117 Objectif : est-ce-que les effets observés en conditions contrôlés sont également observables à
118 des échelles de temps et d'espace plus grandes ? Est-ce-que la diversification des plantes
119 cultivées permet d'augmenter l'abondance des ennemis naturels et de réduire l'abondance des
120 ravageurs, autrement dit, est ce que la diversification d'une succession culturale permet
121 d'augmenter le biocontrôle ? Est-ce-que l'enchaînement différencié dans le temps et l'espace
122 des cultures permet de stimuler le spillover des ennemis naturels d'une culture vers une autre ?

123 Moyens : La mise en place d'une expérimentation en plein champs dans le cadre de ma thèse a
124 ainsi permis de tester l'effet de la diversification des cultures dans l'espace et le temps sur les
125 différentes populations d'ennemis naturels et sur les ravageurs. La mise en œuvre de
126 l'expérimentation s'est faite dans le cadre de la collaboration avec l'Université Chinoise du
127 CAAS, dans la station expérimentale de Langfang au sud de Pékin. L'expérimentation s'est
128 déroulée sur deux années consécutives (2017 et 2018). Le design expérimental mis en place en
129 2017 a permis d'identifier la richesse de cultures nécessaire pour augmenter la présence des
130 ennemis naturels dans les cultures testées et d'analyser leur comportement vis-à-vis des
131 différentes espèces végétales cultivées (soja, coton, tomate, choux, blé, maïs). Le design mis en

132 place par la suite en 2018, a tenu compte des résultats de 2017 et a ainsi permis d'analyser le
133 spillover des différents ennemis naturels en fonction d'une succession culturale de plantes
134 cultivées différentes dans le temps et l'espace.

135 Hypothèses et résultats attendus : Nous faisons l'hypothèse que l'augmentation de la diversité
136 de culture permettrait d'augmenter l'abondance des ennemis naturels dans les cultures en
137 polycultures. Cette présence accrue d'ennemis naturels en polyculture engendrerait une
138 diminution du nombre de ravageurs via des phénomènes de prédation ou de parasitisme. Enfin,
139 nous faisons l'hypothèse que la diversité des plantes mises à disposition des ennemis naturels
140 en polyculture augmenterait la précocité des transferts des ennemis naturels vers les nouvelles
141 cultures. Ce transfert anticipé, permettrait d'augmenter le contrôle des ravageurs et ainsi
142 permettrait de diminuer leur présence dans les cultures.

143

- 144 • Chapitre 4. Effet de la diversité des plantes cultivées et non cultivées à l'échelle du
145 paysage.

146

147 Contexte : La gestion de la biodiversité des ennemis naturels peut se faire via la manipulation
148 des habitats par l'agriculteur. Lorsqu'il s'agit d'une action individuelle, le changement
149 s'opérera à l'échelle de la parcelle ou au mieux l'échelle de l'exploitation. Or le problème est
150 que les pratiques appliquées dans les parcelles adjacentes peuvent avoir un effet délétère sur la
151 biodiversité à une échelle large, réduisant ainsi l'efficacité des bonnes pratiques appliquées par
152 les exploitations à proximité sur la préservation des auxiliaires de culture. Par conséquent, une
153 gestion des auxiliaires à l'échelle du paysage, voire du territoire, en concertation avec tous les
154 acteurs du monde agricole, permettrait un maintien plus durable des ennemis naturels dans les
155 parcelles agricoles.

156 Objectif : est-ce-que l'augmentation de la diversité de la composition des cultures, à l'échelle
157 du paysage, permettrait d'augmenter l'abondance des ennemis naturels et réduire celles des
158 ravageurs ? Enfin, est ce que la configuration des cultures impacte les abondances d'ennemis
159 naturels et ravageurs ?

160 Moyens : Cette étude a été réalisée à partir de données collectées à l'échelle de la Province de
161 Hebei en Chine dans le cadre d'une collaboration avec le CAAS (Chinese Academy of
162 Agricultural Sciences), et a permis d'identifier les effets de la composition et de la configuration
163 des cultures sur trois types d'ennemis naturels (coccinelles, syrphes, araignées) et sur un type

164 de ravageurs (puceron) sur culture de blé et de coton (68 sites au total). Une caractérisation de
165 l'occupation du sol de chaque site a été réalisé permettant ainsi d'associer les métriques de
166 composition (richesse des cultures et équi-répartition des cultures) et de configuration (taille
167 moyenne des patches de culture et densité de bordures de culture) à l'abondance des ravageurs
168 et ennemis naturels.

169 Hypothèses et résultats attendus : il est attendu que l'augmentation de la richesse cultivée, en
170 augmentant les ressources mises à disposition pour les ennemis naturels, ainsi que
171 l'augmentation de l'équi-répartition des cultures, impactent positivement l'abondance des
172 ennemis naturels et par conséquent impactent négativement l'abondance des ravageurs. Il est
173 également attendu que l'augmentation de la taille des patches de cultures diminue l'abondance
174 des ennemis naturels en réduisant potentiellement leur capacité à se déplacer et donc à trouver
175 des sources de nourritures différentes. L'augmentation de la densité de bordure des cultures,
176 autrement dit, l'augmentation de la complexité des paysages, réduirait l'abondance des ennemis
177 naturels en grâce à l'augmentation potentielle des obstacles pour la recherche de nourriture.

178

179 PARTIE 1 : ETUDE DE LA FAISABILITE SOCIALE ET ECONOMIQUE DU SYSTEME
180 ETUDIE

181

182 **Résumé**

183 De nombreuses études publiées au cours de ces 20 dernières années ont décrit les enjeux
184 auxquels fait face l'agriculture aujourd'hui : (1) nourrir une population mondiale toujours
185 grandissante (2) via des techniques agricoles respectueuses de l'environnement. L'utilisation
186 massive de produits pesticides en agriculture post-guerre a permis une augmentation
187 considérable de la quantité de nourriture produite. Mais aujourd'hui, ce mode de production
188 menace la santé des humains, qu'ils soient utilisateurs ou consommateurs, et l'environnement.
189 La biodiversité floristique et faunistique est en forte dégradation depuis une 30^{aine} d'années et
190 c'est pourquoi des méthodes de lutte alternative contre les ravageurs de cultures sont étudiés et
191 remplacent peu à peu les pesticides de synthèse. C'est pourquoi, nous nous intéressons dans
192 cette étude à évaluer la faisabilité sociale et économique d'un système basé sur la diversification
193 des cultures à l'échelle du paysage agricole. Nous faisons l'hypothèse que l'augmentation de la
194 diversité des cultures dans l'espace et le temps permettrait, dans le cas où les zones naturelles
195 sont déficitaires, d'assurer une continuité de la disponibilité en ressources variées dont ont
196 besoin les ennemis naturels. La préservation en milieu agricole d'ennemis naturels divers
197 permettrait ainsi d'augmenter le biocontrôle et réduirait par conséquent la pression en ravageurs
198 et les besoins en produits pesticides. La faisabilité d'un tel agroécosystème est discuté selon les
199 trois piliers environnement, social et économique. Les besoins à satisfaire auprès de chaque
200 acteur de la filière agricole sont discutés ainsi que les potentielles valeurs ajoutées résultant de
201 l'adoption du système étudié pour ces différents acteurs. Les choix des cultures à planter
202 pourrait se faire via les conseils d'agronomes et spécialistes, et selon un business plan
203 préalablement défini afin de déterminer les marchés les plus appropriés selon l'implantation de
204 la ferme. L'Europe, l'Etat et les régions pourraient être un marché pour les agriculteurs dans le
205 cadre du verdissement de la PAC. Le système agricole proposé dans cette étude devrait être
206 moins dépendant en pesticides de synthèses que ne l'est l'agriculture conventionnelle, et est
207 moins contraignant que l'agriculture biologique car non soumis à un cahier des charges
208 spécifique. L'engouement des consommateurs et des distributeurs pour des produits
209 respectueux de l'environnement étant grandissant, la possibilité pour les agriculteurs d'accéder
210 à un marché prometteur est donc grande.

- 211 **Mots-clés** : marché, acteurs, consommateurs, distributeurs, agriculteurs, décideurs, diversité
- 212 culturelle paysagère, services de biocontrôle

213 **Using crop diversity to lower pesticide use: ecological - social approaches**

214 Thomine Eva¹, Mumford John², Rusch Adrien³, Desneux Nicolas^{1*}

215 ¹ *Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, UMR ISA, 06000 Nice, France*

216 ² *Imperial College London, Silwood Park Campus, Ascot SL5 7PY, United Kingdom*

217 ³ *INRA, ISVV, Univ. Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, UMR SAVE, F-33883 Villenave*

218 *d'Ornon, France*

219 *corresponding author: nicolas.desneux@inra.fr and eva.thomine@inra.fr

220 *In preparation for Current opinion in environmental sustainability.*

221

222 **Abstract**

223

224 Many studies over more than fifty years have stated that agriculture is facing two main
225 challenges: (1) feeding the growing world population (2) with more environmentally friendly
226 products. The farming practices adopted since the end of the Second World War, based on large
227 areas of monocultures and chemicals use, have adversely affected the health of farmers and
228 consumers and dramatically reduced flora and fauna biodiversity. It is therefore a necessity to
229 implement in our farming systems some practices that might meet our two main goals: to
230 produce more but better. In this study we propose implementation of a relatively unresearched
231 system based on landscape crop diversity that would reduce demand for pesticide use and
232 increase biocontrol. The principle of an agro-ecosystem based on landscape diversity using
233 spatial patterns of crops to increase food and shelter availability for proven natural enemies that
234 reduce pest outbreaks and crop losses. The feasibility of such agro-ecosystem is discussed
235 regarding environmental, social and economic aspects. The needs in order to make the system
236 work are studied, as well as potential added values of such a system for different stakeholders.

237 **Key words:** landscape crop diversity, natural enemies, economic feasibility, farmer acceptance,
238 farmer training, farming practices, coordination, government subsidies, market opportunities

239

240 Table of contents

241

242 1. Introduction..... 75

243 1.1. Integrated Pest Management (IPM) and biological control..... 75

244 1.2. Increasing plant diversity at the landscape scale..... 77

245 1.3. System definition..... 79

246 1.4. Need of combining environmental, social and economic aspects..... 79

247 2. Ecological approach: designing an agricultural landscape adapted to biological control 80

248 2.1. Reduce pest pressure by increasing natural enemy presence through landscape crop

249 diversification schemes 80

250 2.2. Maintaining natural enemies in a landscape 81

251 2.3. Choice of the crop to implement 82

252 3. Socio-economical approach: meeting the stakeholders needs and sticking to technical realism to

253 apply the system 83

254 3.1. Socio-economical aspects – how to get stakeholders acceptance for such system? 83

255 3.1.1. Questions to ask 84

256 3.1.2. Choice of the implementation scale..... 86

257 3.1.3. The importance of establishing the system in a win-win process 88

258 3.2. Technical aspects of establishing such a system – possible difficulties that could be

259 encountered..... 89

260 3.2.1. Need for collaboration between farmers..... 89

261 3.2.2. Shape of fields 90

262 3.2.3. The types of farms targeted by the system..... 90

263 4. Conclusions..... 91

264

265

266

1. INTRODUCTION

267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282

283
284
285
286
287
288
289
290
291
292

Pesticides have been used in agriculture for over a century to increase the food production and has proven its efficiency in increasing food accessibility worldwide (Pingali, 2012). Now agriculture is facing the consequences of the intensive use of pesticides (Desneux et al., 2007; He et al., 2012; Lu et al., 2012), notably through the increase of health issues affecting farmers (Jokanovic, 2018) and consumers (Forkuoh et al., 2018; Wahlang, 2018), and also through the destruction of biodiversity in fields and surrounding land (Liu T. et al., 2018), on soil biota (Lew et al., 2009; Velki et al., 2019), water (Leach and Mumford, 2008; Ibrahim et al., 2019), and insect biodiversity (Van der Valk et al., 2011; Lundgren et al., 2013; Woodcock et al., 2017). In addition to negative effects due to pesticides, the use of large scale monocultures makes it difficult for natural enemies (NEs) to find food and shelter after the crop is harvested, resulting in the loss of their populations (Stamps and Linit, 1998). Reducing the use of pesticides is an objective for the future as agriculture faces two new challenges: to sustain healthy food production for the growing world population (Godfray et al., 2010) and to reduce the negative impacts of chemicals on the environment and on human health.

1.1. Integrated Pest Management (IPM) and biological control

Many solutions are proposed today to address these two problems, notably through the conversion of agricultural systems to less dependence on chemicals. Current agriculture is notably based on the use of Integrated Pest Management (IPM) principles defined as “*a decision support system for the selection and use of pest control tactics, singly or harmoniously coordinated into a management strategy, based on cost/benefit analyses that take into account the interests of and impacts on producers, society, and the environment*” (Kogan et al., 1998). Implementing IPM techniques in an agricultural system can have several environmental, social and economic key values. First of all, the increase of crop diversity through crop rotations is one mechanism that can be used in IPM to reduce the need for pesticide use. This has been

293 proved to be positive for economic and social criteria (Craheix et al., 2016). Indeed, in their
294 study, Craheix et al. (2016) stated that economically, long diversified crop rotations, and more
295 specifically ones that included legumes in the rotations, had higher economic efficiency than
296 the ones that had shorter and less diversified crop rotations (Craheix et al., 2016). However,
297 this study has been done in France on 31 cropping systems which therefore might not represent
298 the reality in other countries. The authors of the study attributed this higher performance to
299 reduced needs for nitrogen inputs due to the presence of legumes, and the reduction of weed
300 and pathogen pressures (Vasileiadis et al., 2013; Craheix et al., 2016). The problem of yield
301 uncertainty is also reduced in polycultural systems as stated by Vasileiadis et al. (2013).
302 Additionally, these systems can have social advantages due to the contribution to local
303 employment because more work is needed in systems based on multiple crops, and due to the
304 reduced risks for workers to be exposed to pesticides (Pimentel and Peshin, 2014; Craheix et
305 al., 2016). This last statement however might not be applicable in all regions, particularly the
306 ones where rural populations are highly decreasing as it is happening in most European
307 countries (FAO, 2006). In IPM, the moderate use of pesticides was proved to reduce flora and
308 fauna biodiversity disruption (Leach and Mumford, 2008), ground water pollution (Brewer and
309 Goodell, 2012; Lindahl and Bockstaller, 2012) and erosion (Rasmussen, 1999). Biological
310 control, one of the multiple techniques that can be used in IPM, consists of “*the use of living*
311 *organisms to suppress the population density or impact of a specific pest organism, making it*
312 *less abundant or less damaging than it would otherwise be*” (Eilenberg et al., 2001). Biological
313 control agents (NEs) can be micro-NEs (fungi, bacteria, virus and nematodes) (Lacey et al.,
314 2001) and macro-NEs (predators and parasitoids) (Stiling and Cornelissen, 2005). NEs can be
315 used in agriculture in several ways (Bale et al., 2008): (i) inundative biological control,
316 releasing a high quantity of NEs as a curative solution and often in confined areas like
317 greenhouses (Eilenberg et al., 2001; Van Lenteren, 2012), (ii) classical biological control,

318 releasing alien NEs in small quantities that are then self-sustaining to manage alien pests
319 (Eilenberg et al., 2001), and (iii) conservation biological control (CBC), on which we will focus
320 in this study, which works by arranging the environment to promote naturally occurring NEs
321 (Eilenberg et al., 2001). The concept of CBC is to enhance NEs by increasing plant diversity
322 (Andow, 1991; Altieri, 1999) providing continuous access to diversified food sources (pollen,
323 nectar, alternative hosts and prey) and shelter, despite harvest, crop senescence, or even
324 pesticide use in some fields (Josson et al., 2008; Gurr et al., 2017), as well as overwintering
325 sites (Gurr et al., 2017) between seasons. Flower and grass strips, intercropping, hedgerows,
326 tree and forest management can be implemented by farmers to increase biological control in
327 adjacent fields (Bianchi et al., 2006).

328 **1.2. Increasing plant diversity at the landscape scale**

329 Increasing plant diversity has been shown to be beneficial for agriculture (Banik et al., 2006;
330 Wratten et al., 2012; Boudreau, 2013), and more specifically for increase presence of
331 pollinators, soil microbiota, NEs and their performance (Andow, 1991; Letourneau et al., 2011;
332 Wratten et al., 2012; Nicholls and Altieri, 2013). NEs are of many different sorts and have
333 diverse needs such as pollen, nectar and alternative prey or hosts (Langellotto and Denno, 2004;
334 Fahrig et al., 2011; Rusch et al., 2013). Increasing plant diversity in a landscape can meet these
335 needs and increase BCA presence and therefore biocontrol in crops (Altieri, 1999; Langellotto
336 and Denno, 2004; Bianchi et al., 2006; Letourneau et al., 2011). Plant diversity is achieved by
337 different structures and agronomical practices (hedgerows, grass or flower strips, forests,
338 companion cropping, push-pull, intercropping, varietal mixes of plants) (Langellotto and
339 Denno, 2004; Cook et al., 2007; Letourneau et al., 2011). The diversification of agriculture for
340 more resilience can be achieved at multiple scales: at the crop scale, the field scale and the
341 landscape scale (Lin et al., 2011).

342 Manipulating plant diversity at the field scale has been proven to be efficient but for issues of
343 technical feasibility these systems are hardly used in modern agriculture (Vasileiadis et al.,
344 2013; Craheix et al., 2016). Simultaneously, during the last fifteen years, studies focusing on
345 the landscape effect on NEs and pests mainly considered landscapes containing a high amount
346 of cropped lands as inappropriate to establishment of NEs (Bianchi et al., 2006). Landscapes
347 described in this study are areas generally not larger than 2 km radius – unit that is usually better
348 explaining the effect of landscapes on arthropods (Gardiner et al., 2009) – and containing
349 different types of soil occupations like urban areas, natural areas and cropped areas. Complex
350 landscapes are generally associated with the presence of natural and semi-natural areas, that
351 have been proven to be positive for NEs presence (Gardiner and Neal, 2009; Werling et al.,
352 2011; Rusch et al., 2013; Veres et al., 2013) and simple landscapes to the presence of cropped
353 lands with less NEs (Bianchi et al., 2006). The distinction between cropped and non-cropped
354 areas can be easily justified in case of simple cropping landscapes dominated by a few types of
355 monoculture (Gardiner and Neal, 2009), however, the effect of landscape crop diversity,
356 meaning a landscape with more than one or two dominant crops among other land occupations
357 like natural or urban areas, on NEs has largely been understudied. Moreover, natural habitats
358 have sometimes failed to support biological control, as stated by Tschardt et al. (2016) and
359 Karp et al. (2018), for example when varieties of crops themselves are strong determinants of
360 arthropods abundance, or when crops provide more important resources for NEs than does
361 natural habitats. Following these results, more and more studies have assessed cropped
362 landscape suitability for NEs establishment by diversifying agricultural practices through
363 theoretical papers (Vasseur et al., 2013; Schellhorn et al., 2015) or real landscape studies (Rusch
364 et al., 2013; Liu et al., 2016; Boserup et al., 2017; Hass et al., 2018; Liu et al., 2018;
365 Redlich et al., 2018).

366 1.3. System definition

367 Many solutions using plant diversity have been found to be efficient to reduce pest pressure
368 However, many conflicting results about the efficiency of natural areas to increase biological
369 control (Tscharrntke et al., 2016) and farmer reticence to adopt plant diversification methods
370 (Burton et al., 2008) have led us to focus our study on another practice: landscape crop
371 diversification. Therefore, the system proposed and evaluated in this study is a system based on
372 the crop diversification at an agricultural landscape scale, meaning assessing what would be the
373 advantages and issues in converting single crop dominated landscapes into multiple crop
374 landscapes. The agricultural landscape in this study can be defined as an area delimited by a
375 radius of around 2km, where humans, flora and fauna are interacting. The figure 1 gives an
376 example of a poorly diversified agricultural landscape (A) and a highly diversified agricultural
377 landscape (B). We make the hypothesis that using crops at a landscape scale as a means of plant
378 diversification might not cause the same technical difficulties for farmers as crop diversification
379 at the field scale (Vasseur et al., 2013), and might ensure more stable incomes for farmers than
380 by promoting natural and semi-natural habitats that are not a direct source of income.

381 1.4. Need of combining environmental, social and economic aspects

382 The agricultural network that is studied here is composed by farmers, environmentalists,
383 retailers, consumers and policy makers. These actors are all connected by diversified relations
384 and are connected to environmental, social and economic pillars through different purposes,
385 objectives and hopes (Fig. 2). One encouraging point in adopting diversified crop systems at a
386 landscape scale is the willingness of the EU Member States to help farmers preserve
387 biodiversity. The greening of the Common Agricultural Policy (CAP) consists of paying
388 farmers for specific actions that favor the environment, notably through increased crop diversity
389 in farmland (Matthews, 2013). It is of major importance for agricultural systems to fulfill
390 environmental, social and economic needs to be adopted widely. Economically and socially,

391 implementation of such agronomical system based on crop diversification might pose some
392 issues that will be discussed in this study: (1) modification of the crop produced as well as
393 increase of crop types produced will generate a need for new markets (Vasileiadis et al., 2013),
394 (2) willingness of farmers to manage such complex farmland ecosystem, and (3) the need for
395 wide adoption of the system by farmers. The method proposed in our study to answer the
396 environmental, economic and social issues of adopting the proposed agronomical system is
397 based on: 1) an ecological approach where first we discuss (i) possible reduction of pest
398 pressure through landscape crop diversification schemes, and (ii) ways to maintain NEs in a
399 landscape by ensuring their diversity, their needs and foraging behavior; 2) a socio-economic
400 approach that consists of (i) proposing ways to meet stakeholder needs by technical realism
401 (addressing conditions for system acceptance and proposals to meet these conditions), and (ii)
402 technical opportunities to overcome difficulties in applying such systems.

403

404 2. ECOLOGICAL APPROACH: DESIGNING AN AGRICULTURAL LANDSCAPE 405 ADAPTED TO BIOLOGICAL CONTROL

406 In this section, some examples of studies showing the importance of diversified landscape crop
407 systems will be given. We then detail how the system we propose to implement should be
408 constructed regarding natural enemy diversity and needs.

409 2.1. Reduce pest pressure by increasing natural enemy presence through landscape 410 crop diversification schemes

411 Various studies have addressed the question of landscape crop diversity impact of NEs and
412 pests (Rusch et al., 2013; Vasseur et al., 2013; Schellhorn et al., 2015; Liu et al., 2016; Boses
413 Baillod et al., 2017; Hass et al., 2018; Liu et al., 2018; Redlich et al., 2018). These studies
414 related various effects of agricultural landscape crop diversity: (1) positive effects on parasitism
415 (Liu B. et al., 2016), predation (Redlich et al., 2018) and on the abundance of NEs (Liu et al.,

416 2018), (2) negative effects on the abundance of pests when crops were not host crops (Bosem
417 Baillod et al., 2017), (3) positive effects on within-field pest control stability through
418 diversification schemes (Rusch et al. 2013), and (4) negative effects on the abundance of wild
419 bees (Hass et al., 2018), associated with an intensively managed crop. Diversifying agricultural
420 landscapes through crop manipulation can therefore have a positive impact on biocontrol where
421 many different crop types are grown or when crop hosts are not cultivated in the same area.
422 However, when landscapes are intensively managed (intensive use of pesticides, chemical
423 fertilizers and deep ploughing) or when crop rotations induce highly changing environment, the
424 effect of landscape crop diversification might not be significant.

425 2.2. Maintaining natural enemies in a landscape

426 In order to create an agricultural system based on preservation of NEs, it is necessary to
427 understand some basic things about their needs and foraging behavior. In order to maintain pest
428 populations at a low level, it is important to maintain diversified types NEs with complementing
429 functions in fields (Symondson et al., 2002). To do so, their movements in space and time have
430 to be favored all along the cropping period (Vasseur et al., 2013; Schellhorn et al., 2015).
431 Maintaining crops continuity in the landscape have to be done in space (avoid bare ground as
432 much as possible) and in time (maintain crop succession during the entire year). This will allow
433 to avoid any gaps of resource for NEs and will maintain their populations high in the agricultural
434 landscape. Consequently, they might furnish more efficient biocontrol within the entire
435 cropping year and the years after (Schellorn et al., 2015). The proximity of crops in space will
436 have to be understood with NEs movements capacity. The movement of NEs is led by multiple
437 factors: (1) biotic factors like the presence of conspecifics (Tuda and Shima, 2002), Herbivory
438 Induced Plant Volatiles (HIPVs) emitted by plants when attacked by pests (Gillespie et al.,
439 2015), plant phenological stages (Schellhorn et al., 2014) and (2) abiotic factors like
440 temperature (Schellhorn et al., 2014), and configuration of the landscape that might favor or

441 reduce their movements (Bailey et al., 2010; Martin et al., 2016). Indeed, reducing the amount
442 of roads, hedgerows and tree lines that can act as shelter but also as barriers for natural enemy
443 movement and increasing edges between crops are criteria to take into account to optimize
444 biocontrol into agricultural landscape (Schellhorn et al., 2014). Some NEs, such as lacewings,
445 hoverflies and coccinellids, are able to move over long distances (Osawa, 2000; Chapman et
446 al., 2006; Jauker et al., 2009), and some others over only a few meters, like parasitoids or some
447 ground-dwelling species (Wang and Keller, 2003). All these characteristics drive the reactions
448 of NEs to different compositions and configurations of agricultural landscapes, with some
449 reactions being opposite depending on the guild to which they belong (Rand and Tschardtke,
450 2007). The example of contrasting results for spiders and coccinellid preferences for complex
451 vs simple landscapes (Elliott et al., 2002; Thorbek and Topping, 2005; Rand and Tschardtke,
452 2007) shows that the distinction between simple vs complex landscape is not sufficient to draw
453 conclusions.

454 2.3. Choice of the crop to implement

455 The aim of the study is to establish a conceptual model, or at least a way of thinking, in order
456 to create an agro-ecological system based on diversification crops at a landscape scale. In this
457 part, we propose a way to choose crops to implement in the system with no specific species
458 associations, as conditions in each location can change regarding climate, soil, landscape
459 composition, etc. The choice of crops is divided into three main decision steps: 1) the choice
460 should be based on the complementarity of resources available for a high number of NEs (pollen
461 and nectar provision); 2) crops that follow and overlap each other in time in order to maintain
462 a continuous food source and shelter for NEs (Schellhorn et al., 2015); 3) crops should be based
463 also on value and economic sustainability and the potential market in the region, already
464 developed or to be implemented following consumer demand.

465

3. SOCIO-ECONOMICAL APPROACH: MEETING THE STAKEHOLDERS NEEDS AND STICKING TO TECHNICAL REALISM TO APPLY THE SYSTEM

The application of an agro-ecosystem based on diversification of crops in a landscape in order to increase biocontrol should be broadly adopted to increase efficacy. In this section, we discuss how to gain stakeholder acceptance for such agro-ecosystems, and we present hypotheses on potential barriers that might reduce broad adoption of a system based on landscape crop diversity.

3.1. Socio-economical aspects – how to get stakeholders acceptance for such system?

Landscape diversity through increasing natural and semi-natural areas and mixing crop types at a field scale have appeared as good solutions to maintain NEs in a landscape and so stabilize biological control. However, increasing semi-natural areas into cropped surfaces or mixing crops within the field is not always suitable for farmers, because natural areas can be a source of contamination by pests or weeds (Tschardt et al., 2016), and because technical complexity of polyculture within a field constrains applicable at a large scale (Cook et al., 2007; Wezel et al., 2014). But today, because of health (Jokanovic, 2018) and environmental issues, farmers are more willing to switch to new more environmentally friendly techniques (Bernues et al., 2016). The problem is that the long-term application of pesticides has locked farmers into a situation where it is economically risky to switch to a zero-pesticide system; this situation is called the sociotechnical lock-in (Wilson and Tisdell, 2001; Guichard et al., 2017), where fear of losing economic gains and uncertainty of new techniques drive the farmers to not switch to another system (Guichard et al., 2017). Understanding and assessing farmer needs is are key points to construct a stable agro-ecosystem. Therefore, three main steps are needed. The first step addresses the questions to ask in order to enter the system. The second step is to consider

490 the scale at which this system might be best applied. Finally, it is important to establish this
491 system in a win-win process to achieve rapid and sustainable adoption.

492 3.1.1. Questions to ask

493 After understanding clearly which problems are facing the farmers (economic, social and
494 environmental issues), the first question to address is the way to efficiently train farmers about
495 how to increase their land parcel diversity to boost BCA activity without losing economic
496 efficiency. Modern farming is first of all an enterprise where profitability is a main objective
497 (Bernues et al., 2016). Training of farmers toward new environmentally friendly concepts is
498 often associated with abstract concepts which are not to seen to have direct and obvious
499 economic return for the farmer, which is not appreciated by most farming communities
500 (Kilpatrick and Rosenblatt, 1998). Above all, it is necessary that, when learning, farmers get
501 knowledge relevant for their personal situation (Kilpatrick and Rosenblatt, 1998). Finally,
502 training farmers must overcome (i) the lack of confidence of farmers in trainers and in the
503 accuracy of new information given and (ii) a fear of learning new knowledge or skills, problems
504 that are the main reasons why training fails to reach or be adopted by farmers (Kilpatrick and
505 Rosenblatt, 1998). Implementing a new agronomic system will therefore need to be done with
506 a clear view of the added value for the farm owner. One additional advice would be for other
507 farmers who have already tested the system to train farmers to ensure the efficiency of the
508 program proposed and increase reliance of farmers in the training (Kiptot et al., 2011; Bouttes
509 et al., 2019). Landscape re-organization in accordance with farmers' needs (social and
510 economic) and with the ecological intensification of agriculture will likely need some public
511 organization and state finance (Fahrig et al., 2011).

512 A second question that must be raised is how the farmer can get any value from the system. The
513 potential reduction of pesticide use in a system where NEs limit pest outbreaks will reduce
514 exposure of farmers to chemicals and will reduce the probability of pesticide related health

515 problems (Jokanovic, 2018). Additionally, by diversifying crops, farmers might be less
516 subjected to food price fluctuations (Olsson, 1988). Constant exposure of crops to newly
517 introduced pests due to climate change (Barzman et al., 2015) and globalization (Hulme, 2003)
518 makes a system based on diversified crops less vulnerable to yield losses due to invasive pests
519 outbreaks.

520 Agricultural landscapes can be associated to specific markets. Agro-tourism can be a market to
521 use by farmers in order to make profit from and eco-friendly agrosystems, in different
522 situations: (1) the farm needs to be near a touristic area (Sharpley and Vass, 2006), (2) the
523 project needs to be eligible for public subsidies and may require training on marketing
524 techniques (Sharpley and Vass, 2006) and means of communication (websites, social networks,
525 etc.). Another market could be local sale of newly introduced crops under an environmentally
526 friendly label at higher prices since consumers are willing to pay higher prices for such products
527 (Elkington, 1994; Cranfield and Magnusson, 2003). Labelling can be an option to help
528 consumers learn about the effort made by farmers, and would allow farmers to sell products at
529 higher prices if consumers are willing to pay more for healthier products, as it is the case for
530 French tomatoes sold under “Zero pesticide” brand. However, a communication effort about
531 these new brands will need to be done by retailers as consumers are more confident about well-
532 established organic and fair trade labels rather than new labels (Sirieix et al., 2012). The newly
533 introduced crops might also be sold in local markets at higher prices if the farm is located in a
534 peri-urban place, as consumers today prefer to choose local IPM over non-local organic (Adams
535 and Salois, 2010). In case none of the markets proposed above are applicable, public subsidies
536 might help farmers to apply environmentally friendly techniques, as for example the current
537 CAP greening. Several systems of payment exist for subsidies: 1) simple input area (per ha
538 payment) where farmers are offered an amount of money per hectare (Baylis et al., 2008); 2)
539 Output volume (per tonne payment): subsidies support production by giving money per quantity

540 of agricultural commodity produced (Van Zanten et al., 2013); 3) Output value (per € payment);
541 4) Action payment (per unit of approved input): farmers can be paid to stay on their farm in
542 order to preserve the farmland or can receive a compensation for not attaining quotas (Baylis et
543 al., 2008); 5) Action avoided payment (per unit of proscribed input stopped): for example when
544 a farmer is paid for reducing chemical input or animal units per land area (Baylis et al., 2008);
545 6) Outcome payments (related to water quality, residue limits, landscape assessment, etc.):
546 payments can be received when farmers measures are taken by the farmer to protect the
547 environment (Baylis et al., 2008; Van Zanten et al., 2013). Regarding the different systems of
548 payments, the action payment system would be best adapted in the agro-ecosystem assessed in
549 this study. On the contrary of output payments, the objective of the system based on multiple
550 crop farming is not to produce more but to produce better. Finally, action payment, as opposed
551 to action avoided payment, is a way to pay farmers for an action they are doing and not for a
552 practice avoided, which is morally more rewarding.

553 The last step consists in building a business model for entry and maintenance of the system in
554 a specific chosen market. The products delivered in a farming system where crops are
555 diversified and produced under reduced use of pesticides are healthier and better quality, and
556 can be sold as such. Before introducing new crops, farmers need to assess potential markets for
557 the newly introduced crops. Retailers promoting environmentally friendly products might be
558 the best stakeholders to target for product sales. The “Zero pesticides” tomato from the Saveol
559 French enterprise is a good example showing that big retailers, because of an increasing demand
560 from consumers, are buying and selling more and more environmentally friendly products and
561 therefore are good target markets.

562 3.1.2. Choice of the implementation scale

563 In agricultural landscapes, cultivated fields are generally interspersed and practices applied in
564 fields of one farmer can therefore affect fields of others, therefore impacting NEs and pests

565 (Jeanneret et al., 2012; Heimbach et al., 2014; Schmitz et al., 2014; Garcerá et al., 2017). In
566 order to avoid any conflicting effect of practices on the efficacy of NEs (Brittain et al., 2010)
567 applying the agro-ecosystem based on crop diversity and reduced pesticide use at a large scale
568 would be the most efficient scale (Goldman et al., 2007; Brewer and Goodell, 2012; Schneider
569 et al., 2014). Such global decisions could be difficult to organize and might take a long time
570 before being efficiently applied at a national scale. Diversifying crop could be done first at a
571 regional scale (Cumming and Spiesman, 2006; Valbuena et al., 2010). One example of agri-
572 environmental legislation that has been implemented at a regional scale is the French Regional
573 Action Program (RAP) initiated in Haut-de-France in 2018 for protection of water bodies. RAP
574 is experimenting with innovative farm techniques of nitrogen fertilizer management in order to
575 reduce pollution by nitrates of agricultural origin in Haut-de-France, established the 30th of
576 August 2018 (Regional Directorate of Food, Agriculture and Forestry, France). Targeting
577 smaller levels of action, like the farm level, is also possible but might be less efficient in case
578 farm parcels are too interspersed with other parcels and farming practices of other farmers are
579 deleterious to NEs. At a higher level, it is possible that a group of farmers or farm unions could
580 take the decision to increase their crop diversity and decrease pesticide use to promote NEs,
581 with possible optimal biocontrol if parcels are adjacent. The help of an agronomist to organize
582 the repartition of crops regarding food resources they provide in time for NEs, as well as use of
583 geographical tools to organize distribution of crops in space might be necessary to get a higher
584 level of biocontrol. Advice during cropping periods about timing of pesticide applications and
585 natural enemy dynamics will also be needed for maximum efficiency and preservation of NEs.
586 Indeed, a clear understanding of NEs dynamics and outbreaks will be needed to apply pesticides
587 only when NEs are in low numbers, and maybe in the center of fields where they might be in
588 lower numbers (Bortolotto et al., 2016).

589 3.1.3. The importance of establishing the system in a win-win process

590 In the context of market greening, often initiated by legislative constraints, companies have
591 become more competitive and innovative, benefiting in a win-win process from consumer
592 demand for greener products (Elkington, 1994; Peattie, 2001). This win-win process is frequent
593 in organic agricultural markets, as has been shown, for example, in a Globe Newswire interview
594 where organic farmers in the US were benefiting from premium prices given under the organic
595 brand, especially thanks to trust consumers have for the organic brand (Global Newswire,
596 2019). Another interesting example of a win-win process, established within a crop
597 diversification scheme in organic crop rotation, is the brand Annie's from General Mills that is
598 buying crops from rotation that previously had no market (Crawford, 2019). In an agro-
599 ecosystem based on crop diversification and low pesticide inputs, we identified five main
600 stakeholders potentially positively impacted by the system.

601 1. First of all, farmers. Reducing pesticide use bad for their health (Jokanovic, 2018) would
602 be a high benefit for them. Increasing crop diversity could also raise new markets and
603 push agri-food companies to buy new crops at high prices in order to meet consumers
604 demand for healthier food (Crawford, 2019). The satisfaction induced by adoption of
605 environmentally friendly methods would also improve farmer well-being (Fischer,
606 1980). Direct help from the State in order to switch to more environmental friendly
607 system could finally ensure stable incomes.

608 2. Then, environmentalists. Arthropod biodiversity preservation as well as the moderated
609 environmental impacts that might result from adoption of diversified crop system and
610 reduced pesticide uses (Letourneau et al., 2011) is a clear positive argument for
611 environmentalists.

612 3. Consumers demand for healthier and environmentally friendly products would also be
613 a "winner" in the proposed system in two ways: (1) reduction of pesticides would

614 generate better quality products with reduced residues (Smith-Spangler et al., 2012),
615 and (2) reduced use of pesticides would reduce potential health problems related to drift
616 (Provost et al., 2007).

617 4. Retailers: with increase in consumer demand for healthy products, and increasing
618 conversion of farmers to IPM or organic farming, retailers can be included as key actors
619 in promotion and distribution of healthy products, under marketing processes that help
620 to increase sale prices and therefore benefits (Crawford, 2019).

621 3.2. Technical aspects of establishing such a system – possible difficulties 622 that could be encountered

623 3.2.1. Need for collaboration between farmers

624 Communication between farmers to preserve natural enemy communities in fields is necessary
625 as agricultural landscapes are composed of different farms (Cumming and Spiesman, 2006;
626 Goldman et al., 2006; Stallman and James, 2015). Coordination of practices applied by different
627 farmers of a region (Stallman and James, 2015) might help to optimize choice of crops to
628 implement, pesticide uses and resulting biocontrol services. Cooperation between farmers on
629 practices to increase biocontrol is possible but might not always work, as farmers with more
630 inclusion in community organizations or farmers that are concerned by pesticides in the
631 environment seem more willing to cooperate than those who don't (Stallman and James, 2015).
632 Local scale (neighboring farmers) cooperation might also be more efficient than county-wide
633 scale (Stallman and James, 2015). All in all, cooperation between farmers, that could be
634 enhanced by managers, might be possible only at small scales where farmers agree on principles
635 of pesticide reduction and timing of applications that allow NEs to establish in the landscape.
636 A last point where farmers will need to collaborate in a diversified crop landscape is on purchase
637 of agricultural equipment. The management of different crop types requires different type of
638 equipment: combines for cereals, mowers for fodder, harvesters and leaf strippers for beets, but
639 also seed drills at the beginning of the cropping season, as well as cultivation, etc. Increasing

640 the number of crops on a farm will require more machine types and might be very expensive if
641 farmers must purchase these machines alone. To share purchase of equipment, as is already
642 done in France with the CUMAs (Cooperatives for the Use of Agricultural Machineries), might
643 be a good option.

644 3.2.2. Shape of fields

645 Biocontrol is improved by small field sizes, allowing more movement of NEs between fields
646 and between different food sources (Fahrig et al., 2010). If biocontrol is to be increased through
647 crop diversification, large monoculture fields might need to be divided into multiple small fields
648 of different crop types. In a system where multiple crops are cultivated to enhance biocontrol,
649 soil management practices, such as harrowing reducing disturbances, plantation, treatments and
650 harvests will occur at different times and different places. Dividing large fields into long narrow
651 fields of effective polyculture might facilitate natural enemy circulation between fields of
652 different crops (Figure 3. A) and facilitate crop management by farmers (Figure 3. B). These
653 technical decisions on field shape will therefore need to match (1) ecological needs of NEs and
654 pollinators in terms of movement, wind direction, etc, in order to optimize biocontrol and (2)
655 farm management needs for a simple system to manage. Support from an agronomist and an
656 ecologist for farm level decisions might be interesting in case farmers feel the need for it at the
657 beginning of the agro-ecosystem change.

658 3.2.3. The types of farms targeted by the system

659 The size of a farm can be defined regarding its area cultivated or its capital (standard gross
660 margins) (Potter and Lobeley, 1993; Nagayets, 2005). Based on economic status of each type
661 of farm, diversifying crop systems may be more easily adopted by small farms (35 ha large and
662 less) (Burton et al., 1999; Rigby et al., 2001) at the season scale through rotations. As small
663 scale farmers have generally little capital investment, they may have flexibility of contracted

664 equipment suppliers if needed and therefore switch easily from one crop type to another from
665 season to season. However, implementation of diversifying crop practices and lower pesticide
666 inputs to increase biocontrol might have more impact in areas where large scale monocultures
667 are usually farmed. Large scale farms (above 100 ha, see Burton et al., 1999) could more easily
668 diversify their crops in space and time as they usually have more capital (Haspel, 2014) and
669 more area to work on. The larger the farm is, the bigger the investments can be and the
670 production cost per unit goes down (Haspel, 2014). We make therefore the hypothesis that risks
671 taken in diversification of crops might be less feared than in middle scale farms. Additionally,
672 large scale farms with high capital could test crop diversification and pesticide reduction on a
673 small part of the farm to begin with, to take less risks. This system is already used by big vine
674 producers in France, where small parts of the vineyards are converted to biodynamic vine
675 production, this product being more and more appreciated by consumers who are willing to pay
676 more for it. Finally, the system might be more difficult to apply to mid-size farms as they might
677 be committed to possible capital equipment which would make temporal crop diversification
678 more difficult and are too small to manage diversification in space.

679 4. CONCLUSIONS

680 The implementation of a system based on landscape crop diversity could be feasible regarding
681 the different points we raised in our study. Some studies have already highlighted efficacy of
682 crop diversification at a landscape scale on the increase of NEs (Liu et al., 2016; Bousem Baillod
683 et al., 2017; Liu et al., 2018; Redlich et al., 2018). In order to make the system economically
684 efficient in delivering ecological outcomes, it will be necessary to maintain NEs in fields by
685 implementing landscapes with diversified high economic value crops in space and time
686 (Vasseur et al., 2013; Schellhorn et al., 2015). The reduction of pesticide applications will also
687 be needed to increase biocontrol. Choice of crops to implement in space and time could first be
688 guided by agronomists or software that could be used directly by farmers. The efficacy of crop

689 diversification could then be increased following discussions within farmer groups sharing
690 experiences (Bouttes et al., 2019). Choice of crops to implement will need to be done within a
691 clear business plan identifying markets to target in order to sell newly introduced crops in the
692 farm. Selling the newly introduced crops to local markets could be an efficient market to target
693 by farmers as demand for healthy and local products are growing. Regional and national
694 policies in favour of more environmentally friendly practices could also be markets to target by
695 farmers through subsidies and action payments. The progressive conversion of farmers to more
696 environmentally friendly farming practices could result in increased satisfaction for farmers
697 (Fischer, 1980) and reduced fear of poor health resulting from an excessive use of pesticides
698 (Jokanovic, 2018) (Fig.4).

699

700 **References**

701

702 Adams D.C., Salois M.J. 2010. Local versus organic: A turn in consumer preferences and
703 willingness-to-pay. *Renewable agriculture and food systems* 25(4): 331-341.

704 Altieri M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture,*
705 *Ecosystems and Environment* 74(1-3): 19-31.

706 Andow D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of*
707 *Entomology* 36(1): 561-586.

708 Bailey, D., Schmidt-Entling, M. H., Eberhart, P., Herrmann, J. D., Hofer, G., Kormann, U., &
709 Herzog, F. (2010). Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented
710 traditional orchards. *Journal of applied ecology*, 47(5), 1003-1013.

711 Bale J.S, van Lenteren J.C., Bigler F. 2008. Biological control and sustainable food
712 production. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 363(1492): 761-776.

713 Banik P., Midya A., Sarkar B. K., Ghose S. S. 2006. Wheat and chickpea intercropping systems
714 in an additive series experiment: advantages and weed smothering. *European Journal of*
715 *Agronomy* 24(4): 325-332.

716 Barzman M., Lamichhane J.R., Booiij K., Boonekamp P., Desneux N., Huber L., Kudsk P.,
717 Langrell S.R.H., Ratnadass A., Ricci P., Sarah J.L., Messean A. 2015. Research and
718 development priorities in the face of climate change and rapidly evolving pests. *Sustainable*
719 *Agriculture Reviews* 17: 1-27.

720 Baylis K., Peplow S., Rausser G., Simon L. 2008. Agri-environmental policies in the EU and
721 United States: A comparison. *Ecological economics* 65(4): 753-764.

722 Bernués A., Tello-García E., Rodríguez-Ortega T., Ripoll-Bosch R., Casasús I. 2016.
723 Agricultural practices, ecosystem services and sustainability in High Nature Value farmland:
724 Unraveling the perceptions of farmers and nonfarmers. *Land Use Policy* 59: 130-142.

725 Bianchi F. J. J., Booij C. J. H., Tscharntke T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural
726 landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control.
727 *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1595): 1715-27.

728 Bortolotto, O. C., Júnior, M., de Oliveira, A., Hoshino, A. T., & Campos, T. A. (2016). Distance
729 from the edge of forest fragments influence the abundance of aphidophagous hoverflies
730 (Diptera: Syrphidae) in wheat fields. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 38(2), 157-164.

731 Bosem Baillod A., Tscharntke T., Clough Y., Batáry P. 2017. Landscape-scale interactions of
732 spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal*
733 *of applied ecology* 54(6): 1804-1813.

734 Boudreau M. A. 2013. Diseases in intercropping systems. *Annual review of phytopathology* 51:
735 499-519.

736 Bouttes M., Darnhofer I., & Martin G. 2019. Converting to organic farming as a way to enhance
737 adaptive capacity. *Organic Agriculture*, 9(2), 235-247.

738 Brewer M. J., Goodell P. B. 2012. Approaches and incentives to implement integrated pest
739 management that addresses regional and environmental issues. *Annual review of entomology*
740 57: 41-59.

741 Brittain C., Bommarco R., Vighi M., Settele J., Potts S. G. 2010. Organic farming in isolated
742 landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. *Biological Conservation*
743 143(8): 1860-1867.

744 Burton R. J., Kuczera C., Schwarz G. 2008. Exploring farmers' cultural resistance to voluntary
745 agri-environmental schemes. *Sociologia ruralis*, 48(1): 16-37.

746 Burton, M., Rigby, D., & Young, T. (1999). Analysis of the determinants of adoption of organic
747 horticultural techniques in the UK. *Journal of Agricultural Economics*, 50(1), 47-63.

748 Chapman J. W., Reynolds D. R., Brooks S. J., Smith A. D., Woiwod I. P. 2006. Seasonal
749 variation in the migration strategies of the green lacewing *Chrysoperla carnea* species complex.
750 *Ecological Entomology* 31(4): 378-388.

751 Craheix D., Angevin F., Doré T., De Tourdonnet S. 2016. Using a multicriteria assessment
752 model to evaluate the sustainability of conservation agriculture at the cropping system level in
753 France. *European journal of agronomy* 76: 75-86.

754 Cranfield J. A., Magnusson E. 2003. Canadian consumers' willingness to pay for pesticide-free
755 food products: An ordered probit analysis. *International Food and Agribusiness Management*
756 *Review* 6(4): 13-30.

757 Crawford E. 2019. Innovative manufacturers, organic farmers team to create a win-win demand
758 for rotational crops. In [https://www.foodnavigator-usa.com/Article/2019/02/06/Innovative-](https://www.foodnavigator-usa.com/Article/2019/02/06/Innovative-manufacturers-organic-farmers-team-to-create-a-win-win-demand-for-rotational-crops)
759 [manufacturers-organic-farmers-team-to-create-a-win-win-demand-for-rotational-crops](https://www.foodnavigator-usa.com/Article/2019/02/06/Innovative-manufacturers-organic-farmers-team-to-create-a-win-win-demand-for-rotational-crops)

760 Cook S.M., Khan Z.R., Pickett J.A. 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest
761 management. *Annual Review of Entomology* 52: 375 – 400.

762 Cumming G. S., Spiesman B. J. 2006. Regional problems need integrated solutions: pest
763 management and conservation biology in agroecosystems. *Biological Conservation* 131(4):
764 533-543.

765 Desneux N., Decourtye A., Delpuech J. M. 2007. The sublethal effects of pesticides on
766 beneficial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 81-106.

767 Eilenberg J., Hajek A., Lomer C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological
768 control. *BioControl* 46(4): 387-400.

769 Elliott N. C., Kieckhefer R. W., Beck D. A. 2002. Effect of aphids and the surrounding
770 landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control* 24(3): 214-220.

771 Elkington J. 1994. Towards the sustainable corporation: Win-win-win business strategies for
772 sustainable development. *California management review* 36(2): 90-100.

773 Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena
774 G.M. Martin J.L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in
775 agricultural landscapes. *Ecology letters* 14(2): 101-112.

776 Fischer, R. 1980. The self image of biological farmers. An empirical sociological investigation
777 of their motivation, way of thinking and attitude to their job. *The self image of biological*
778 *farmers. An empirical sociological investigation of their motivation, way of thinking and*
779 *attitude to their job.*

780 Forkuoh F., Boadi N.O., Borquaye L.S., Afful S. 2018. Risk of human dietary exposure to
781 organochlorine pesticide residues in fruits from Ghana. *Scientific Reports* 8:16686
782 DOI:10.1038/s41598-018-35205-w.

783 Garcerá C., Moltó E., Chueca P. 2017. Spray pesticide applications in Mediterranean citrus
784 orchards: Canopy deposition and off-target losses. *Science of The Total Environment* 599:
785 1344-1362.

786 Gardiner M.M., Neal M.E.O. 2009. Landscape diversity enhances biological control of an
787 introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological applications* 19(1): 143-154.

788 Gillespie M. A., Gurr G. M., Wratten S. D. 2016. Beyond nectar provision: the other resource
789 requirements of parasitoid biological control agents. *Entomologia Experimentalis et Applicata*
790 159(2): 207-221.

791 Global Newswire. 2019. Sustainable ag practices are a win-win, Montana organic farmers tells
792 Congress. In [https://www.marketwatch.com/press-release/sustainable-ag-practices-are-a-win-](https://www.marketwatch.com/press-release/sustainable-ag-practices-are-a-win-win-montana-organic-farmer-tells-congress-2019-04-11)
793 [win-montana-organic-farmer-tells-congress-2019-04-11](https://www.marketwatch.com/press-release/sustainable-ag-practices-are-a-win-win-montana-organic-farmer-tells-congress-2019-04-11)

794 Godfray H.C.J., Beddington J.R., Crute I.R., Haddad L., Lawrence D., Muir J.F., Pretty J.,
795 Robinson S., Thomas S.M., Toulmin C. 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion
796 people. *Science* 327(5967): 812-818.

797 Goldman R. L., Thompson B. H., Daily G. C. 2007. Institutional incentives for managing the
798 landscape: Inducing cooperation for the production of ecosystem services. *Ecological*
799 *Economics* 64(2): 333-343.

800 Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M. H., Meynard, J. M., Reau, R., & Savini, I. (2017).
801 Ecophyto, the French action plan to reduce pesticide use: a failure analyses and reasons for
802 hoping. *Cahiers Agricultures*, 26(1).

803 Gurr, G. M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & You, M. (2017). Habitat management to suppress
804 pest populations: progress and prospects. *Annual review of entomology*, 62, 91-109.

805 Haspel T. 2014. Small vs. large: Which size farm is better for the planet? In
806 [https://www.washingtonpost.com/lifestyle/food/small-vs-large-which-size-farm-is-better-for-](https://www.washingtonpost.com/lifestyle/food/small-vs-large-which-size-farm-is-better-for-the-planet/2014/08/29/ac2a3dc8-2e2d-11e4-994d-202962a9150c_story.html?noredirect=on&utm_term=.5b693ce0d0f6)
807 [the-planet/2014/08/29/ac2a3dc8-2e2d-11e4-994d-](https://www.washingtonpost.com/lifestyle/food/small-vs-large-which-size-farm-is-better-for-the-planet/2014/08/29/ac2a3dc8-2e2d-11e4-994d-202962a9150c_story.html?noredirect=on&utm_term=.5b693ce0d0f6)
808 [202962a9150c_story.html?noredirect=on&utm_term=.5b693ce0d0f6](https://www.washingtonpost.com/lifestyle/food/small-vs-large-which-size-farm-is-better-for-the-planet/2014/08/29/ac2a3dc8-2e2d-11e4-994d-202962a9150c_story.html?noredirect=on&utm_term=.5b693ce0d0f6)

809 Hass A.L., Kormann U.G., Tscharntke T., Clough Y., Baillod A.B., Sirami C., Fahrig L., Martin
810 J.L., Baudry J., Bertrand C., Bosch J. 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-
811 scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western
812 Europe. *Proc. R. Soc. B* 285(1872): 20172242.

813 He, Y., Zhao, J., Zheng, Y., Desneux, N., & Wu, K. (2012). Lethal effect of imidacloprid on
814 the coccinellid predator *Serangium japonicum* and sublethal effects on predator voracity and
815 on functional response to the whitefly *Bemisia tabaci*. *Ecotoxicology*, 21(5), 1291-1300.

816 Heimbach U., Stähler M., Schwabe K., Schenke D., Pistorius J., Georgiadis P. T. 2014.
817 Emission of pesticides during drilling and deposition in adjacent areas. *Julius-Kühn-Archiv*
818 (444): 68.

819 Hulme P. E. 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation
820 war? *Oryx* 37(2): 178-193.

821 Ibrahim I.H.M., Gilfoyle L., Reynolds R., Voulvoulis N. 2019. Integrated catchment
822 management for reducing pesticide levels in water: Engaging with stakeholders in East Anglia
823 to tackle metaldehyde. *Science of the total environment* 656: 1436 – 1447.

824 Jauker F., Diekoetter T., Schwarzbach F., Wolters V. 2009. Pollinator dispersal in an
825 agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and
826 distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24(4): 547-555.

827 Jokanovic M. 2018. Neurotoxic effects of organophosphorus pesticides and possible
828 association with neurodegenerative diseases in man: A review. *Toxicology* 410: 125 – 131.

829 Jonsson M., Wratten S. D., Landis D. A., Gurr G. M. 2008. Recent advances in conservation
830 biological control of arthropods by arthropods. *Biological control* 45(2): 172-175.

831 Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton,
832 C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M.E., (2018). Crop pests and
833 predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of*
834 *the National Academy of Sciences*, 115(33): E7863-E7870.

835 Kilpatrick S., Rosenblatt T. 1998. Information vs training: issues in farmer learning. *The*
836 *Journal of Agricultural Education and Extension* 5(1): 39-51.

837 Kip-Tot, E., Lukuyu, B., Franzel, S., & Place, F. 2011. Farmers teaching farmers: challenges
838 and opportunities of using volunteer farmers in technology dissemination. In *International*
839 *Conference on Innovations in Extension and Advisory Services, November* (pp. 15-18).

840 Kogan M. 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary
841 developments. *Annual review of entomology* 43(1): 243-270.

842 Lacey L. A., Frutos R., Kaya H. K., Vail P. 2001. Insect pathogens as biological control agents:
843 do they have a future? *Biological control* 21(3): 230-248.

844 Langellotto G. A., Denno R. F. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-
845 structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139(1): 1-10.

846 Leach A.W., Mumford J.D. 2008. Pesticide Environmental Accounting: A method for assessing
847 the external costs of individual pesticide applications. *Environmental Pollution* 151: 139-147.

848 Letourneau D.K., Armbrecht I., Rivera B.S., Lerma J.M., Carmona E.J., Daza M.C., Escobar
849 S., Galindo V., Gutiérrez C., López S.D., Mejía J.L. 2011. Does plant diversity benefit
850 agroecosystems? A synthetic review. *Ecological applications* 21(1): 9-21.

851 Lew, S., Lew, M., Szarek, J., & Mieszczynski, T. (2009). Effect of pesticides on soil and aquatic
852 environmental microorganisms - a short review. *Fresenius Environmental Bulletin*, 18(8),
853 1390-1395.

854 Lin B. B. 2011. Resilience in agriculture through crop diversification: adaptive management
855 for environmental change. *BioScience* 61(3): 183-193.

856 Lindahl A. M., Bockstaller C. 2012. An indicator of pesticide leaching risk to groundwater.
857 *Ecological Indicators* 23: 95-108.

858 Liu B., Yang L., Yang Y., Lu Y. 2016. Influence of landscape diversity and composition on the
859 parasitism of cotton bollworm eggs in maize. *PloS one* 11(2).

860 Liu B., Yang L., Zeng Y., Yang F., Yang Y., Lu Y. 2018. Secondary crops and non-crop habitats
861 within landscapes enhance the abundance and diversity of generalist predators. *Agriculture,*
862 *Ecosystems & Environment* 258: 30-39.

863 Liu T., Wang X., Chen D., Li Y., Wang F. 2018. Growth, reproduction and biochemical toxicity
864 of chlorantraniliprole in soil on earthworms (*Eisenia fetida*). *Ecotoxicology and Environmental*
865 *Safety* 150: 18-25.

866 Lu Y., Wu K., Jiang Y., Guo Y., Desneux N. 2012. Widespread adoption of Bt cotton and
867 insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature*, 487(7407), 362.

868 Lundgren, J. G., Hesler, L. S., Clay, S. A., & Fausti, S. F. (2013). Insect communities in
869 soybeans of eastern South Dakota: The effects of vegetation management and pesticides on
870 soybean aphids, bean leaf beetles, and their natural enemies. *Crop Protection*, 43, 104-118.

871 Martin, E. A., Seo, B., Park, C. R., Reineking, B., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Scale-
872 dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop
873 herbivory, and yields. *Ecological applications*, 26(2), 448-462.

874 Matthews A. 2013. Greening agricultural payments in the EU's Common Agricultural Policy.
875 *Bio-based and Applied Economics* 2(1): 1-27.

876 Nagayets O. 2005. Small farms: current status and key trends. *The future of small farms* 355.

877 Nicholls C. I., Altieri M. A. 2013. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators
878 in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable development* 33(2): 257-274.

879 Olsson R. 1988. Management for success in modern agriculture. *European review of*
880 *agricultural economics* 15(2-3): 239-259.

881 Osawa N. 2000. Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia*
882 *axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics.
883 *Population Ecology* 42(2): 115-127.

884 Peattie, K. (2001). Towards sustainability: the third age of green marketing. *The Marketing*
885 *Review*, 2(2), 129-146.

886 Pimentel D., Peshin, R. 2014. *Integrated pest management: pesticide problems* (Vol. 3).
887 Springer Science & Business Media.

888 Pingali, P. L. (2012). Green revolution: impacts, limits, and the path ahead. Proceedings of the
889 National Academy of Sciences, 109(31), 12302-12308.

890 Potter C., Lobley M. 1993. Helping small farms and keeping Europe beautiful: a critical review
891 of the environmental case for supporting the small family farm. *Land Use Policy* 10(4): 267-
892 279.

893 Provost D., Gruber A., Pierre L.E., Jaffré A., Loyant V., Loiseau H., Vital A., Brochard P.,
894 Baldi I. 2007. Brain tumors and exposure to pesticides: a case-control study in southwestern
895 France. *Occupational and environmental medicine*

896 Rand T. A., Tscharntke T. 2007. Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and
897 specialist aphid natural enemies. *Oikos* 116(8): 1353-1362.

898 Rasmussen K. J. 1999. Impact of ploughless soil tillage on yield and soil quality: a Scandinavian
899 review. *Soil and Tillage Research* 53(1): 3-14.

900 Redlich S., Martin E. A., Steffan-Dewenter I. 2018. Landscape-level crop diversity benefits
901 biological pest control. *Journal of Applied Ecology* DOI: 10.1111/1365-2664.13126

902 Rigby D., Young T., Burton M. 2001. The development of and prospects for organic farming
903 in the UK. *Food policy*, 26(6), 599-613.

904 Schmitz J., Hahn M., Brühl C. A. 2014. Agrochemicals in field margins—An experimental field
905 study to assess the impacts of pesticides and fertilizers on a natural plant community.
906 *Agriculture, ecosystems & environment* 193: 60-69.

907 Rusch A., Bommarco R., Jonsson M., Smith H. G., Ekbom B. 2013. Flow and stability of
908 natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale.
909 *Journal of Applied Ecology* 50(2): 345-354.

910 Stiling P., Cornelissen T. 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of
911 biological control agent performance. *Biological control* 34(3): 236-246.

912 Schellhorn N. A., Gagic V., Bommarco R. 2015. Time will tell: resource continuity bolsters
913 ecosystem services. *Trends in ecology & evolution* 30(9): 524-530.

914 Schellhorn, N. A., Bianchi, F. J. J. A., & Hsu, C. L. (2014). Movement of entomophagous
915 arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology*,
916 59, 559-581.

917 Sharpley R., Vass A. 2006. Tourism, farming and diversification: An attitudinal study. *Tourism*
918 *management* 27(5): 1040-1052.

919 Sirieix L., Delanchy M., Remaud H., Zepeda L., Gurviez P. 2013. Consumers' perceptions of
920 individual and combined sustainable food labels: a UK pilot investigation. *International*
921 *Journal of Consumer Studies* 37(2): 143-151.

922 Smith-Spangler, C., Brandeau, M. L., Hunter, G. E., Bavinger, J. C., Pearson, M., Eschbach, P.
923 J., et al. 2012. Are organic foods safer or healthier than conventional alternatives?: a systematic
924 review. *Annals of internal medicine*, 157(5), 348-366.

925 Stallman H. R., James H. S. 2015. Determinants affecting farmers' willingness to cooperate to
926 control pests. *Ecological economics* 117: 182-192.

927 Stamps W.T., Linit M.J. 2018. Plant diversity and arthropod communities: Implications for
928 temperate agroforestry. *Agroforestry Systems* 39: 73–89.

929 Stiling P., Cornelissen, T. 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of
930 biological control agent performance. *Biological control* 34(3): 236-246.

931 Symondson W.O.C., Sunderland K.D., Greenstone M.H. 2002. Can generalist predators be
932 effective biocontrol agents? *Annual review of entomology* 47(1): 561-594.

933 Thorbek P., Topping C. J. 2005. The influence of landscape diversity and heterogeneity on
934 spatial dynamics of agrobiont linyphiid spiders: an individual-based model. *Biocontrol* 50(1):
935 1-33.

936 Tschardt T., Karp D.S., Chaplin-Kramer R., Batáry P., DeClerck F., Gratton C., Hunt L., Ives
937 A., Jonsson M., Larsen A., Martin E.A. 2016. When natural habitat fails to enhance biological
938 pest control—Five hypotheses. *Biological Conservation* 204: 449-458.

939 Tuda M., Shima K. 2002. Relative importance of weather and density dependence on the
940 dispersal and on-plant activity of the predator *Orius minutus*. *Population Ecology* 44(3): 0251-
941 0257.

942 Valbuena D., Verburg P. H., Bregt A. K., Ligtenberg A. 2010. An agent-based approach to
943 model land-use change at a regional scale. *Landscape ecology* 25(2): 185-199.

944 Van der Valk, H., Koomen, I., Blacquiere, T., van der Steen, J. J. M., & Roessink, I. (2011).
945 Aspects determining the risk of pesticides to wild bees: risk profiles for focal crops on three
946 continents. Wageningen Agricultural University and Research Centre.

947 Van Lenteren J. C. 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of
948 natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57(1): 1-20.

949 Van Zanten B.T., Verburg P.H., Espinosa M., Gomez-y-Paloma S., Galimberti G., Kantelhardt
950 J., Kapfer M., Lefebvre M., Manrique R., Piorr A. Raggi M. 2014. European agricultural
951 landscapes, common agricultural policy and ecosystem services: a review. *Agronomy for*
952 *sustainable development* 34(2): 309-325.

953 Vasileiadis V.P., Moonen A.C., Sattin M., Otto S., Pons X., Kudsk P., Veres A., Dorner Z., van
954 der Weide R., Marraccini E., Pelzer E., Angevin F., Kiss J. 2013. Sustainability of European
955 maize-based cropping systems: Economic, environmental and social assessment of current and
956 proposed innovative IPM-based systems. *European Journal of Agronomy* 48: 1– 11.

957 Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J. M., Baudry J. 2013. The cropping
958 systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod
959 populations? *Agriculture, ecosystems & environment* 166: 3-14.

960 Velki, M., Weltmeyer, A., Seiler, T. B., & Hollert, H. (2019). Acute toxicities and effects on
961 multixenobiotic resistance activity of eight pesticides to the earthworm *Eisenia andrei*.
962 *Environmental Science and Pollution Research*, 26(5), 4821-4832.

963 Veres A., Petit S., Conord C., Lavigne C. 2013. Does landscape composition affect pest
964 abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems &*
965 *Environment* 166: 110-117.

966 Wahlang B. 2018. Exposure to persistent organic pollutants: impact on women's health.
967 *Reviews on Environmental Health* 33(4): 331-348.

968 Wang X. G., Keller M. A. 2003. Patch time allocation by the parasitoid *Diadegma semiclausum*
969 (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Effect of interpatch distance. *Journal of insect behavior*
970 16(2): 279-293.

971 Werling B. P., Meehan T. D., Robertson B. A., Gratton C., Landis D. A. 2011. Biocontrol
972 potential varies with changes in biofuel–crop plant communities and landscape perenniality.
973 *Gcb Bioenergy* 3(5): 347-359.

974 Wezel A., Casagrande M., Celette F., Vian J. F., Ferrer A., Peigné J. 2014. Agroecological
975 practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for sustainable development* 34(1):
976 1-20.

977 Wilson, C., & Tisdell, C. (2001). Why farmers continue to use pesticides despite environmental,
978 health and sustainability costs. *Ecological economics*, 39(3), 449-462.

979 Woodcock, B. A., Bullock, J. M., Shore, R. F., Heard, M. S., Pereira, M. G., Redhead, J. et al.
980 (2017). Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees.
981 *Science*, 356(6345), 1393-1395.

982 Wratten S. D., Gillespie M., Decourtye A., Mader E., Desneux N. 2012. Pollinator habitat
983 enhancement: benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*
984 159: 112-122.

985

986 List of figures

987

988 Figure 1. Schematic representation of two contrasted sites with low crop richness (A) and high
989 crop richness (B). Water is represented by blue, natural habitats by dark green and anthropised
990 uses by dark grey. All the other occupations are different types of crops.

991 Figure 2. Schematic representation of the agricultural network studied in relation to the
992 economic, social and environmental pillars. In grey are represented the stakeholders targeted,
993 in capital letters and bold arrows are the different relations between stakeholders. The thin
994 arrows represent purposes (normal arrows), objectives (dotted arrow) and hopes (dashed arrow)
995 of each stakeholders toward each pillar.

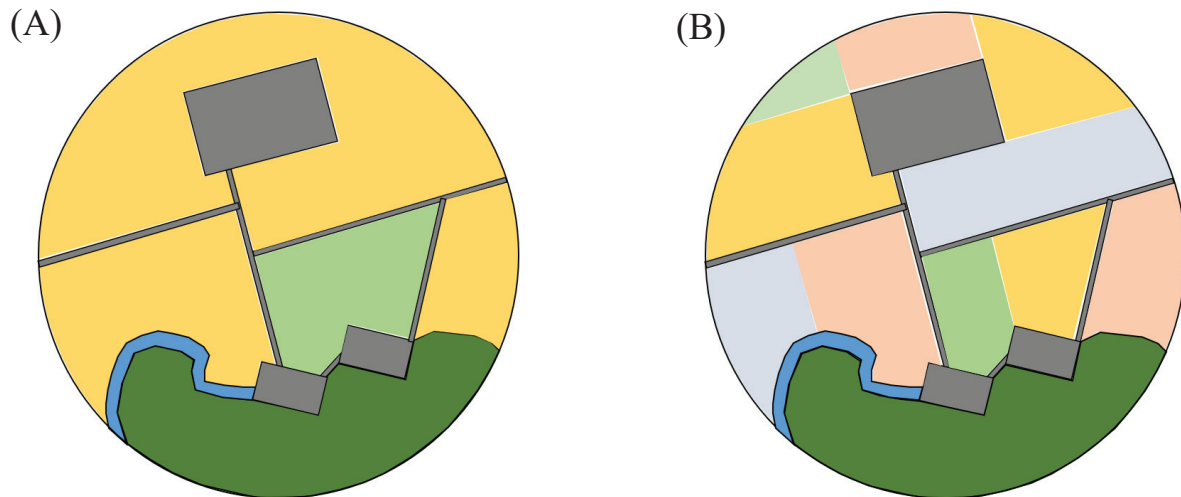
996 Figure 3. Representation of the conversion from one large monoculture field (top) to multiple
997 crop fields (down) with (A) potential NEs movement between the different crops in the
998 diversification system, with two type of options and (B) management of one crop in the different
999 options proposed. Option 1 is better for BCA movements between patches of crops and for farm
1000 management of crops.

1001 Figure 4. Schematic representation of the agricultural network studied in relation to the
1002 economic, social and environmental pillars with actions possibly taken by each stakeholders to
1003 implement new environmentally friendly practices. In grey are represented the stakeholders
1004 targeted with their respective actions in the associated box, in capital letters and bold arrows
1005 are the different relations between stakeholders. The thin arrows represent purposes (normal
1006 arrows), objectives (dotted arrow) and hopes (dashed arrow) of each stakeholders toward each
1007 pillar.

1008 Figures

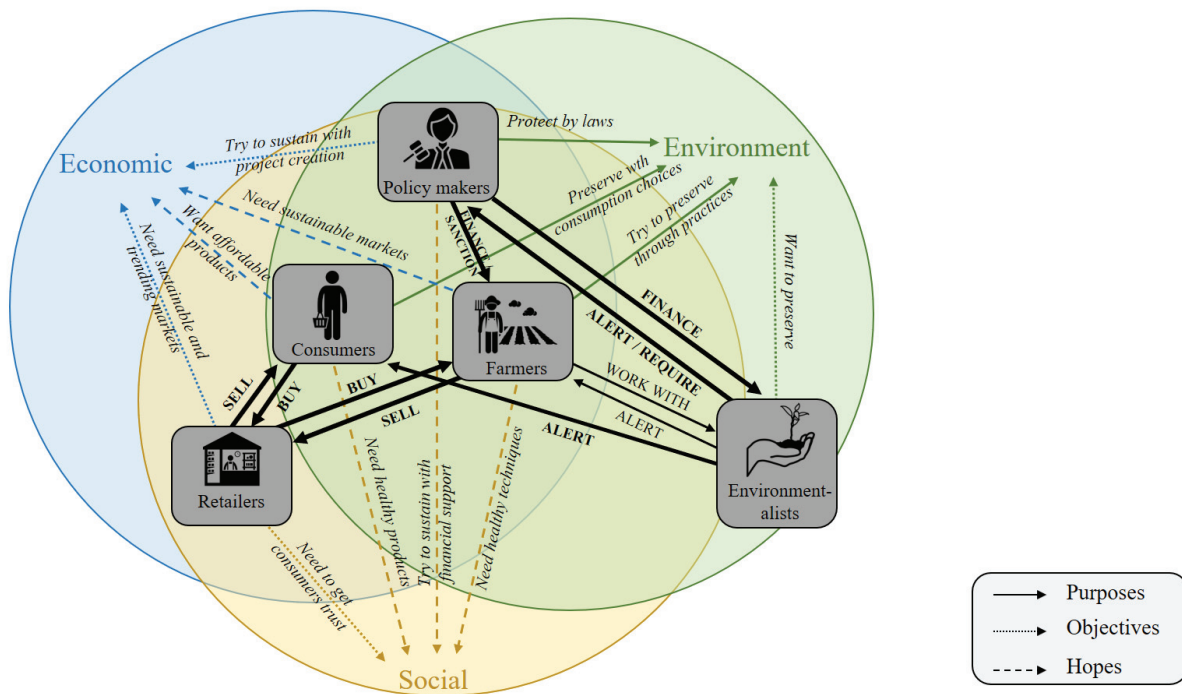
1009

1010 Figure 1.



1011

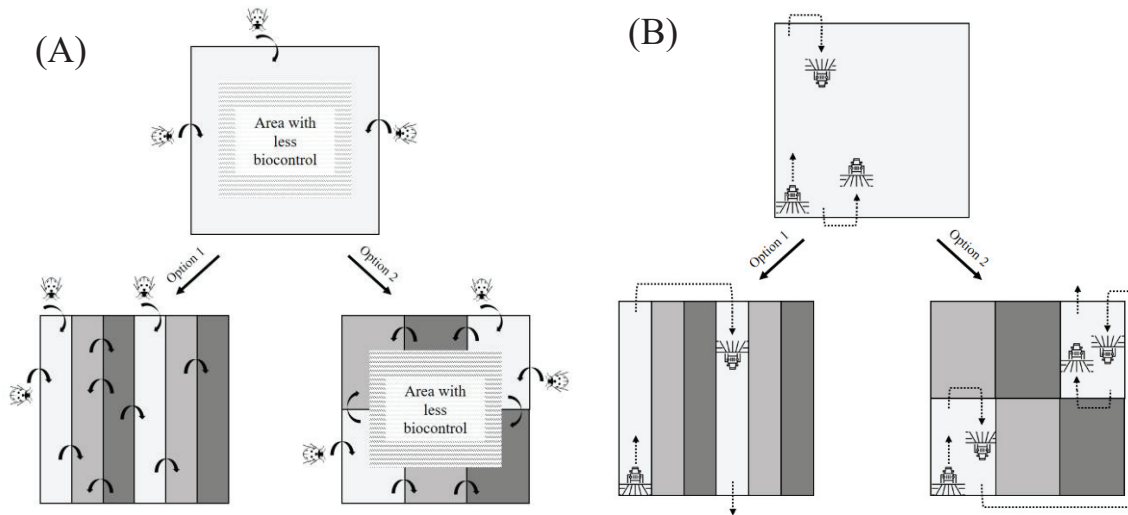
1012 Figure 2.



1013

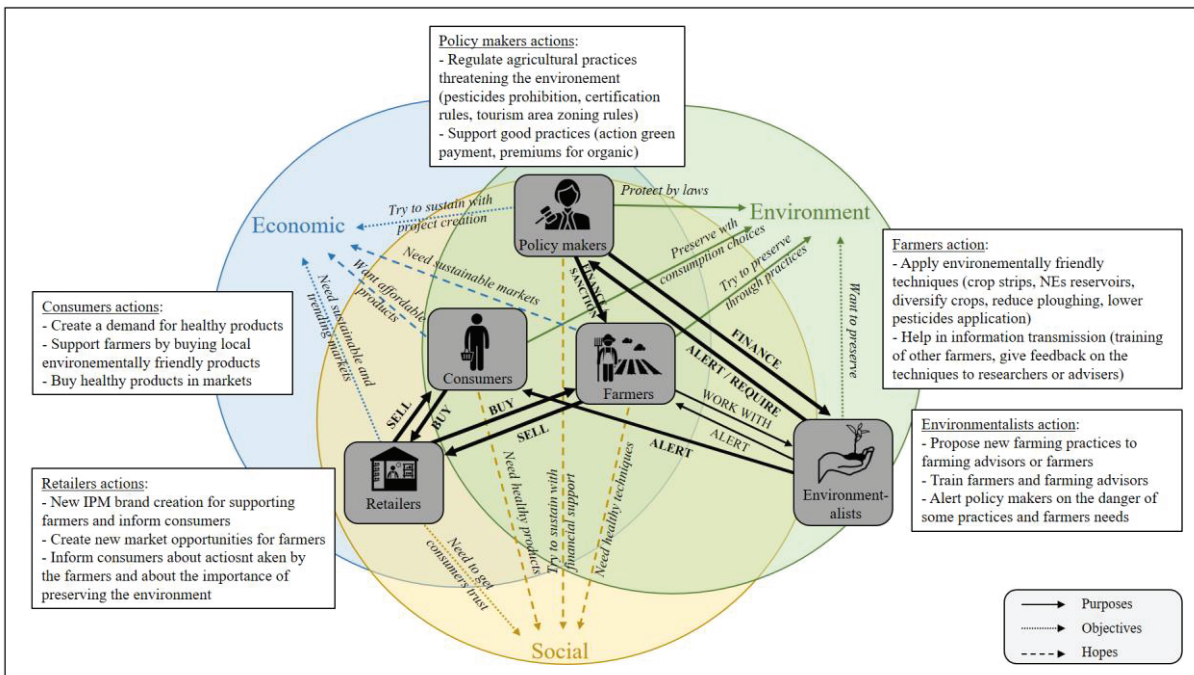
1014 Figure 3.

1015



1016

1017 Figure 4.



1018

1019

1020 PARTIE 2 : MISE EN APPLICATION DE LA THEORIE SUR DIFFERENTES ECHELLES
1021 D'ETUDES

1022

1023 Après avoir étudié la faisabilité économique et sociale d'implémenter dans les paysages
1024 agricoles plus de diversité cultivée en remplacement des grands champs de monoculture, j'ai
1025 décidé de mettre en application le système à plusieurs échelles. Les hypothèses derrière une
1026 diversification végétale dans l'espace et le temps sont d'abord que l'accès permanent à des
1027 ressources accessibles et diversifiées permettrait le maintien des populations d'ennemis naturels
1028 dans les zones cultivées. L'augmentation des populations d'ennemis naturels permettrait ainsi
1029 d'augmenter le biocontrôle et réduire notre dépendance aux pesticides de synthèse. Dans un
1030 premier temps, j'ai décidé de tester l'effet de la diversification de cultures dans le temps et
1031 l'espace sur la dynamique de population, la capacité de reproduction, le biocontrôle et le
1032 déplacement d'individus de type prédateurs généralistes en conditions contrôlées en laboratoire
1033 (Chap. 1 : Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de l'individu : effet
1034 sur l'efficacité du prédateur généraliste *H. axyridis* sur le biocontrôle de plusieurs espèces
1035 pucerons.). Ensuite, j'ai testé un dispositif très similaire en conditions contrôlée également mais
1036 à l'échelle d'une serre et sur une période plus longue afin de vérifier l'effet de la diversification
1037 végétale cultivée sur des populations d'ennemis naturels prédateurs généralistes omnivores
1038 (Chap. 2 : Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la population :
1039 effet sur le prédateur omnivore *N. tenuis* sur le biocontrôle d'œufs de lépidoptères.). Les
1040 prédateurs testés dans la première et la deuxième étude ne sont pas les mêmes ce qui ne permet
1041 pas de vérifier si sur une même espèce les effets identifiés à l'échelle d'un individu sont
1042 transférable à l'échelle d'une population. Cependant il est très intéressant de voir que les
1043 comportements des deux espèces, bien que différentes, sont les mêmes que l'on soit à l'échelle
1044 de l'individu ou l'échelle d'une population en serre. Dans un troisième chapitre, l'effet de la
1045 diversification végétale dans le temps et l'espace est testée à l'échelle du champ, permettant
1046 ainsi d'évaluer le système sur les ennemis naturels et ravageurs spontanément présents (Chap.
1047 3 : Effet de la diversité des plantes cultivées et d'une succession culturale variée dans l'espace
1048 et le temps sur les ennemis naturels spontanément présents à l'échelle du champ.). Enfin, dans
1049 un dernier chapitre, l'échelle réelle du paysage est abordée par l'analyse de paysages plus ou
1050 moins diversifiés en culture et leur effet sur l'abondance des ravageurs et ennemis naturels
1051 (Chap. 4 : Effet de la diversité des plantes cultivées et non cultivées à l'échelle du paysage.).

1052 Dans cette étude, la notion d'espace est abordée via l'analyse de la configuration des cultures,
1053 cependant l'aspect temps n'a pas pu être abordé par manque de temps.

1054

1055 **Chapitre 1. Effet d'une diversification spatio-temporelle des cultures à l'échelle de**
1056 **l'individu.**

1057

1058 **Résumé**

1059 La biodiversité des plantes ainsi que la disponibilité continue en nourriture diversifiée est
1060 connue pour avoir un impact positif sur le biocontrôle et les ennemis naturels qui le fournissent.
1061 Cependant, peu d'études ont évalué l'impact d'une disponibilité successive en nourriture dans
1062 l'espace et dans le temps, fournit par une diversité culturelle variable, sur le biocontrôle et le
1063 mouvement des ennemis naturels entre les cultures. Dans ce cadre-là, nous avons évalué en
1064 conditions contrôlées, à l'aide d'un dispositif de quatre cages connectées, l'effet d'une
1065 succession culturelle à forte diversité (tomate, courge, coton, soja) et à faible diversité (une seule
1066 culture) sur le prédateur *Harmonia axyridis* (Pallas). La dynamique de population, la fécondité,
1067 le taux de survie, les mouvements du prédateur ainsi que sa capacité de prédation sur pucerons
1068 sont évalués sur le cycle de succession culturelle. Le système mis en place permet de faire varier
1069 dans le temps, par l'implémentation différé de cultures associées aux pucerons, et l'espace, par
1070 la séparation des cultures par les cages, la disponibilité en nourriture pour le prédateur. De
1071 manière globale, les effets observés dans le système hautement diversifié en culture résultent
1072 de l'effet combinés des cultures testées seules sur le prédateur. En effet, l'impact des cultures
1073 seules avait un impact très important sur le prédateur : le nombre d'œufs pondus et le taux de
1074 survie des individus étaient plus important sur courge et la performance était bien plus faible
1075 sur soja et coton. Inversement, le biocontrôle était plus important en coton et soja seuls et moins
1076 important courge et tomate seules. Le spillover des prédateurs était le plus faible en coton seul
1077 et le plus élevé en courge seul, et montrait des tendances similaires en tomate seule, soja seul
1078 et système diversifié. Dans le système diversifié, la présence du prédateur était fortement
1079 corrélée à la présence de plante, et la population de pucerons était maintenue à un niveau faible
1080 et stable. De manière intéressante, bien que sa présence en cage avec plante était forte, le
1081 prédateur était également trouvé dans les autres cages en système diversifié, au contraire des
1082 tendances trouvées en courge ou tomate seules. Ces résultats montrent le potentiel d'un système
1083 diversifié en cultures à promouvoir la dispersion et le potentiel de recherche des prédateurs
1084 coccinelles.

1085 **Mots-clés :** polyculture, monoculture, diversité des ressources, coccinelle, prédateur
1086 généraliste, pucerons.

1087 **Differential spatial and temporal crop richness impact on biological control and spillover**
1088 **of natural enemies: a case study on *Harmonia axyridis***

1089

1090 Eva Thomine^{1*}, Adrien Rusch², Camille Supplisson¹, Lucie S. Monticelli¹, Edwige Amiens-
1091 Desneux¹, Anne-Violette Lavoit¹, Nicolas Desneux^{1*}

1092 ¹ *Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, UMR ISA, 06000 Nice, France*

1093 ² *INRA, ISVV, Univ. Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, UMR SAVE, F-33883 Villenave*
1094 *d'Ornon, France*

1095

1096 * corresponding authors: nicolas.desneux@inra.fr and eva.thomine@inra.fr

1097

1098 **Abstract**

1099 High plant biodiversity and landscape food provision stability is known to have a positive
1100 impact on biocontrol services provided by natural enemies. However, few studies have assessed
1101 how differential spatial and temporal crop richness actually impact biocontrol services, and
1102 notably how natural enemies may spill-over among crops. Within this framework, using a four-
1103 cage maze system under laboratory conditions, we evaluated the effect of a diversified crop
1104 system (four crops, namely cotton, tomato, squash and soybean) and low diversified crop
1105 systems (one single crop), on the generalist predator *Harmonia axyridis* (Pallas) and its
1106 predation capacity on aphids. The system varied food availability both in space, i.e. different
1107 cages, and in time, i.e. different dates of resources implementation. In general, the effects of
1108 crops on the natural enemies traits observed in the diversified crop system resulted from the
1109 average effects of the individual low diversified crop systems; the impact of the predator was
1110 highly dependent on the plant. Low diversified crop systems actually proved to be either very
1111 suitable for the predator's development (tomato and squash), or not at all (soybean and cotton),
1112 but inversely suitable in reducing pest population with lower efficacy in tomato and squash and
1113 higher efficacy in soybean and cotton. The spillover of the ladybird was strongest in the squash
1114 low diversified crop system and lowest in the cotton one, other systems showing intermediate
1115 spillover values. In the diversified crop system, the ladybird presence was always closely
1116 related to plant presence, and aphids population was maintained at a stable population increase.
1117 Still, the predator was also found in cages lacking plants, as opposed to the low diversified crop
1118 systems; this hinted at the potential of the highly diversified crop system to promote ladybird
1119 dispersal and increase foraging activity. We demonstrate that increasing crop diversity in
1120 agroecosystems may help promote biocontrol services provided by *H. axyridis* by promoting
1121 its spillover between crops (e.g. while the plants are senescing and/or when they are harvested).

1122 **Key words:** polyculture, monoculture, resource diversity, ladybird, generalist predator, aphid.

1123 Introduction

1124

1125 Modern agricultural practices, such as using chemical control on insect pest populations, have
1126 multiple side effects on other insect communities, including negative effects on natural enemies,
1127 thereafter named “NEs” (Kareiva 1987; Desneux et al., 2007; Lew et al., 2009; Hallmann et al.,
1128 2014; Tejada et al., 2015; Heimbach et al., 2017). By simplifying agricultural landscapes,
1129 modern agriculture leads to a reduction in habitat stability which is defined by the capacity of
1130 a habitat to maintain NEs, through the spatial and temporal continuum of its resources, a key to
1131 maintain NEs efficiency (Rand et al., 2006; Woodcock et al., 2016; Gurr et al., 2017). A
1132 growing body of evidence suggests that naturally occurring NEs could replace chemical inputs
1133 to control pest populations in many cases (Lu et al., 2012; Wratten et al., 2012; Jonsson et al.,
1134 2014; Karp et al. 2018; Jactel et al. 2019). The lack of habitat stability and/or food sources may
1135 lead to a decrease in arthropod biodiversity and could reduce biocontrol services provided by
1136 natural enemies (Veres et al., 2013; Martin et al., 2016). Continuity of nutritional resources is
1137 a key aspect for maintenance of food-web stability (Vasseur et al., 2013; Schellhorn et al.,
1138 2015). Habitat management to keep NEs in the fields and increase biocontrol is a key aspect
1139 used in Conservation Biological Control (Eilenberg et al., 2001). Conservation biological
1140 control is a technique used in biocontrol consisting in manipulating the habitats in order to make
1141 it suitable for NEs and therefore increase their presence and biocontrol in the fields.

1142 A management method often used in conservation biological control is the provision of semi-
1143 natural areas or ecological structures near or between crops (Rusch et al., 2016; Jankovic et al.,
1144 2017; Perovic et al. 2018; Jaworski et al. 2019). Landscape complexity strongly enhances
1145 biocontrol through the provision of alternate food sources such as preys and hosts as well as
1146 floral resources, e.g. nectar and pollen, and includes shelter from intrusions (Rand et al., 2006;
1147 Rusch et al., 2013; Gagic et al., 2016; Rusch et al., 2016; Gurr et al., 2017).

1148 However, natural areas are time-consuming for farmers to manage and can trigger the
1149 appearance of pests and weeds in adjacent fields and do not represent a direct source of income,
1150 which often discourages farmers from adopting these techniques (Bianchi et al. 2006; Burton
1151 et al. 2008; Brewer and Goodell, 2012).

1152 Another concept of CBC that has proved efficient and does not use natural areas as the main
1153 driving factor for biodiversity enhancement, is ecological engineering by increasing crop
1154 diversity (Altieri 1999; Gurr et al. 2004; Letourneau et al., 2011). Ecological engineering
1155 focuses mainly on maintaining continuous food source diversity in time and space in order to
1156 enhance NEs performance and therefore reduce pest pressure (Altieri, 1999; Vasseur et al.
1157 2013; Schellhorn et al. 2015). Studies undertaken on the effect on diversifying crop types on
1158 NEs have largely proved efficient on a field scale (Moreira et al., 2016; Letourneau et al., 2011).
1159 However, the underlying mechanisms leading to the positive interactions between natural
1160 enemies and the different type of crops have scarcely been evaluated. In order to complete their
1161 life cycle, some NEs may need continuous, diversified (Schellhorn et al., 2015) and
1162 complementary food sources such as pollen, nectar, hosts and prey (Altieri, 1999; Gurr et al.,
1163 2004; Langellotto and Denno, 2004; Letourneau et al., 2011; Rusch et al., 2013).

1164 Natural enemies are very diversified in terms of needs. Plant diversity is known to have a
1165 positive impact on most of NEs life history traits and performance (Poveda et al., 2008;
1166 Letourneau et al., 2011) as majority of them may need alternative food sources to complete
1167 their life cycle or for fitness increase. For example, some parasitoids need proteins coming from
1168 preys at their larval stages, and need pollen and nectar at their adult stages to increase their
1169 fitness (Géneau et al., 2103; Chan and Godfray, 1995). Some other natural enemies need to
1170 complete their diet with pollen and nectar in order to increase their longevity like for example
1171 the ladybirds (De Clerck et al., 2005). Therefore, by providing diversified resources through
1172 plant diversification, biocontrol can be increased (Gurr et al., 2017).

1173 Diversification of crops placed at close quarters and overlapping in time might therefore ensure
1174 (i) the presence of different plant and prey blends and food sources in the polycultural system
1175 might increase generalist predators' search behavior compared to monocultures and therefore
1176 increase their spillover between crop patches and consequently (ii) increase their offspring and
1177 survival rate, and (iii) the predation capacity of generalist predators by increasing their fitness.
1178 The well-known generalist predator, *Harmonia axyridis* Pallas, depends on different types of
1179 food sources, namely soft bodied insects such as aphids, their main food source, but also pollen
1180 and nectar from flowers (Spellman et al., 2006; Mathews et al., 2016; Wolf et al., 2018). Within
1181 this framework, under laboratory conditions, we targeted the possible direct effects of
1182 increasing functional crop diversity, both in space and time, on the population dynamics, the
1183 spillover, that we define in this study as the movement of the predator from one cage to another
1184 for food search, and the predation performance of *H. axyridis*. With regard to our small scale
1185 study, we compared a system with only one crop, so called "Monoculture" in this study, to a
1186 more diversified one composed by four crops, so called "Polyculture" in this study.

1187

1188 **Material and methods**

1189

1190 Biological Materials

1191 *Plants*

1192 Four different plants were tested during the study: tomato (*Solanum lycopersicum*, Nano
1193 variety), soybean (*Glycine max*, Merrill variety), cotton (*Gossypium hirsutum*, Zongmian 49
1194 variety) and squash (*Cucurbita moschata*, Butternut variety). These crop plants were chosen
1195 for their complementary functional traits, i.e. flowering periods, nectar and pollen availability
1196 (Table S1, Supplementary Material) and plant structure, as well as for their economic
1197 importance in the agricultural world (source: FAO Statistic division, FAOSTAT 2018). During
1198 the experimental period, as plants were too young to provide any flowers, artificial nectar was

1199 administered on squash and soybean using a mixture of water and honey with 1:4 honey for
1200 water (Hogg et al., 2011) applied on a cotton placed around the stem during the entire
1201 experimental period. Tomato and cotton plants were not provided with artificial nectar as the
1202 tomato plant does not produce nectar accessible to ladybirds whereas cotton produced its own
1203 extrafloral nectar (on the mid-rib of the leaves) available for the predator during the
1204 experimental period (Röse et al., 2006). All plants were grown under the same conditions in a
1205 growth chamber maintained at $25 \pm 2^\circ\text{C}$; LD 15:9; 70 % RH. Tomato and squash plants were 3
1206 weeks old, and soybean and cotton plants were 4 weeks old when they were inserted into the
1207 experimental setup.

1208

1209 *Pests*

1210 The pests species were selected according to two main criteria: 1) pest type naturally found on
1211 the selected crops and 2) the pest best suited to the needs of the natural enemy. Therefore, all
1212 the pests were aphids, namely: *Aphis gossypii* Glover on cotton and squash, *Aphis glycines*
1213 Matsumura on soybean and *Macrosiphum euphorbiae* Thomas on tomato. The three aphid
1214 species were reared under laboratory conditions on their respective host crop plants ($25 \pm 2^\circ\text{C}$;
1215 LD 15:9; 50 – 70 % RH).

1216

1217 *Predator*

1218 The predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas), was reared under laboratory conditions
1219 and fed, at the same time, on both *Macrosiphum euphorbiae* and *Metopolophium dirhodum* on
1220 tomato and wheat plants, respectively. A mixture of 1:4 honey:water solution was added on
1221 small tubes in the cages ($25 \pm 2^\circ\text{C}$; LD 15:9; 50 – 70 % RH). Before starting the experiment,
1222 one sexually mature male and one sexually mature female were selected seven days after
1223 emerging from the pupae (Pervez and Omkar, 2006). After identifying males and females
1224 (McCornack et al., 2007), couples were placed in separate boxes in order to check that eggs

1225 were laid. When egg presence confirmed sexual maturity, one male/female couple was
1226 introduced into one of the four experimental cages at the beginning of the experiment.
1227 Therefore, one pair of male/female couple was present in one “four-cage” system.

1228

1229 Experimental design

1230 The experimental system is composed by 4 inter-connected cages by means of mesh tunnels in
1231 order to allow the predator spillover. Each cage was linked to six tunnels: two per side (one up
1232 and one down) on three sides of the cages. This design facilitated predator spillover from one
1233 cage to another (see Fig.1 for pictures and schemes of the experimental design). One plant and
1234 its associated pests were placed in one cage following a chronological order.

1235 In order to evaluate the impact of plant diversity and associated preys on the predator population
1236 and its activity, the following treatments were used: (i) the polyculture system consisting of
1237 four crop species, one crop per cages, in the following chronological order: the first plant was
1238 introduced into cage 1 on day 1 and cut on day 10; the second was introduced into cage 2 on
1239 day 5 and cut on day 15; the third was introduced into cage 3 on day 10 and cut on day 20; and
1240 the fourth was introduced into cage 4 on day 15 and cut on day 25 (Fig.1 B); (ii) monoculture
1241 systems with only one crop species in the “four cages” system. In order to allow the aphids to
1242 colonize the plant before being exposed to the predators, 100 aphids were put on each plant 5
1243 days before being introduced into the four cage system. Simulation of the crop harvest was
1244 carried out by cutting one plant every 5 days and pest population was counted after plant cutting.
1245 A couple of sexually mature male and female predators was introduced on the first day of the
1246 experiment. The plants were physically separated in order to assess the position of the predator
1247 individuals, i.e. adults, eggs, nymphs and larvae, at each sampling time throughout the 25 days,
1248 which corresponds to the life cycle of the predator from egg to immature adults. While cutting
1249 the plants, the predators on plants and cages, in each cage, were counted, thus enabling
1250 assessment of predator numbers and spillover.

1251 The control consisted of the same experimental system but without predators, which enabled
1252 the evaluation of aphid population growth without predators in the tested systems. 20 replicates
1253 were done for the polyculture treatment and 20 replicates were done for the monocultures in
1254 which each monoculture (tomato, squash, cotton and soybean) was replicated 5 times.

1255

1256 Variables measured

1257 During the experiment we sampled the number of eggs laid by the female predator, the number
1258 of larvae on every stages, the number of pupae and the number of young and old adults every
1259 5 days in the entire “four cages” system. The number of aphids was assessed when the plant
1260 was introduced in the cage (before exposure to the predator) and when the plant was cut (after
1261 exposure to the predator). Here is a short clarification for the example of polyculture: the
1262 number of aphids on tomato was assessed at d0 and at d10; on soybean the number of aphids
1263 was assessed on d5 and on d15; on cotton the number of aphids was assessed on d10 and on
1264 d20; and on squash the number of aphids was assessed on d15 and on d25.

1265 In total, 3 variables were measured as a proxy of predator life history traits: (i) the fecundity,
1266 which was evaluated by assessing the cumulated number of eggs laid by the female predator,
1267 (ii) and two ways of measuring predator survival: the number of larvae, pupae and adults present
1268 the last day of the experiment and the survival rate of the predator on an entire experimental
1269 period (ratio between the number of young adults on day 25 and the number of laid eggs
1270 between day 5 and day 10).

1271 The predator capacity to exert an efficient biocontrol on aphids was measured by calculating
1272 the aphid growth rate in the treatments with the predator and the associated treatments without
1273 predator. Aphid growth rate per predator individual was calculated by dividing the number of
1274 aphids after exposure to the predator minus the number of aphids before exposure, over the
1275 number of aphids before exposure, and by dividing the result by the number of predators at
1276 adult and larval stages. Difference in predator performance was assessed by comparing the

1277 aphid growth rate per predator individuals regarding the different treatments; difference of
1278 aphid growth per treatment was assessed by comparing the aphid growth rate per treatment
1279 without the predator. Finally, the efficacy of biocontrol in each treatment was assessed by
1280 comparing the aphid growth rate with and without predator, each treatment separately.
1281 Finally, in order to estimate the spillover of the predators, the presence of female adults, who
1282 act as the main drivers of population spread (Evans, 2003), was recorded in each cage on each
1283 sampling day (d5, d10, d15, d20, d25) throughout the entire sampling period. An index of
1284 spillover was established. The spillover was considered effective when the female adult was
1285 found in a cage containing a plant, that is to say: in cage 1 on day 5, in cage 1 or 2 on day 10,
1286 in cage 2 or 3 on day 15, in cage 3 or 4 on day 20 and in cage 4 on day 25. If the adult was
1287 found in a cage where no plant was present, then the spillover was considered ineffective.

1288

1289 Statistical Analysis

1290 Predator life history traits, biocontrol efficiency and spillover were assessed comparing both
1291 polyculture and monoculture treatments. The polyculture and monoculture systems were
1292 compared following two different approaches: 1) by analysing polyculture vs. all monoculture
1293 systems clustered, i.e. the average of each variable on cotton, tomato, squash and soybean
1294 monoculture; and 2) by analysing polyculture vs. separate monocultures, i.e. the actual results
1295 in each monoculture compared to polyculture in order to test the effect of each crop on the
1296 predator features.

1297 The effect of crop diversity on the cumulated number of eggs laid and on the number of
1298 individuals was analyzed with a Generalized Linear Model (GLM) following a Poisson error
1299 distribution. The effect of crop diversity on the survival rate was evaluated with a Linear Model
1300 (LM) after verification of the Gaussian distribution of the data using a Shapiro test. Tukey's
1301 post-hoc analysis (multcomp package [Hothorn et al., 2017]) in order to test respective
1302 differences between polyculture and separated monocultures.

1303 The effect of crop diversity on the aphid growth rate per predator as well as the aphid growth
1304 rate in control treatments were evaluated with a LM after verification of the Gaussian
1305 distribution of the data using a Shapiro test. A multiple comparison Tukey's post-hoc analysis
1306 (multcomp package [Hothorn et al., 2017]) tested the respective differences between
1307 polyculture and separate monocultures. Each treatment was compared with its control treatment
1308 with a one-way ANOVA followed by a Chi² test.

1309 Concerning the spillover, an index of 1 was attributed when the spillover was considered
1310 effective, and an index of 0 was attributed when the spillover was considered ineffective. The
1311 indexes were analysed in a binomial model as variable to explain called "spillover index",
1312 regarding the explanatory variable "treatment". Spillover differences between the treatments
1313 were evaluated with a GLM following a Binomial error distribution. Additionally, differences
1314 between the presence of female adults per cage and per day were assessed with a GLM
1315 following a Binomial error distribution in order to clarify the movement of the individuals
1316 within each treatment.

1317 Statistical tests were performed with the R 3.5.1 software (R Core Team, 2018).

1318

1319 Results

1320 Predator life history traits

1321 Predator fecundity was given with the cumulated number of eggs laid on an entire
1322 experimental period, i.e. 25 days. On tomato, soybean and squash monoculture, the number of
1323 eggs was always superior to 25. On the other hand, in polyculture and on cotton monoculture,
1324 the number of eggs laid in an entire period varied from 0 to more than 200 showing the potential
1325 unsuitability of cotton for the predator fecundity. The cumulated number of eggs laid by the
1326 predator was similar in both treatments when polycultural systems were compared to the
1327 clustered monoculture systems (Fig. 2 A; $\chi^2_1: 2.893, P = 0.088$). However, when comparing the
1328 polycultural treatment to separate monocultures, the total cumulated number of eggs laid during

1329 the entire experiment was significantly higher in the squash monoculture compared to the others
1330 and the cumulated number of eggs laid was significantly lower in cotton monoculture (Fig. 2
1331 B; χ^2_4 : 2473, $P < 0.001$). The polyculture, the tomato monoculture and the soybean monoculture
1332 showed a similar intermediate number of cumulated eggs laid (Fig. 2 B).

1333 In terms of survival, the number of individuals present the last day of the experiment
1334 was first evaluated. Except in squash monoculture, in all other treatments the number of
1335 individuals present the last day of the experiment varied from 0 to 31 showing the high
1336 variability in crop suitability for predator survival. The number of individuals present in the
1337 polycultural system on the last day of the experimental period was similar to the one in the
1338 clustered monocultures (Fig. 3 A; χ^2_1 : 2.42, $P = 0.119$). However, when comparing polyculture
1339 to the separate monocultures, the squash monoculture showed a significantly higher number of
1340 individuals than the other treatments (Fig. 3 B; χ^2_4 : 272.54, $P < 0.001$). The polyculture had an
1341 intermediate number of individuals, followed by the tomato monoculture, the soybean and last
1342 of all, the cotton monoculture, which had a significantly lower number of individuals than the
1343 other treatments (Fig. 3 B; all $P < 0.001$).

1344 The other metric used to evaluate predator survival was the survival rate which, as
1345 reminder, is ratio between the number of young adults on day 25 and the number of laid eggs
1346 between day 5 and day 10. Similarly to the results showing the number of individuals present
1347 the last day of the experiment, except in squash which show a survival rate varying between 6.5
1348 and 16, the survival rate varied in other treatments between 0 (no survival at all) and 15. The
1349 survival rate in cotton was the lowest with no survival at all. The survival rates of predators in
1350 the polyculture and the clustered monocultures were similar (Fig. 4 A; $F_{1,34}$: 2.468, $P = 0.125$).
1351 However, when polyculture was compared to separate monocultures, there was a significantly
1352 higher survival rate in squash monoculture (Fig. 4 B; $F_{4,31}$: 7.459, $P < 0.001$). The survival rate
1353 of predators was significantly lower in polyculture, as well as in soybean and cotton

1354 monocultures. The tomato monoculture rated second highest, but no differences between the
1355 squash monoculture and the other treatments were observed (Fig. 4 B).

1356

1357 Spillover

1358 The spillover was evaluated by means of an index of movement (sp-index). The index was
1359 equal to 1 when the predator was found in a cage with a plant, and an index of 0 was given
1360 when it was found in a cage without plant, or in the corridor.

1361 The spillover index was not significantly different when polyculture was compared to clustered
1362 monocultures, and the index revealed that the predator was present equally both in cages with
1363 plants and in cages without plants (Fig 6 A; χ^2_1 : 0.42, P=0.51). When monocultures were
1364 compared separately to polyculture, the index of spillover was significantly different between
1365 the treatments (Fig. 6 B; χ^2_4 : 14.7, P=0.005). The presence of the female predator in cages with
1366 plants in cotton monoculture was very low (mean sp-index: 0.2); on the other hand, in squash
1367 the female predator strongly followed the presence of plant in the cage (mean sp-index: 0.7).
1368 The female predator was equally present in both cages with and without plant in the polyculture
1369 treatment (mean sp-index: 0.5) with however no differences in spillover with the other
1370 treatments. More data about the female predator spillover within each treatment in each cage
1371 and on each sampling date has been given in the Supplementary figures (Fig. S1 for polyculture
1372 and Fig. S2 for monocultures). Discussion of differences in the behavior of the female predators
1373 has been provided hereunder.

1374

1375 Predation activity

1376 Aphid growth rate was calculated as a proxy of predation activity. The higher the growth is, the
1377 less efficient was the predation. When each treatment with predator was compared to its control
1378 without predator, the analysis showed in each case a significant reduction in the aphid growth

1379 when the predator was present, implying that aphid control was effective in each treatment (Fig.
1380 5; all $P < 0.001$).

1381 When the different treatments were compared in the presence of the predators, polyculture and
1382 clustered monocultures showed a similar aphid growth rate per predator individuals ($F_{1,158}$:
1383 0.63, $P = 0.42$). However, when polyculture was compared to clustered monocultures, significant
1384 differences between treatments were noted (Fig. 5; $F_{4,155}$: 7.07, $P < 0.001$). The lower aphid
1385 growth rates were observed in soybean monoculture, followed by cotton monoculture and
1386 polyculture, showing therefore a higher control efficacy by the predators in these treatments.
1387 Finally, when aphid growth rate was assessed per treatment in the controls, aphid growth rate
1388 was significantly more important in squash monoculture compared to the other treatments. On
1389 the other hand, the aphid growth rate was significantly lower in cotton monoculture but not
1390 different from the one in tomato monoculture and polyculture (Fig. 5; $F_{4,155}$: 10.5, $P < 0.001$).

1391

1392 Discussion

1393 Food provision diversification in space and time is likely to increase natural enemies'
1394 reproduction rates, survival and predation efficiency. In our experiment, results showed that in
1395 terms of population dynamics, the squash monoculture was systematically and significantly
1396 better for predator development, showing significantly higher numbers of cumulated number
1397 of eggs laid by the predator, higher numbers of predator individuals present on the last day of
1398 experiment and higher predator survival rates. Soybean and cotton monocultures showed
1399 significantly lower performance for these three variables and polyculture and tomato
1400 monoculture were almost similar. Predation performance, evaluated through the aphid growth
1401 rate in the presence and in the absence of the predator, showed that predation was significantly
1402 higher in the presence of the predator. However, when treatments were compared, predation
1403 was significantly higher in cotton and soybean monocultures followed by polyculture whereas

1404 the lowest predation was found in tomato and squash monocultures. Spillover of female
1405 predators was found to be significantly higher in squash monoculture and significantly lower
1406 in cotton monoculture, while spillover in polyculture, tomato and soybean monocultures was
1407 similar but was not different from the one in squash monoculture or in cotton monoculture.

1408 When assessing predator population dynamics, the predation efficiency and the
1409 spillover, our results suggest that polyculture is a result of the average effects of the clustered
1410 monocultures. The differences in performance of the predator in the various treatments
1411 considered may be explained by two main phenomena: firstly, the indirect effect of the plant
1412 modulating aphid nutritional value, and secondly prey availability to the predator (Kagata et
1413 al., 2005; Mooney et al., 2012).

1414 As the number of aphids was higher in squash, as shown in the control treatment, the
1415 female predator may tend to lay more eggs on that plant (Koch, 2003) as it gives more food
1416 resources for the predator population to grow than the other treatments. Consequently, the
1417 number of eggs laid (Evans and Dixon, 1986) and predator survival are higher on this crop. A
1418 previous study showed that the presence of aphids boosts mating by olfactory and visual
1419 stimulation of the adult ladybirds (Obata, 1997). In the squash monoculture the aphids were
1420 strongly aggregated on the leaves because the plants were adapted to their development. In so
1421 doing, larvae were able to search for their food intensively. Therefore, this increased their
1422 chances in reaching the different development stages. However, the increased aphid population
1423 growth might have reduced the predation efficacy of the predator. Indeed, predators, on the
1424 contrary of parasitoids, are limited by their satiation state (Symondson et al., 2002). The high
1425 number of aphids might not have been compensated by the number of predators too low to
1426 reduce the aphids population.

1427 The reduced number of aphids in cotton relative to squash may have diminished the
1428 reproductive stimulation of the predator (Obata, 1997) and therefore reduced the number of

1429 eggs laid. In cotton monoculture the number of predator was sufficient to drastically reduce the
1430 number of aphids, which developed less efficiently on this last crop, and lead to increased
1431 predation efficiency. However, the nutritional value of the aphids developing on the cotton plant
1432 was not adapted for predator survival. Indeed, on the cotton plant, we observed that the aphids
1433 developed a small morph called the “dwarf morph” (Watt and Hales, 1996) which can be
1434 produced by the aphid population due to the presence of natural enemies (Mondor et al., 2004).
1435 This morph develops at a lower rate than other morphs (Watt and Hales, 1996) which explains
1436 the lower population growth in the control treatment. Interestingly, the same aphid species was
1437 used on squash and cotton crops, *Aphis gossypii*, but developed very differently on different
1438 crops. The direct influence of the crops on the aphid development underlined the indirect effect
1439 of crops on predator population development.

1440 The aphid population growth in soybean was relatively high and associated control of
1441 aphids in the presence of the predator was also high. However, the predator population survival
1442 rate on soybean monoculture was low, showing that despite the high nutritional intake from
1443 predation on aphid, the larvae could not reach the adult stage. This might be explained by one
1444 particular phenomenon that was observed during the experimental period. The eggs in soybean
1445 monoculture were systematically laid on the cages and not on the plant, which differed from
1446 the other treatments where eggs were laid both on cages and plants. This phenomenon could
1447 explain how difficult it was for the small larvae hatching on the cage to find food quickly
1448 enough to survive as the soybean plant at the plant’s early stage of development was thin and
1449 barely touching the cage. Added to this fact, the thin branches of the soybean plant and its leaf
1450 softness might have reduced the capacity of the female ladybird to lay eggs on it. In the case of
1451 tomato and squash, which are wider than cotton or soybean plants and therefore touching the
1452 cage with their leaves, when eggs were laid on the cages larvae were more likely to find the
1453 plant (Kareiva and Perry, 1989).

1454 It is interesting to note that the aphids growth rate was in average kept under zero in
1455 polyculture treatment, showing a good control of the aphid population. In agricultural systems
1456 based on biological control, it is important to keep a certain amount of pests in order to feed the
1457 natural enemies (Schellhorn et al., 2015). Monocultures, like the squash one in our experiment,
1458 might increase the presence of pests as this crop is suitable for their development. On one hand,
1459 the continuous predator satiation in monoculture of squash has allowed the predator population
1460 to grow and show higher life history traits performance than in other treatments but did not
1461 ensure a higher control of aphid populations. On the other hand, the polycultural system has
1462 allowed the predator to develop thanks to the presence of beneficial crops like tomato and
1463 squash, and at the same time has allowed a better control of aphids population than in these last
1464 two monocultures, thanks to the presence of less beneficial crops for pests development, namely
1465 soybean and cotton in the framework of our experiment. Defense mechanism of aphids and
1466 plant architecture are other mechanisms influencing the capacity of the predator to get some
1467 nutritional intake from their preys (Omkar and Sahu, 2009). These are other variables that will
1468 be interesting to measure in the future in the framework of a similar experimental protocol.

1469 The spillover of the predator was influenced by the systems we exposed it to. When
1470 measuring the spillover as defined by the presence of the female predator in cages where plants
1471 were, a higher spillover in squash monoculture was shown, with almost 70% of the females
1472 transferring to the new cage containing food sources. Transfers were also high on tomato with
1473 more than a 60% transfer and in polyculture with a 50% transfer. The reduced nutritional value
1474 of the aphids developing on the cotton crop as well as the low aphid population development
1475 rate might have reduced the presence of the female predator in the cages with cotton which was
1476 looking for other food sources. This has been confirmed by the assessment of females present
1477 in each cage and at each sampling time where no differences among the cages were observed
1478 throughout the whole experiment in cotton crops. However, in squash monoculture, the female

1479 adhered more accurately to the presence of plants in space and time, which can be explained by
1480 the attractiveness of the crop due to the increased presence of aphids. Interestingly, the effect
1481 of the plant was different on soybean compare to squash monoculture. Indeed, even if the aphids
1482 were developing well on soybean, biocontrol was still high in soybean monoculture compare to
1483 the one in squash. As in cotton monoculture, it is possible that the female, after eating most of
1484 the aphids, resulting in a low aphid growth, might have look for some other source of food in
1485 the other cages. However, as no paper reported that *Aphis glycines* were of low nutritional value
1486 for the ladybird *Harmonia axyridis*, the hypothesis considering the lack of accessibility of the
1487 aphid resource for the larvae is the most suitable one to explain the low development of the
1488 predator on this monoculture.

1489 The behavior of the female predator in polyculture was different from the one in
1490 monocultures. In the polyculture, the female predator was present in almost every cage, with a
1491 preference for the cage containing food sources. This may be due to the presence of different
1492 blends in different cages resulting from plant emissions as well as various aphid species. These
1493 factors induce the production of Herbivore Induced Plant Volatiles (HIPVs) (Xiu et al., 2019).
1494 Honeydew odors might also be cues for food location by *H. axyridis* (Obata, 1997; Evans, 2003;
1495 Leroy et al., 2012). The presence of the female predator in other cages than the one with food
1496 sources were lower in the monoculture treatments and might be due to reduced olfactory
1497 stimulation.

1498 The present study assessing the performance of the *H. axyridis* ladybird and its spillover
1499 in a system offering varied food sources in space and time shows that predator efficiency is
1500 highly dependent on the plant because of indirect effect on the prey, i.e. the suitability of plant
1501 for prey development and its potential to feed the predator. Other indirect effects associated to
1502 plant location for efficient food intake by the predator might also have influenced the predator
1503 survival rate. The presence of multiple food source types, present in the polycultural system

1504 tested might have stimulated the foraging activity of the ladybird. This resulted in an efficient
1505 predation activity, but with no more transfers than in simplified systems with plants adapted to
1506 the predator survival. Monocultures have been shown to be either very suitable for the predator
1507 development, i.e. in the case of squash and tomato monocultures, or increasing the predation
1508 capacity, i.e. in the case of cotton and soybean. In farming practices, increasing plant functional
1509 diversity might have a beneficial effect on natural biological control by the predatory ladybird
1510 only if plants suitable for predator development are present in the crop succession. The presence
1511 of plants beneficial for *H. axyridis* development, as it was the case in our study for squash,
1512 could be cultivated during the same period as a crop less beneficial for the ladybird development
1513 where however an efficient biocontrol could be exerted. The positive effect of the first crop
1514 could induce a predator population increase, which would therefore spill over into the adjacent
1515 field thanks to volatile attractiveness and provide efficient biological control for the second
1516 crop. The maintenance of such crop layouts would have to be ongoing in space and time in
1517 order to stabilize the natural enemy population and increase the efficiency of biocontrol
1518 (Schellhorn et al., 2015; Vasseur et al., 2013).

1519

1520 **Acknowledgments**

1521 The authors are grateful to Philippe Bearez and Christiane Metay for technical support. All the
1522 authors were supported by the project EUCLID (H2020-SFS-2014, grant number: 633999).

1523 **References**

- 1524 Altieri M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecos and Env*
1525 74: 19 – 31.
- 1526 Bianchi F., Booij C., Tscharntke T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes:
1527 a review on landscapes composition, biodiversity and natural pest control. *Proc Biol Sci* 273:
1528 1715 – 1727.
- 1529 Brewer M., Goodell P. 2012. Approaches and incentives to implement integrated pest
1530 management that addresses regional and environmental issues. *Annu Rev Entomol* 57: 41 – 59.
- 1531 Burton R., Kuczera C., Schwarz G. 2008. Exploring farmer's cultural resistance to voluntary
1532 agri-environmental schemes. *Soc Rur* 48: 16 – 37.
- 1533 Chan, M. S., Godfray, H. C. J. 1993. Host-feeding strategies of parasitoid wasps. *Evolutionary*
1534 *Ecology*, 7(6), 593-604.
- 1535 Cortesero, A. M., Stapel, J. O., & Lewis, W. J. 2000. Understanding and manipulating plant
1536 attributes to enhance biological control. *Biological control*, 17(1), 35-49.
- 1537 De Clercq, P., Bonte, M., Van Speybroeck, K., Bolckmans, K., Deforce, K. 2005. Development
1538 and reproduction of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) on eggs of *Ephestia*
1539 *kuehniella* (Lepidoptera: Phycitidae) and pollen. *Pest Management Science: formerly Pesticide*
1540 *Science*, 61(11), 1129-1132.
- 1541 Desneux N., Decourtye A., Delpuech J. M. 2007. The sublethal effects of pesticides on
1542 beneficial athropods. *Annu Rev Entomol* 52: 81 – 106.
- 1543 Eilenberg J., Hajek A., Lomer C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological
1544 control. *BioControl* 46(4): 387-400.

1545 Ettifouri M., Ferran A. 2003. Influence of larval rearing diet on the intensive searching
1546 behaviour of *Harmonia axyridis* [Col.: Coccinellidae] Larvae. *Entomophaga* 38(1): 51-59.

1547 Evans E. W., Dixon A. F. G. 1986. Cues for oviposition by ladybird beetles (Coccinellidae):
1548 response to aphids. *The Journal of Animal Ecology*, 1027-1034.

1549 Evans E. W. 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds
1550 (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *Eur. J. Entomol.* 100: 1-10.

1551 Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F. G., Crist T. O., Fuller R. J., Sirami C., Siriwardena
1552 G. M., Martin J. L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in
1553 agricultural landscapes. *Ecology Lett* 14: 101 – 112.

1554 Ferran A., Dixon A. F. G. 1993. Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera:
1555 Coccinellidae). *European Journal of entomology* 90(4): 383-402.

1556 Finney D. M., Kaye J. P. 2017. Functional diversity in cover crop polycultures increases
1557 multifunctionality of an agricultural system. *Journal of Applied Ecology*, 54(2): 509-517.

1558 Gagic V., Tschamtker T., Dormann C. F., Gruber B., Wilstermann A., Thies C. 2016. Food web
1559 structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient.
1560 *The Royal Society* (doi: 10.1098/rspb.2010.2645).

1561 Géneau, C. E., Wäckers, F. L., Luka, H., Balmer, O. 2013. Effects of extrafloral and floral
1562 nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: olfactory attractiveness
1563 and parasitization rates. *Biological control*, 66(1), 16-20.

1564 Grevstad F.S., Klepetka B.W. 1992. The influence of plant architecture on the foraging
1565 efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia* 92(3): 399 – 404.

1566 Gurr G. M., Wratten S. D., Landis D. A., You M. 2017. Habitat management to suppress pest
1567 populations: progress and prospects. *Annual review of entomology* 62: 91-109.

1568 Gurr G., Wratten S. D., Altieri M. A. (Eds.). 2004. Ecological engineering for pest management:
1569 advances in habitat manipulation for arthropods. CSIRO publishing.

1570 Hallmann, C. A., Foppen, R. P., van Turnhout, C. A., de Kroon, H., & Jongejans, E. 2014.
1571 Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature*,
1572 511(7509), 341.

1573 Heimbach, F., Schmuck, R., Grünewald, B., Campbell, P., Sappington, K., Steeger, T., &
1574 Davies, L. P. 2017. The Challenge: Assessment of risks posed by systemic insecticides to
1575 hymenopteran pollinators: New perception when we move from laboratory via (semi-) field to
1576 landscape scale testing?. *Environmental toxicology and chemistry*, 36(1), 17-24.

1577 Hogg, B. N., Nelson, E. H., Mills, N. J., & Daane, K. M. (2011). Floral resources enhance aphid
1578 suppression by a hoverfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(2), 138-144.

1579 Hothorn T., Bretz F., Westfall P., Heiberger R. M., Schuetzenmeister A., Scheibe S. 2017.
1580 Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom J.* 50(3): 346-63.

1581 Jactel H, Verheggen F, Thiéry D, Escobar-Gutierrez AJ, Thybaud E, Gachet E, Desneux N. &
1582 the Neonicotinoids Working Group. 2019. Alternatives to neonicotinoids. *Environmental*
1583 *International*. doi:10.1016/j.envint.2019.04.045.

1584 Janković, M., Plećaš, M., Sandić, D., Popović, A., Petrović, A., Petrović-Obradović, O.,
1585 Tomanović, Ž. and Gagić, V., 2017. Functional role of different habitat types at local and
1586 landscape scales for aphids and their natural enemies. *Journal of pest science*, 90(1), pp.261-
1587 273.

1588 Jaworski C. C., Xiao D., Xu Q., Ramirez-Romero R., Guo X., Wang S., Desneux N. 2019.
1589 Varying the spatial arrangement of synthetic herbivore-induced plant volatiles and companion

1590 plants to improve conservation biological control. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1176-
1591 1188.

1592 Jonsson M., Bommarco R., Ekbom B., Smith H. G., Bengtsson J., Caballero-Lopez B.,
1593 Winqvist C., Olsson O. 2014. Ecological production functions for biological control services in
1594 agricultural landscapes. *Methods Ecol Evol* 5: 243 – 252.

1595 Kagata H., Nakamura M., Ohgushi T. 2005. Bottom-up cascade in a tri-trophic system: different
1596 impacts of host-plant regeneration on performance of a willow leaf beetle and its natural enemy.
1597 *Ecological Entomology* 30(1): 58 - 62.

1598 Kareiva P., Perry R. 1989. Leaf overlap and the ability of ladybird beetle to search among
1599 plants. *Ecological Entomology* 14: 127 – 129.

1600 Karp D.S., Chaplin-Kramer R., Meehan T.D., Martin E.A., DeClerck F., Grab H., Gratton C.
1601 et al. 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape
1602 composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(33): E7863-E7870.

1603 Koch R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its
1604 biology, uses in biological control, and non-targets impacts. *Journal of Insect Science* 3(32): 1-
1605 16.

1606 Langellotto G. A., Denno R. F. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-
1607 structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1 – 10.

1608 Legrand A., Barbosa P. 2003. Plant morphological complexity impacts foraging efficiency of
1609 adult *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Env Entomol* 32(5): 1219 –
1610 1226.

1611 Leroy P. D., Heuskin S., Sabri A., Verheggen F. J., Farmakidis J., Lognay G., Thonart P.,
1612 Wathelet J. P., Brostaux Y., Haubruge E. 2012. Honeydew volatile emission acts as a

1613 kairomonal message for the Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae).
1614 *Insect Science* 19: 498–506.

1615 Letourneau D. K., Armbrrecht I., Salguero Rivera B., Lerma J. M, Carmona E. J., Daza M. C.,
1616 Escobar S., Galindo V., Gutierrez C., Lopez S. D., Mejia J. L., Acosta Rangel A. M., Herrera
1617 Rangel J., Rivera L., Saavedra C. A., Torres A. M., Truillo A. R. 2011. Does plant diversity
1618 benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological application* 21: 9 – 21.

1619 Lew, S., Lew, M., Szarek, J., & Mieszczynski, T. 2009. Effect of pesticides on soil and aquatic
1620 environmental microorganisms—a short review. *Fresenius Environmental Bulletin*, 18(8),
1621 1390-1395.

1622 Lu Y., Wu K., Jiang Y., Guo Y., Desneux N. 2012. Widespread adoption of Bt cotton and
1623 insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature* (doi: 10.1038/nature11153).

1624 Martin E. A., Seo B., Park C. R., Reineking B., Steffan-Dewenter I. 2016. Scale-dependent
1625 effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory,
1626 and yields. *Ecological Applications* 26(2): 448-462.

1627 Mathews C. R., Brown M. W., Wäckers F. L. 2016. Comparison of Peach Cultivars for
1628 Provision of Extrafloral Nectar Resources to *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae).
1629 *Environmental Entomology* 45(3): nvw035.

1630 McCornack B. P., Koch R. L., Ragsdale D. W. 2007. A Simple Method for In-Field Sex
1631 Determination of the Multicolored Asian Lady Beetle *Harmonia axyridis*. *Journal of insect*
1632 *science* 7: 10.

1633 Mondor, E. B., Rosenheim, J. A., & Addicott, J. F. (2005). Predator-induced transgenerational
1634 phenotypic plasticity in the cotton aphid. *Oecologia*, 142(1), 104-108.

1635 Mooney K.A., Pratt R.T., Singer M.S. 2012. The tri-trophic interactions hypothesis: interactive
1636 effects of host plant quality, diet breadth and natural enemies on herbivores. *PlosOne* 7(4): 1 –
1637 11.

1638 Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2016).
1639 Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent
1640 findings, and future directions. *Current opinion in insect science*, 14, 1-7.

1641 Obata S. 1997. The influence of aphids on the behaviour of adults of the ladybird beetle,
1642 *Harmonia axyridis* (Col.: Coccinellidae). *BioControl* 42(1): 103-106.

1643 Omkar, K. G., & Sahu, J. (2009). Performance of a predatory ladybird beetle, *Anegleis cardoni*
1644 (Coleoptera: Coccinellidae) on three aphid species. *European Journal of Entomology*, 106(4),
1645 565-572.

1646 Parolin P, Bresch C, Poncet C, Desneux N. 2012. Functional characteristics of secondary plants
1647 for increased pest management. *International Journal of Pest Management* 58:369-377.

1648 Perović D. J., Gámez-Virués S., Landis D. A., Wäckers F., Gurr G. M., Wratten S. D., You M.
1649 S., Desneux N. (2018): Managing biological control services through multi-trophic trait
1650 interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biological*
1651 *reviews* 93(1): 306-321.

1652 Pervez A., Omkar A. 2006. Ecology and biological control application of multicoloured Asian
1653 ladybird: a review. *Biocontrol Science and Technology* 16(2) 111-128.

1654 Poveda K., Gomez M. I., Martinez E. 2008. Diversification practices: their effect on pest
1655 regulation and production. *Revista Colombiana de Entomologia* 34: 131– 144.

1656 R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
1657 for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- 1658 Rand T. A., Tylianakis J. M., Tscharntke T. 2006. Spill-over edge effects: the dispersal of
1659 agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letter* 9:
1660 603 – 614.
- 1661 Rand T. A., Tylianakis J. M., Tscharntke T. 2006. Spill-over edge effects: the dispersal of
1662 agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters*
1663 9: 603 – 614.
- 1664 Reynolds P. G., Cuddington K. 2012a. Effects of Plant Gross Morphology on Predator
1665 Searching Behaviour. *Environmental Entomology* 41(3): 516-522.
- 1666 Reynolds P. G., Cuddington K. 2012b. Effects of Plant Gross Morphology on Predator
1667 Consumption Rates. *Environmental Entomology* 41(3): 508-515.
- 1668 Röse U. S. R., Lewis J., Tumlinson J. H. 2006. Extrafloral Nectar from Cotton (*Gossypium*
1669 *hirsutum*) as a Food Source for Parasitic Wasps. *Functional Ecology* 20(1): 67-74.
- 1670 Rusch A., Chapelin-Kramer R., Gardiner M. M., Hawro V., Holland J., Landis D., Thies T.,
1671 Tscharntke T., Weisser W. W., Winqvist C., Woltz M., Bommarco R. 2016. Agricultural
1672 landscape simplification reduces natural pest control: a quantitative synthesis. *Agriculture,*
1673 *Ecosystems and Environment* 221: 198 – 204.
- 1674 Rusch A., Bommarco R., Jonsson M., Smith H. G., Ekbom B. 2013. Flow and stability of
1675 natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale.
1676 *Journal of Applied Ecology* 50(2): 345-354.
- 1677 Schellhorn N. A., Gagic V., Bommarco R. 2015. Time will tell: Resource continuity bolsters
1678 ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30: 524 – 530.

1679 Schellhorn N.A., Andow D.A. 1999. Cannibalism and interspecific predation: role of
1680 oviposition behavior. *Ecological applications* 9(2): 418 – 428.

1681 Spellman B., Brow M. W., Mathews C. R. 2006. Effect of floral and extrafloral resources on
1682 predation of *Aphis spiraecola* by *Harmonia axyridis* on Apple. *Biocontrol* 51: 715.

1683 Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators
1684 be effective biocontrol agents?. *Annual review of entomology*, 47(1), 561-594.

1685 Tejada, M., García, C., Hernández, T., & Gómez, I. 2015. Response of soil microbial activity
1686 and biodiversity in soils polluted with different concentrations of cypermethrin insecticide.
1687 *Archives of environmental contamination and toxicology*, 69(1), 8-19.

1688 Van Rijn P. C. J., Wäckers F. L. 2016. Nectar accessibility determines fitness, flower choice
1689 and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology* 53(3):
1690 925 – 933.

1691 Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J. M., Baudry J. 2012. The cropping
1692 systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod
1693 populations? *Agric Ecosyst Environ* 15: 3 – 14.

1694 Veres A., Petit S., Conord C., Lavigne C. 2013. Does landscape composition affect pest
1695 abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and*
1696 *Environment* 166: 110-117.

1697 Watt M., Hale D.F. 1996. Dwarf Phenotype of the Cotton Aphid, *Aphis gossypii* Glover
1698 (Hemiptera: Aphididae). *Australian Journal of Entomology* 35 (2): 153-159.

1699 Werling B. P., Meehan T. D., Robertson B. A., Gratton C., Landis D. A. 2011. Biocontrol
1700 potential varies with changes in biofuel-crop plant communities and landscape perenniality.
1701 *GCB Bioenergy* 3(5): 347-359.

1702 Wolf S., Romeis J., Collatz J. 2018. Utilization of plant-derived food sources from annual
1703 flower strips by the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis*, *Biological control* 122: 118
1704 – 126.

1705 Woodcock B. A., Bullock J. M., McCracken M., Chapman R. E., Ball S. L., Edwards M. E., et
1706 al. 2016. Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric Ecosyst*
1707 *Environ* 231: 15 – 23.

1708 Wratten S. D., Gillespie M., Decourtye A., Mader E., Desneux N. 2012. Pollinator habitat
1709 enhancement: benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment*
1710 159: 112 – 122.

1711 Xiu C., Zhang W., Xu B., Wyckhuys K. A., Cai X., Su H., Lu Y. 2019. Volatiles from aphid-
1712 infested plants attract adults of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*.
1713 *Biological Control*, 129, 1-11.

1714 Yasuda H., Takagi T., Kogi K. 2000. Effects of conspecific and heterospecific larval tracks on
1715 the oviposition behavior of the predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera:
1716 Coccinellidae). *Eur. J. Entomol* 97: 551 – 553.

1717

1718 Figures legends

1719

1720 Figure 1. Picture of the experimental design on the top and in front with the four cages of the
1721 system as well as the tunnels visible (A), and schematic explanation of the system plant
1722 succession in space and time, where the introduction of predators and pests are represented by
1723 a logo corresponding to each species, and where C0 = corridor, C1 = cage of the system where
1724 the first plant + aphids are introduced as well as the male/female predator couple, C2 = cage of
1725 the system where the second plant + aphid are introduced, C3 = cage of the system where the
1726 third plant + aphids are introduced, and C4 = cage of the system where the fourth plant + aphids
1727 are introduced (B). Each polycultural system was replicated 16 times, with each monoculture
1728 replicated 4 times.

1729 Figure 2. Boxplots of the cumulated number of eggs laid during the entire experimental period
1730 (25 days) in the polyculture treatment (N=20) compared to clustered monocultures (N=20) (A)
1731 and compared to separate monoculture (N=5 for each crop) (B). The different letters indicate
1732 significant differences in the number of eggs laid ($p < 0.001$, GLM with Tukey's post-hoc
1733 analysis).

1734 Figure 3. Boxplots of the number of individuals (larvae, pupae and adults) present the last day
1735 of the experiment in the polyculture treatment (N=20) compared to clustered monocultures
1736 (N=20) (A) and compared to separate monocultures (N=5 for each crop) (B). The different
1737 letters indicate significant differences in the number of individuals ($p < 0.001$, GLM with
1738 Tukey's post-hoc analysis).

1739 Figure 4. Boxplots of the survival rates of the predator population on an entire experimental
1740 period in the polyculture treatment (N=20) compared to clustered monocultures (N=20) (A) and
1741 compared to separate monoculture (N=5 for each crop) (B). The different letters indicate

1742 significant differences in the number survival rates ($p < 0.001$, LM with Tukey's post-hoc
1743 analysis).

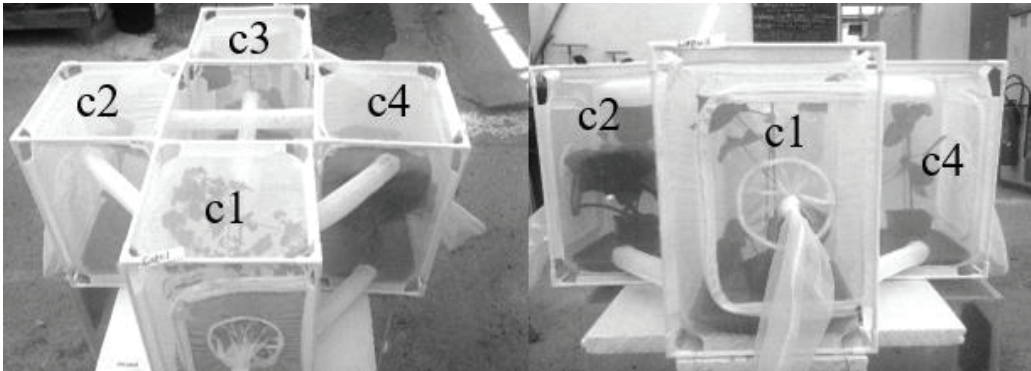
1744 Figure 5. Boxplots of the aphid growth rate in the polyculture treatment ($N=20$) compared to
1745 separate monocultures ($N=5$ for each crop). The aphid growth rate per predator individuals
1746 (adults and larvae) is represented in solid color, and aphid growth rate in control treatment, i.e.
1747 without predator, is represented in spotted color. The different letters indicate significant
1748 differences in the aphid growth rate with the predator in normal character ($p < 0.001$, LM with
1749 Tukey's post-hoc analysis), without the predator in italic character ($p < 0.001$, LM with Tukey's
1750 post-hoc analysis). The stars indicate significant differences in the aphid growth rate between
1751 one treatment and its control ($*** p < 0.001$, one-way ANOVA with χ^2 post-hoc analysis).

1752 Figure 6. Bar plots of the female predator spillover index in polyculture ($N=20$) compared to
1753 clustered monocultures ($N=20$) (A) and compared to separate monocultures ($N=5$ for each crop)
1754 (B). The different letters indicate significant differences in the number of individuals ($p < 0.001$,
1755 GLM with Tukey's post-hoc analysis).

1756

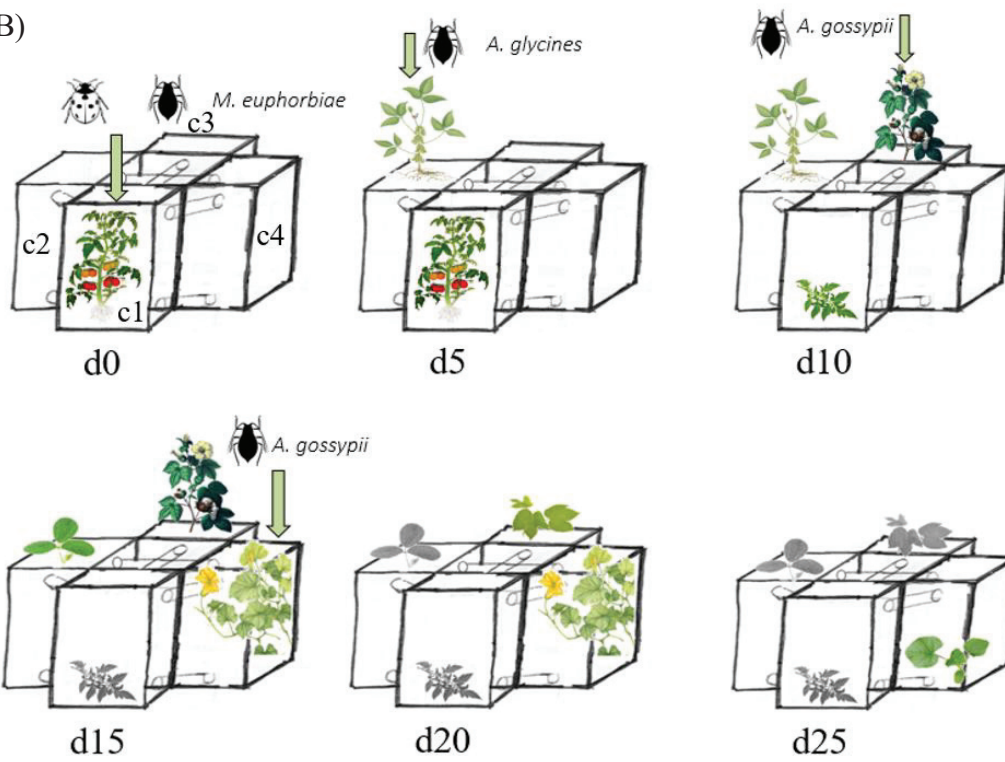
1757 Figures
1758 Figure 1.

(A)



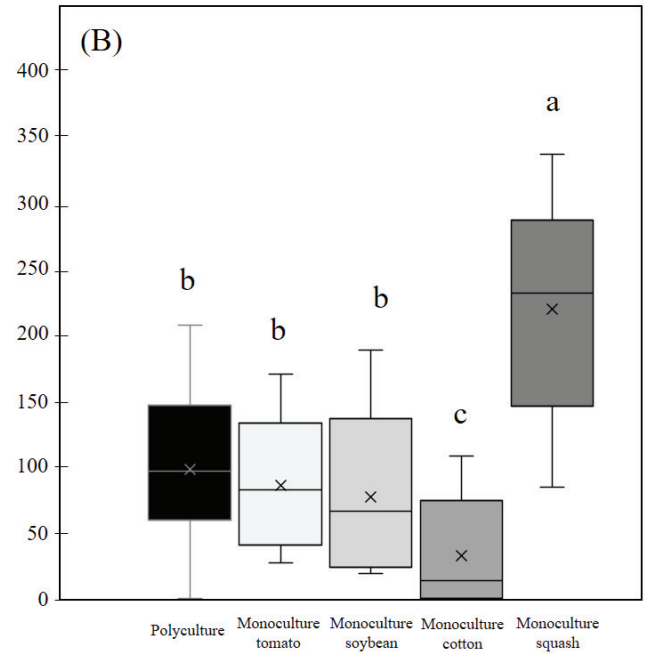
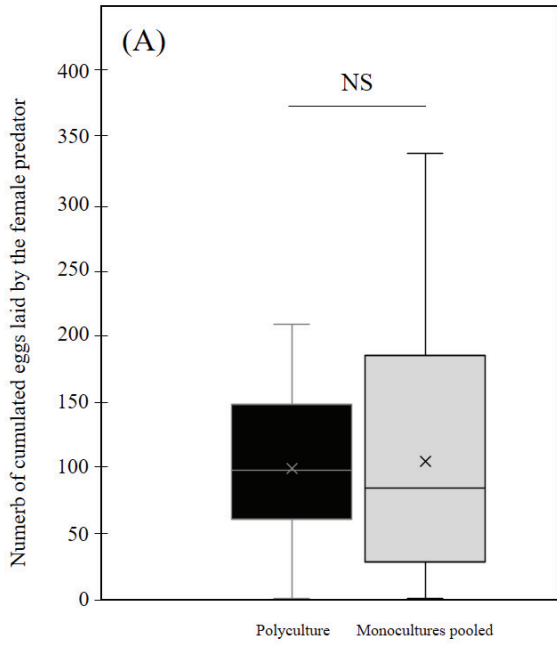
1759

(B)



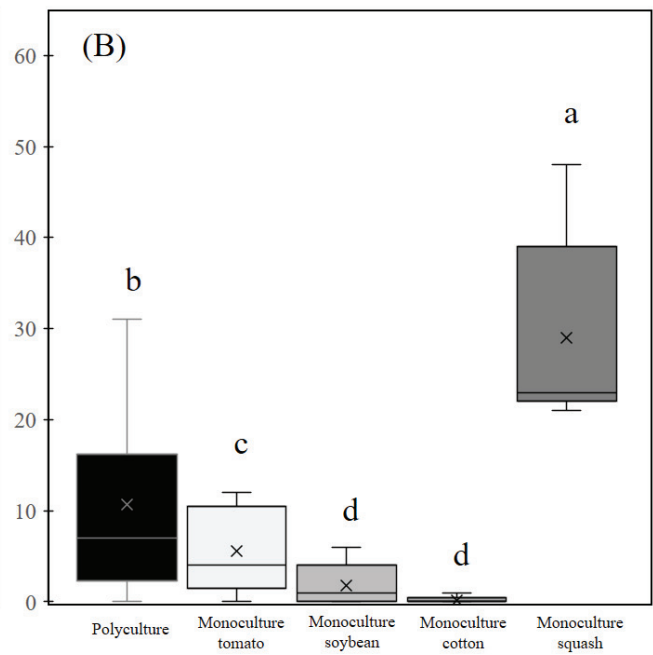
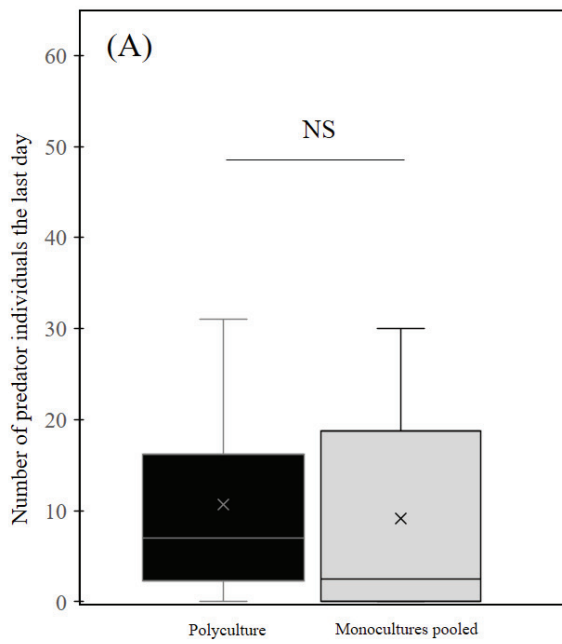
1760

1761 Figure 2.



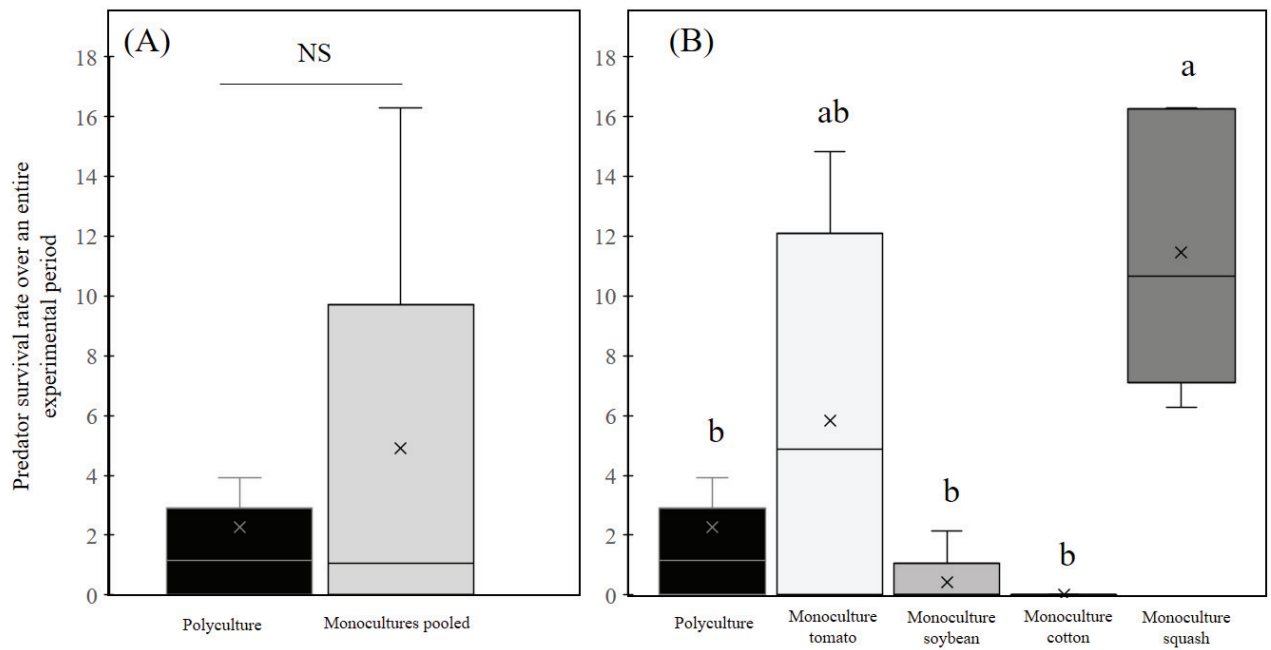
1762

1763 Figure 3.



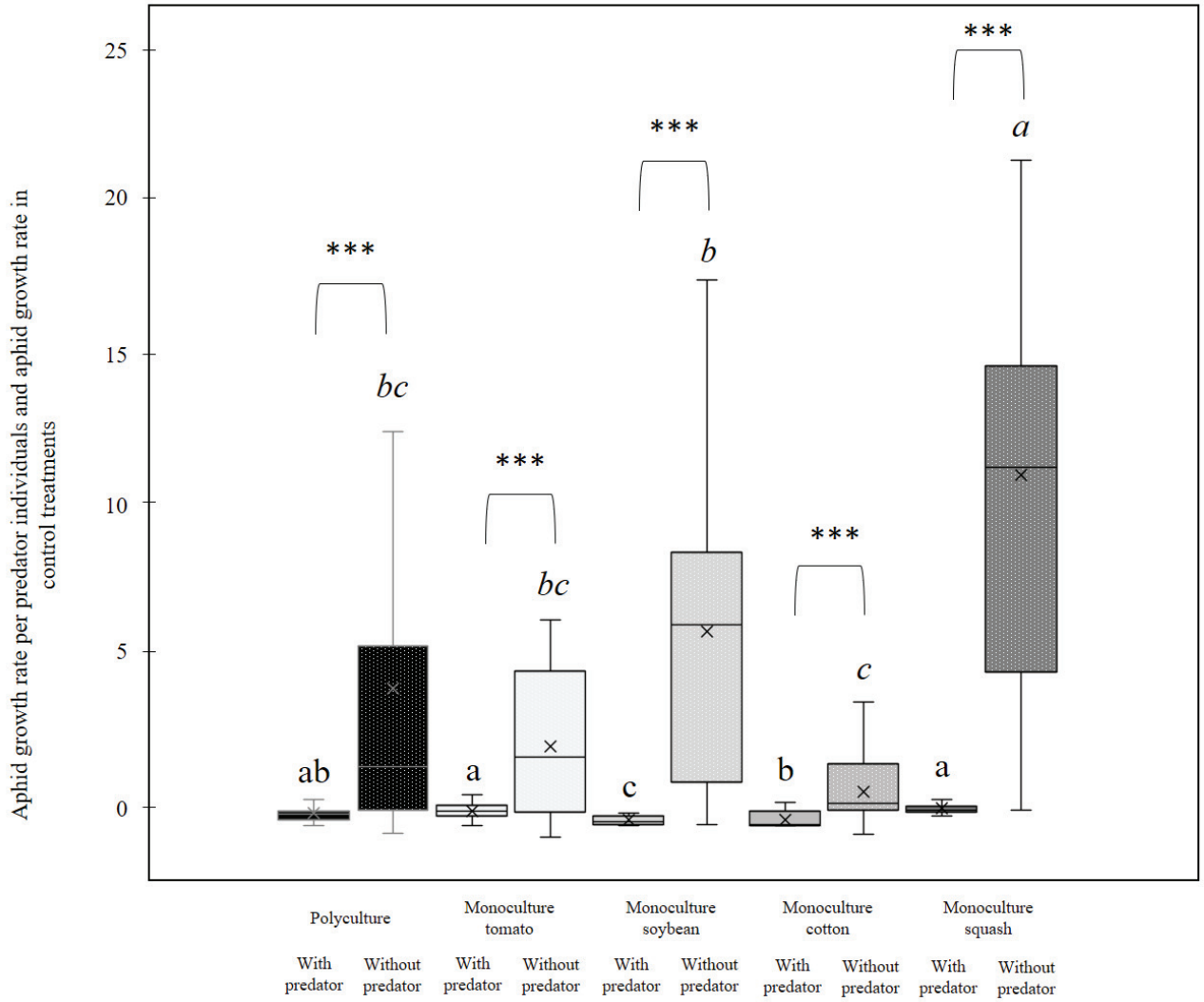
1764

1765 Figure 4.



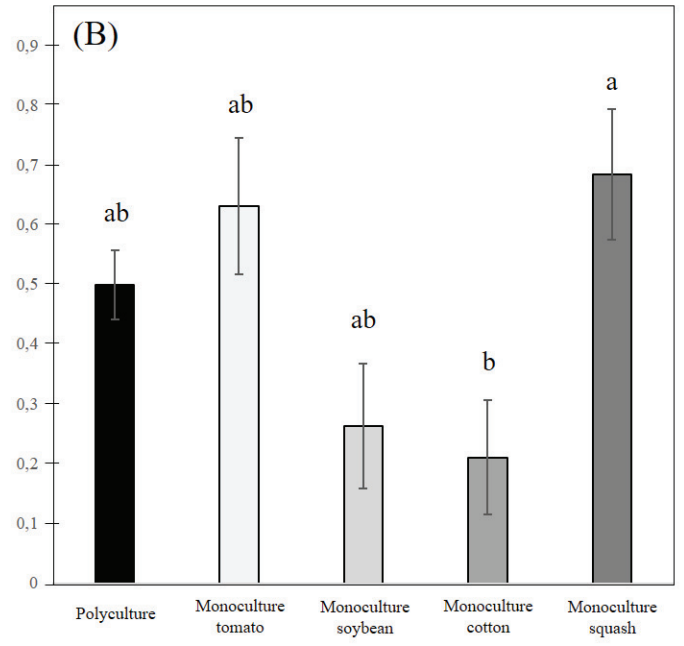
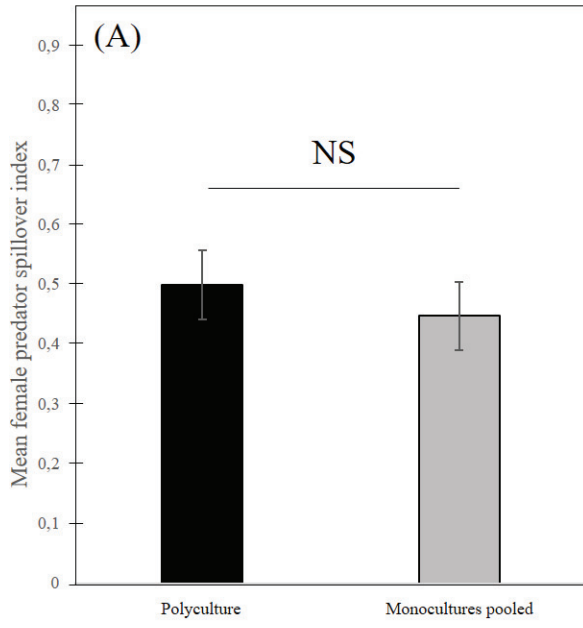
1766

1767 Figure 5.



1768

1769 Figure 6.



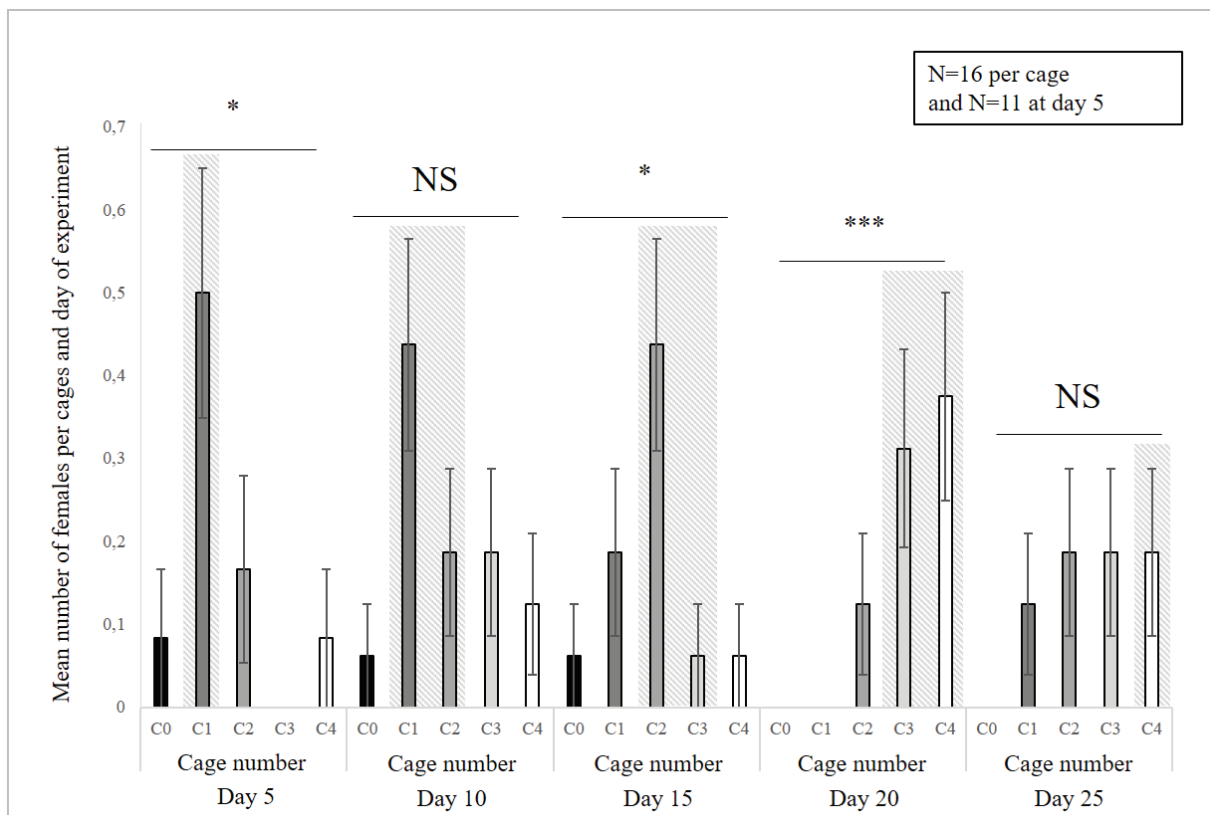
1770

1771

1772 **Supplementary material**

1773

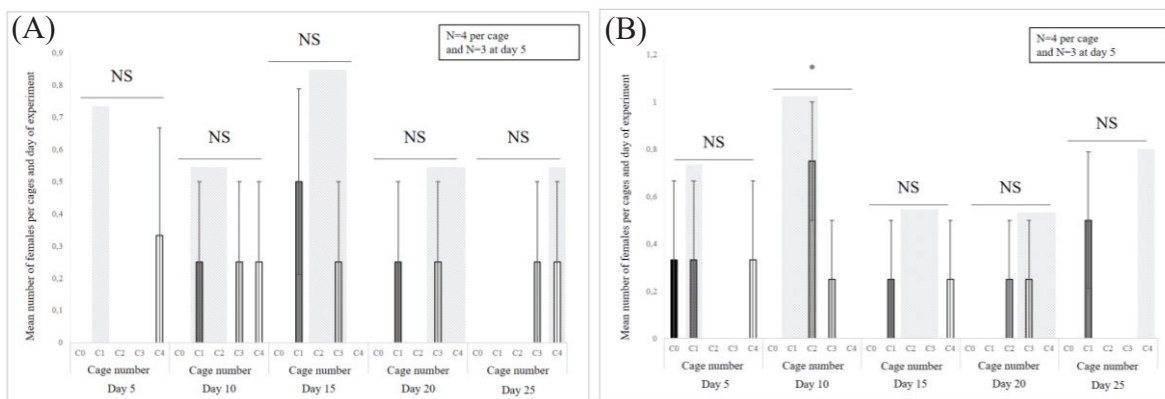
1774 **Figure S1.** Mean number of female (\pm SEM, N=20) per cages (c1, c2, c3, c4, c0 =
 1775 corridors) and per sampling day (d5, d10, d20, d25) in the polycultural system. The presence
 1776 of plant alive is represented by the hatched polygons in the graph. Differences in the presence
 1777 of the ladybird female between the cages is indicated with stars (* P<0.05, ** P<0.01, ***
 1778 P<0.001, GLM with a post-hoc Chi² test).



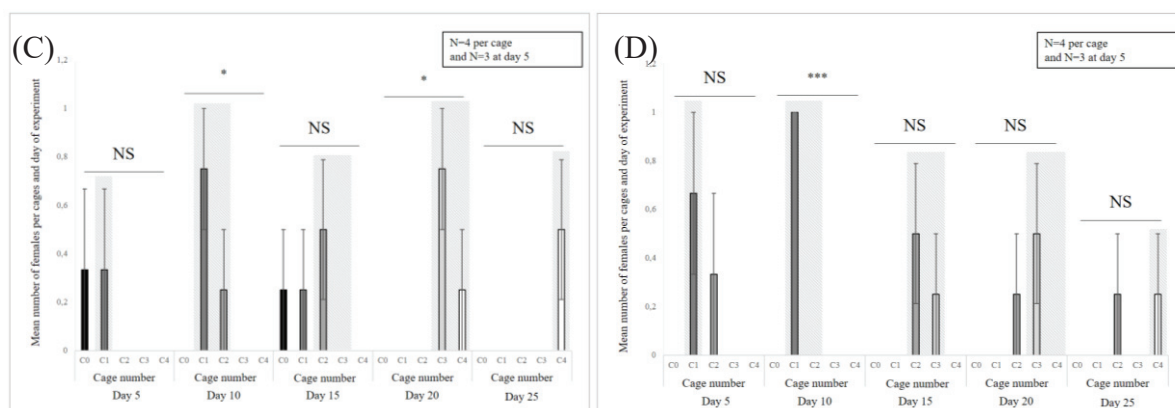
1779

1780 **Figure S2.** Mean number of female (\pm SEM, N=5) per cages (c1, c2, c3, c4, c0 (where c0 =
 1781 corridors)) and per sampling day (d5, d10, d20, d25) in the monocultural systems, in cotton (A),
 1782 soybean (B), squash (C) and tomato (D). The presence of plant alive is represented by the
 1783 hatched polygons in the graph. Differences in the presence of the ladybird female between the
 1784 cages is indicated with stars (* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001, GLM with a post-hoc Chi²
 1785 test).

1786



1787



1788

1789 **Table S1.** Biomass production (normal line) and flowering period (dashed line) of the four
 1790 tested crops in field conditions. One star indicates the production of pollen, two stars indicates
 1791 the production of pollen and nectar, floral (F) or extrafloral (EF).

Crop plant	Cropping period											
	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Tomato	—————											
Soybean	————— ----- ** (F)											
Cotton	————— ----- ** (F) and (EF)											
Squash	————— -----											

1792

** (F)

1793 Chapitre 2. Diversification des cultures, dans l'espace et le temps, à l'échelle de la
1794 population.
1795

1796 **Résumé**

1797 De nombreuses études ont démontrées l'effet positif de la diversification végétale à l'échelle
1798 d'une parcelle. A l'échelle du paysage, la proportion d'habitats semi-naturels a également été
1799 prouvé très positif pour la présence des ennemis naturels au champ et leur biocontrôle.
1800 Cependant, peu d'études ont évalué l'effet de la diversification végétale cultivée à l'échelle du
1801 paysage sur les ennemis naturels et leur biocontrôle. Afin de tester l'hypothèse qu'une
1802 succession culturelle diversifiée pourrait augmenter l'abondance des ennemis naturels, leur
1803 biocontrôle et leurs mouvements (spillover), nous avons testé en conditions contrôlées sous
1804 serre l'effet de deux types de successions culturelle sur l'ennemi naturel *Nesidiocoris tenuis*
1805 Reuter (Hémiptère : Miridae). Les successions culturelles testées étaient les suivantes :
1806 succession différenciée dans le temps (45 jours) et l'espace (a) d'un type de culture (soit tomate,
1807 soit courge et soit soja), ou (b) des trois cultures assemblées, avec la tomate en première culture,
1808 courge en seconde culture et soja en troisième culture. Nos résultats ont montré que (i) la
1809 croissance de population du prédateur ainsi que la prédation d'œufs d'*Ephestia kuehniella*
1810 Zeller (Lépidoptère : Pyrale) étaient moins importants en polyculture qu'en monocultures de
1811 tomate et courge, mais (ii) plus importants que sur monoculture de soja. Ces résultats montrent
1812 que la nature des cultures plus que leur diversité est un point crucial dans la préservation des
1813 prédateurs en champ, surtout lorsqu'il s'agit d'un prédateur hautement dépendant des plantes,
1814 car se nourrissant de leur sève comme celui que nous avons étudié ici. La présence de soja, sur
1815 lequel le prédateur ne se développait pas correctement, en fin de succession en polyculture a en
1816 effet réduit l'efficacité global du système polycultural. De manière intéressante, à la fin de la
1817 période d'expérimentation, lorsque la population de prédateur s'est transférée sur la culture
1818 soja, le nombre d'œufs prédaté par individu et par jour était plus important qu'en monocultures
1819 combinées. Ce dernier résultat suggère que des plantes non adaptées au développement du
1820 prédateur mais adjacente aux cultures qui le sont pourraient bénéficier du spillover des ennemis
1821 naturels et augmenter ainsi le potentiel de biocontrôle dans ces cultures.

1822 **Mots-clés** : polyculture, monoculture, succession culturelle, prédation, spillover

1823

1824
1825
1826

1827 **Effect of crop diversification on predation efficiency and population dynamics of the**
1828 **mirid bug *Nesidiocoris tenuis*.**

1829 Eva Thomine^a, Emma Jeavons^b, Adrien Rusch^c, Philippe Bearez^a, Nicolas Desneux^{a*}

1830 a: *INRA (French National Institute for Agricultural Research), Université Côte D'Azur, CNRS,*
1831 *UMR 1355-7254, Institut Sophia Agrobiotech, 400 Route des Chappes, 06903 Sophia Antipolis,*
1832 *France*

1833 b: *CNRS 6553 Ecosystems, Biodiversity and Evolution (ECOBIO), University Rennes 1, 35042*
1834 *Rennes, France*

1835 c: *INRA, ISVV, Univ. Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, UMR SAVE, F-33883 Villenave*
1836 *d'Ornon, France*

1837 *corresponding author: Nicolas Desneux: nicolas.desneux@inra.fr, +33492386427

1838

1839 **Key messages**

1840

1841 • Underlying mechanisms of landscape crop diversity effect on natural enemies has
1842 been scarcely described.

1843 • We hypothesized that spatio-temporal succession of diversified crops enhances
1844 biocontrol service by supporting the spillover of predators among crops.

1845 • Single crop effects on the omnivorous predator were cumulated in the polycultural
1846 system.

1847 • Our results suggest that non-host adjacent crops, placed in a crop succession, can
1848 benefit from the presence of host plants where natural enemy populations have been
1849 increased.

1850

1851 **Abstract**

1852 A large body of evidence has shown the positive impact of plant species richness on the field
1853 scale. The proportion of semi-natural habitats in the landscape has also impacted natural enemy
1854 communities and biological control services. However, very few studies have assessed the
1855 effect of crop diversity in the landscape on natural enemy performances and pest control. In
1856 order to test the hypothesis that crop diversity could increase natural enemy development and
1857 performance, we examined the underlying mechanisms modulating the effect of two types of
1858 crop successions, i.e. multiple-crop succession (tomato, squash and soybean) and mono-crop
1859 succession (each crops alone), on population dynamics, predation capacity and spillover of
1860 *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae), the mirid bug, in a greenhouse experiment.
1861 We found that (i) polyculture supported lower population growth of *N. tenuis* and biological
1862 control of *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs compared to tomato and
1863 squash monocultures, but that on the other hand (ii) the predator performed better on
1864 polyculture than on soybean monoculture. These results revealed that crop identity within the
1865 succession was a major factor in clarifying population dynamics and biological control. We
1866 found that the presence of soybean crop *Glycine max* L. (Fabales: Fabaceae) in the polyculture
1867 treatment reduced the population dynamics of the mirid bug but increased biocontrol. This
1868 result suggests that non-host adjacent crops in a cultural succession can benefit from the
1869 presence of host plants where the natural enemy population is increased.

1870 **Key words:** habitat management, crop succession, conservation biological control, predation,
1871 spillover

1872

1873 Introduction

1874 Modern industrial agriculture has resulted in considerable negative environmental impacts,
1875 such as side effects of pesticides on beneficial arthropods, habitat fragmentation, diversity loss
1876 etc., which threaten sustainability of most food production systems (Kareiva 1987; Desneux et
1877 al. 2007; Lu et al. 2012; Jonsson et al. 2014). Ecological intensification offers a way of reducing
1878 these environmental impacts by improving ecological processes in agroecosystems and limiting
1879 agrochemical dependency (Cardinale et al. 2006; Letourneau et al. 2015). Among the
1880 approaches used in ecological intensification, conservation biological control, based on the use
1881 of locally present natural enemies to reduce pest populations, is an important ecosystem service
1882 that can help to reduce pesticide use and crop damage (Parolin et al. 2012; Zhao et al. 2017;
1883 Karp et al. 2018; Perovic et al. 2018).

1884 Key resources such as pollen, nectar, nesting sites and alternative hosts and preys within
1885 agricultural landscapes are known to be major drivers of natural enemy population dynamics
1886 (Gurr et al., 2017; Perovic et al. 2018). Enhancing plant diversity to maintain multiple
1887 resources, either on the field or on the landscape level, can possibly boost natural enemy
1888 populations and reduce pest infestation levels (Letourneau et al. 2011; Bianchi et al. 2006;
1889 Rusch et al., 2016; Karp et al., 2018; Gurr et al 2017). A diversity of resources to target all
1890 natural enemy life stages and the spatiotemporal continuity of those resources in agricultural
1891 landscapes are crucial elements to consider to maintain natural enemy populations throughout
1892 the year (Schellhorn et al., 2015). At the landscape level, enhancing plant diversity often goes
1893 through increasing the proportion of semi-natural habitats (i.e. habitat complexity) (Rusch et
1894 al., 2016; Karp et al., 2018; Gurr et al 2017)

1895 However, increasing plant diversity through semi-natural habitats is costly in terms of space
1896 and management for farmers. In a context of increasing food demand, extensive growth of urban
1897 surfaces and reduced agricultural intensification, increasing semi-natural areas in agricultural

1898 landscape seems difficult to implement (Burton et al. 2008; Brewer and Goodell 2012; Bianchi
1899 et al. 2006). Playing on crop diversity as a way to provide key resources to natural enemies is
1900 a complementary approach that could be easier to implement. Indeed, this approach would
1901 provide direct value to farmers, and thus may incite them to adopt such systems (Vasseur et al.,
1902 2013). Crops can provide high amounts of a specific resource (nectar, pollen or alternative
1903 hosts/preys), but only during a brief period in conventional agricultural systems (Rand et al.,
1904 2006; Tschardt et al., 2005). To maintain natural enemy populations with cropping
1905 diversification systems, crops have to be assembled in order to provide complementary
1906 resources in a continuous way, thus avoiding food chain interruptions (Vasseur et al. 2012;
1907 Schellhorn et al. 2015). A thorough understanding of the quality and temporality of the
1908 resources provided by each crop is crucial to be able to associate crops in a polycultural system
1909 targeting natural enemies. Of course, not all natural enemies have the same requirements,
1910 therefore some crops may be less suitable than others for different natural enemies. Associating
1911 diverse crops in a continuous polyculture could allow that, for a given natural enemy, a less
1912 suitable crop is temporally and spatially surrounded by suitable crops, making the system more
1913 resilient than a monoculture of the less suitable crop for the natural enemy. Therefore, we
1914 expect that crop diversification in a continuous system could support natural enemy populations
1915 more than simplified cropping systems, and that this population enhancement could lead to
1916 higher biological control. In such systems, natural enemies should be able to spill-over (i.e.
1917 transfer) from one crop to another. Nevertheless, many mechanisms underlying the effect of
1918 crop diversification on the biological control of pests are lacking.

1919 Predatory bugs are natural enemies often used in biological control programs, and is the main
1920 pest control strategy currently used in southeast Spain on tomato and sweet pepper crops (Pérez-
1921 Hedo and Urbaneja, 2015a). Predatory bugs are known to be omnivorous and generalist
1922 predators feeding on different types of preys and on plant materials. Many studies have shown

1923 that mirid bugs can be found on many different types of host plants, mainly Solanaceae,
1924 Asteraceae, Cucurbitaceae, Fabaceae and Pedaliaceae (Naselli et al., 2017; Biondi et al., 2016;
1925 Sanchez et al., 2003). *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera : Miridae) is a mirid bug largely
1926 used in greenhouses in South of Spain as it has the capacity to feed on many different types of
1927 key pests. It feeds on both plant sap, pollen, nectar and soft bodied insects or eggs (Molla et al.,
1928 2014; Arno et al. 2010; Urbaneja et al., 2009; Calvo et al., 2009), thus making it an ideal
1929 candidate to investigate the effect of plant diversification on biological control. It has
1930 particularly been studied for its capacity to control the tomato leaf miner *Tuta absoluta*
1931 (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae) (Urbaneja et al., 2009) and the whitefly *Bemisia tabaci*
1932 (Gennadius) (Hemiptera : Aleyrodidae) (Calvo and Urbaneja, 2004), but also aphids on pepper
1933 plants (Perez-Hedo and Urbaneja, 2015). Additionally, *N. tenuis* was of particular interest for
1934 our study as its benefits for crops were proved to be also indirect through volatiles elicitation
1935 and consequent parasitoid mobilization and pests disruption (Pérez-Hedo et al., 2015b). Finally,
1936 despite the propensity of the mirid bug to cause necrotic rings, new studies have found that by
1937 manipulating tomato varieties or temperatures, the damages caused by the predator could be
1938 reduced and therefore making it a good candidate for biocontrol in greenhouses (Siscaro et al.,
1939 2019). *N. tenuis* omnivorous trait makes the insect dependent on the plant species and therefore,
1940 makes it suitable to examine the question of plant diversity and succession impact on natural
1941 enemies.

1942 This study aims at analyzing the mechanisms linked to the effect of diversified crop richness
1943 and continuous crop succession on the population growth, the predation capacity and the
1944 spillover of the mirid bug *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae). We expected, in
1945 particular, that increasing crop species richness over space and time would lead to: (i) higher
1946 population growth of the natural enemy, (ii) enhance predation efficiency of *N. tenuis*, (iii)
1947 show a higher spillover of predators compared to the monoculture system. These effects would

1948 be linked to higher availability and diversity of food sources in the polycultures compared to
1949 the monocultures.

1950 **Material and methods**

1951 Studied organisms

1952 *Predatory mirid bug*

1953 The predator studied in this experiment is the mirid bug *N. tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae).

1954 The mirid bug colony was reared on tomato plants under laboratory conditions ($25 \pm 3^\circ\text{C}$; LD
1955 15:9; $50 \pm 10\%$ RH). The colony was regularly fed with sterilized *E. kuehniella* Zeller eggs
1956 (Biotop®, France), honey diluted in water (1/4) and pollen grains from diverse type of flowers
1957 obtained with usual beekeeping extraction.

1958 *Pest*

1959 The pest selected in this experiment was a substitute prey: sterilized *E. kuehniella* Zeller
1960 (Lepidoptera: Miridae) eggs. This substitute pest is well accepted in literature and is easy to
1961 obtain as a food source for many natural enemies. Additionally, other Pyralidae are important
1962 pest species in many agricultural systems and therefore *E. kuehniella* is a good representative
1963 of this category of pests. Finally, as only sterilized eggs were taken for the experiment, there
1964 was no pest population dynamics in order to simplify the trophic system and focus on the direct
1965 effects of plant diversity and succession on the natural enemy.

1966 *Plants*

1967 Three different plants were chosen for the design: tomato (*Solanum lycopersicum* L.
1968 (Solanaceae) - Nano), squash (*Cucurbita moschata* D. (Cucurbitaceae) - Butternut) and soybean
1969 (*Glycine max* L. (Fabaceae) - Merrill). These plants were chosen because they are
1970 complementary in terms of: (i) family and (ii) provision of nectar and pollen (see Tab. 1). Pre-
1971 tests were done in order to confirm that the mirid bug is able to grow on the different chosen
1972 plants. During the experiment, all plants reached the flowering stage, allowing the predatory
1973 bug to feed on pollen and nectar sources when available and if necessary, in addition to sap

1974 collected mainly on the apical vegetative sprouts (Siscaro et al., 2019) and to *Ephestia*'s eggs
1975 available on predation cards.

1976 Experimental design

1977 The experiment was carried out under greenhouse conditions from 17th May to 27st July 2017
1978 at the INRA site in Sophia Antipolis. The temperature, as well as the relative humidity, were
1979 stabilized using cooling and fogging systems ($25 \pm 10^{\circ}\text{C}$; LD 15:9 \pm 1h; 70 +20-50% RH). The
1980 experimental greenhouse was composed of four hermetically separated compartments, each
1981 measuring 6*6 m. In each compartment, four double rows of metal poles measuring each 5m
1982 length were placed as a support for plants. A nutritive solution composed of NPK (165:117:225)
1983 and other trace elements was provided four times a day to all the plants in the experiment.

1984 *Treatments*

1985 To look into the effects of crop diversity on *N. tenuis*, the succession of three crops, hereafter
1986 named “polyculture”, was compared to the successions of the same crop for each individual
1987 crop separately, hereafter named “monocultures” (Table 1 and Fig. 1). Consequently, there were
1988 four treatments: the tomato monoculture, the squash monoculture, the soybean monoculture
1989 and the polyculture. Each treatment was replicated four times, once in each compartment. A
1990 replicate consisted in a double row of plants which was isolated from the others by means of a
1991 net tunnel. In order to assess the question of plant succession and natural enemy spillover, each
1992 double row of plants was divided into three equal parts representing a unit of space and time
1993 called “patch type” in which 8 plants were placed: A, B and C. In the polyculture treatment, the
1994 plants in patch type A were tomato plants, squash plants were in patch type B and soybean
1995 plants in patch type C. The order of plant succession was chosen regarding usual plant
1996 succession in continental plant cropping systems. In the monoculture treatments, all patch types
1997 contained the same crop. The patch types of plants were added gradually, every 15 days.
1998 Nevertheless, in order to assess the effect of habitat disturbance in the system, each plant patch
1999 type was cut 25 days after its implementation, and the crop residues were left to allow potential

2000 offspring to develop. To sum up, after implementing plants in patch type A, on day 15 patch
2001 type B was added; then on day 25, patch type A was cut, on day 30 patch type C was added and
2002 on day 40 patch type B was cut. Thanks to this technique, the insects always had 10 days to
2003 switch from one patch type to another.

2004 *Predator population dynamics and spillover between the patch types*

2005 On day 1, 10 young *N. tenuis* females and 10 young *N. tenuis* males were placed in each
2006 treatment. The *N. tenuis* populations were sampled in each tunnel every five days. Insects were
2007 counted on the living plants, on plant residues as well as in the environment nearby. In order to
2008 avoid any overlapping during the insect sampling, each individual was lifted out carefully using
2009 a mouth aspirator for counting in one patch and then put back in the middle of the same patch
2010 at the end of the counting. All instars were noted, i.e. nymphal instars 1, 2, 3, 4 and 5 and male
2011 and female adults. To assess the spill-over of the predators, evaluated as the movement of the
2012 predatory bugs from one patch type to another, during the sampling the patch types were
2013 physically separated by a net in order to avoid any movement of the predators from one patch
2014 to another induced by the disturbance of the sampling. The position of the populations
2015 individuals were then recorded in each patch type. Population spill-over was assessed by
2016 calculating the percentage of the population present in a patch type, compared to the previous
2017 patch type, based on the formula below:

2018
$$\frac{\text{Number of insects in Patch type } X \text{ at time } t * 100}{\text{Number of insects in Patch type } (X - 1) \text{ at time } t}$$

2019 The spill-over was also assessed through the comparison of the population of *N. tenuis* between
2020 the patch types within a treatment. Indeed, patch types represent a unit of space, and as such
2021 provide a good basis to measure the movement intensity of the population. We assumed that
2022 population abundance may vary between the patches type depending on the plants available in
2023 the system.

2024 *Predation performance*

2025 Predation cards made with *E. kuehniella* sterilized eggs were used to estimate *N. tenuis*
2026 predation performances (Winqvist et al., 2011). The amount of eggs exposed to mirid bugs,
2027 around 600 per predation card, was based on the results from preliminary experiments. In the
2028 greenhouse, predation cards were disposed homogenously on the living plants, and were
2029 replaced every two days to avoid dehydration or total predation. Eight cards per patch type were
2030 installed, firstly every two days and when the second generation of *N. tenuis* appeared, i.e. from
2031 day 12 to the end, 16 cards were installed. As predated eggs and dehydrated eggs were difficult
2032 to distinguish, control cards with eggs inaccessible to the predators, protected with a small bag
2033 composed by nylon mesh, were also placed in the tunnels in order to measure a mean
2034 dehydration rate per compartment on each date. The number of predated eggs per patch type
2035 was estimated every two days by counting damaged eggs using a binocular and the mean
2036 dehydration rate was deducted. The mean number of predated eggs per insect per day was also
2037 recorded.

2038 *Statistical analysis*

2039 The effect of the different treatments on *N. tenuis* population and predation efficacy, which
2040 followed a Poisson error distribution, was analyzed using Generalized Estimating Equations
2041 (GEE) with the patch type, the date, separately and in two to three sided interactions as
2042 explanatory variables. We specified a first-order auto-regressive correlation structure “ar1”,
2043 which is based on the assumption that observations close in time are much more correlated than
2044 observations further apart. The GEE model was simplified using a backward stepwise method.
2045 The post-hoc test “lsmeans” (Length, 2016) was used to compare every treatment to each other.
2046 The spillover of the predator population, which followed a Poisson error distribution, was
2047 analyzed with a Generalized Linear Model (GLM) with patches considered as a unit of space
2048 and time. The variable used to explain was the total number of predators and the explanatory
2049 variable was the treatment and the patch type in interaction.

2050 All statistical analyses were carried out with the R software v3.5.1 using the geepack package
2051 (Hojsgaard et al., 2006), the lsmeans package (Lenth, 2016), and the multcomp package
2052 (Hothorn et al., 2008).

2053 Results

2054 Population dynamics

2055 The number of *N. tenuis* was significantly lower in the soybean monoculture in every patch
2056 type (Fig. 2, Table S1; soybean – squash: z.ratio: -15.1, $P < 0.001$; soybean – tomato: z.ratio: -
2057 13.5, $P < 0.001$; soybean – polyculture: z.ratio: -11.6, $P < 0.001$) with a population of initial
2058 adults dropping prematurely in soybean. The number of *N. tenuis* was always significantly
2059 lower in the soybean monoculture in each patch type (Table S2; all $P < 0.001$). In tomato and
2060 squash monoculture, abundance of *N. tenuis* was equal to the polyculture in patch type A and
2061 B (Table S3; all $P > 0.05$) whereas in patch type C numbers were significantly lower in the
2062 polyculture (Fig. 2; squash – polyculture in patch type C: z.ratio: 5.2, $P < 0.001$; tomato –
2063 polyculture in patch type C: z.ratio: 4.8, $P < 0.001$).

2064 Population spillover

2065 The population spill-over was significant for each treatment as patch type had a significant
2066 impact on the number of *N. tenuis* (Table S3; treatment: χ^2_1 : 854.1, $P < 0.001$; patch type: χ^2_2 :
2067 2024.95, $P < 0.001$). The spillover, measured as the percentage of population transfer from on
2068 patch type to another, could not be calculated on the soybean monoculture because there were
2069 too few insects. In the tomato and the squash monocultures, the amount of population transfer
2070 was the same from patch type A to patch type B and from patch type B to patch type C, i.e.
2071 50% of the population transferred within 8 days and 90% within 14 days (Fig. 3). In the
2072 polyculture, the population transfer from patch type A to patch type B, i.e. from the tomato to
2073 the squash patch type, increased constantly. Nevertheless, the transfer from patch type B to
2074 patch type C, namely from the squash to the soybean patch type, was much slower, i.e. after 8

2075 days following the cutting of the plant, only 14% of the insects transferred to the soybean patch
2076 type (Fig. 3).

2077 Predation performance

2078 The treatment significantly impacted the number of predated eggs, with a predation in the
2079 squash monoculture significantly higher in every patch type on the entire period (Fig. 4, Table
2080 S4 and S5; $\chi^2_3: 291.9, P < 0.001$). The predation in polyculture was equal to predation in tomato
2081 in patch type B and was lower than predation in tomato in patch type C (Fig. 3; tomato –
2082 polyculture: z.ratio: -2.5, $P = 0.056$; tomato – polyculture: z.ratio: 5.6, $P < 0.001$). Predation
2083 in polyculture was higher than in soybean in patch type B and C (Fig. 4; soybean – polyculture:
2084 z.ratio: -4.03, $P < 0.001$; soybean –tomato: z.ratio: -9.5, $P < 0.001$).

2085 Predation per insect per day could only be calculated in patch types B and C on the polyculture
2086 and tomato and squash monocultures because at the beginning of the experiment the number of
2087 initial adults was too low on the soybean monoculture. No significant difference was observed
2088 between the treatments in patch type B; the population in patch type C was not high enough to
2089 calculate the mean number of predated eggs until day 41 as the *N. tenuis* did not transfer to the
2090 last patch type in polyculture (Fig. 3). However, from day 41 to day 47, the mean number of
2091 predated eggs per insect per day was significantly higher in the polyculture than in the
2092 monocultures combined (Fig. 5; $\chi^2_1: 14.6, P < 0.001$). When comparing the different treatments
2093 during the overall period, predation per insect per day in the squash monoculture was higher
2094 than in the tomato monoculture (Table S6; squash –tomato: z.ratio: 3.5, $P = 0.001$). Predation
2095 did not differ among the other treatments (Table S6; squash – polyculture: z.ratio: 0.7, $P = 0.72$;
2096 tomato – polyculture: z.ratio: -1.8, $P = 0.15$).

2097 Discussion

2098 A highly diverse plant community is likely to provide more abundant and diversified resources
2099 to higher trophic levels than a poorly diversified plant community. Our study assessing the

2100 effect of crop species richness on *N. tenuis* ability to control pests shows interestingly that the
2101 predator relied more on the plant sort than on the richness of the resources. Our analyses
2102 revealed that the performance as well as the population dynamics of this omnivorous predator
2103 was quite stable in all monocultures and varied in the polyculture with regard to the plant which
2104 it was exposed to. Our results suggest that contrary to our hypothesis, increasing crop diversity
2105 per se is not sufficient to enhance biological pest control services in agricultural landscapes.

2106 In polyculture, the three crops were combined to provide continuous and diversified food
2107 sources. The weaker development of *N. tenuis* population in the polyculture compared to the
2108 tomato and squash monocultures may be explained by the presence of the soybean patch type
2109 at the end of the experimental period, i.e. patch type C, as it was probably poorly suitable for
2110 *N. tenuis* (see below). Indeed, the population growth of the predatory bug decreased at the end
2111 of the experiment in patch type C after the cutting of squash crop coordinated with the moment
2112 when the third generation of adults emerged. This led to the population decrease because adults
2113 were dying and not laying eggs in the soybean patch type. On tomato and squash, the predatory
2114 bug developed significantly better and the population dynamics in the polyculture were similar
2115 to the one in squash and tomato monocultures in patch type A and B. When transferring this
2116 result to the landscape context, it is possible that effects of plant richness cannot be seen after
2117 a succession of only two crops, as long term landscape composition has higher benefits on
2118 natural enemies' population (Gurr et al. 2017).

2119 The delayed spill-over of the insects from patch type B (squash) to patch type C (soybean) in
2120 the polyculture compared to the monocultures also shows that soybean plants do not attract *N.*
2121 *tenuis*. This resulted in the lower predation efficacy observed in the last patch type of the
2122 polyculture compared to the monocultures. Therefore, if the plant available in a cropping
2123 system is not adapted to the development of the natural enemy targeted and is less attractive
2124 than other crops in the surroundings, the natural enemy will hardly transfer to it, and thus will

2125 not provide biocontrol services. However, despite the unattractiveness of soybean, the insects
2126 finally transferred when squash residues had completely dried out, probably to find other food
2127 sources (Han et al. 2015; Pan et al. 2014). Actually, predation in the soybean patch type in the
2128 polyculture was much higher than in the soybean monoculture, showing that in the polyculture,
2129 the soybean benefited from the previous population increase in the tomato and the squash
2130 plants. These findings support the idea that implementing a “bridge crop” inside a crop
2131 succession design may enhance biological control. When a crop does not fulfill all the needs of
2132 the main targeted predators, it could benefit from a high level of biocontrol thanks to the
2133 spillover of predators from other crops of the system.

2134 Other factors not considered in this study can attract natural enemies to a patch type of crops.
2135 For example, *N. tenuis* is attracted by HIPVs (Herbivore-Induced Plant Volatiles) produced by
2136 plants infested by the whitefly *Bemisia tabaci* Gennadius and the tomato borer *Tuta absoluta*
2137 Meyrick (Lins et al. 2014). In this experiment, plants were not exposed to herbivory for the pest
2138 was substituted by sterilized eggs of *E. kuehniella*. *Nesidiocoris tenuis*’ foraging behavior and
2139 spillover from one patch type to another could thus have been different with a living pest.

2140 The results of this study demonstrate how the choice of the plant can impact the population of
2141 *N. tenuis*, not only in its overall population growth but also in its foraging behavior and its
2142 predation capacity. Furthermore, as the population grew, the number of predated eggs
2143 increased, pointing at the importance of maintaining a stable natural enemy population in crops
2144 in order to profit from their services (Gurr et al. 2017). Regarding both the development and
2145 the predation of *E. kuehniella* eggs, the population of *N. tenuis* did not perform as well in the
2146 soybean monoculture as well as it did in the tomato or squash monocultures. Multiple factors
2147 could explain the unsuitability of the soybean plant. First of all, the poor water resource given
2148 by the young soybean plant may have hindered nutrition of the *N. tenuis*, as its main food
2149 resource is sap (Sanchez et al., 2006). The lack of water in plant tissue could increase plant

2150 tissue hardness and could therefore affect the possibility for *N. tenuis* to lay eggs as they are
2151 laid by endophytic oviposition, with deposition of the eggs inside the plant tissue (De
2152 Puyssseleyr et al., 2013; Lundgren et al. 2008; Constant et al. 1996). The percentage of dry
2153 matter in the soybean tissue was indeed much higher compared to the squash and tomato (Fig.
2154 S1). However, another study has shown that a similar predatory bug, with the same needs as *N.*
2155 *tenuis*, i.e. *Macrolophus pygmaeus*, developed well with no other food sources but the green
2156 bean plant, which belongs to the same family and has the same morphology as the soybean
2157 plant (Perdikis and Lykouressis 2000). The two mirid bugs development might differ on these
2158 two plants due to the morphology and accessibility of the flower by the mirid bug. Finally, the
2159 low biomass represented in the soybean plant rows may have prevented the mirid bug from
2160 installing therein. Indeed, the biomass provision is an important functional trait for natural
2161 enemies' maintenance in a field (Rusch et al., 2013).

2162 Squash and tomato monocultures greatly favoured *N. tenuis* development, and predation in
2163 these treatments proved to be effective. It is worth mentioning that, although the number of
2164 insects was the same in both monocultures, predation capacity was significantly higher in the
2165 squash monoculture. One explanation may be that the need of *N. tenuis*' for other food sources,
2166 notably eggs, is reduced in the tomato monoculture by its capacity to feed on tomato sap, as the
2167 tomato is its main host plant. In fact, the capacity for predatory bugs to feed on plant sap is only
2168 possible if the host plant is suitable (Perdikis and Lykouressis 2000; Perdikis and Arvaniti
2169 2016). A second hypothesis is that pollen and nectar provided by squash are more readily
2170 available for *N. tenuis* in terms of quantity and accessibility than on tomato plants. As some
2171 studies have shown that addition of plant food could enhance the performance of *N. tenuis*
2172 (Maselou et al. 2015) and increase the feeding time of other mirid bug species (Li et al. 2016),
2173 it is reasonable to summarize that squash bolstered *N. tenuis* predation capacity by providing
2174 complementary food sources.

2175 **Conclusion and perspectives**

2176 Our study shows that crop identity is crucial when designing cropping systems that improve
2177 biological control services based on crop diversification. The predator performed much better
2178 on polyculture than on other monocultures and on the other hand, was less performant than on
2179 some other monocultures. These results revealed that crop identity within the succession was a
2180 major factor explaining population dynamics and biological control. It is interesting to note that
2181 at the end of the experiment, when the predator population spilled-over to the soybean crop in
2182 the polyculture, predation efficacy increased and was significantly higher than in the combined
2183 monocultures. These results suggest that non-host adjacent crops in a cultural succession can
2184 benefit from the presence of host plants where the natural enemy population is increased. These
2185 findings infer that implementing a ‘bridge’ crop is possible in a crop succession design. In future
2186 studies, more attention should be given to analysing the effect of plant types on the natural
2187 enemies selected. Since each natural enemy has different life-history traits, the selection of the
2188 crops to include in a cropping system is crucial in managing the natural enemy populations.
2189 Further studies are thus required to implement a polycultural cropping system that would favor
2190 biocontrol through crop diversity by taking into account the complexity of natural enemy
2191 communities while developing crop selection on different plant-community levels (Gardarin et
2192 al., 2018). This may be possible by selecting crops whose functional traits are related to the
2193 natural enemies potentially targeted in the system.

2194 **Acknowledgements**

2195 The authors are grateful to Edwige Amiens and Christiane Metay for technical support. All the
2196 authors were supported by the project EUCLID (H2020-SFS-2014, grant number: 633999).

2197 **Compliance with Ethical Standards**

2198 **Funding:** This study was funded by the Europe under H2020 program Societal Challenges
2199 (H2020-SFS-2014, grant number 633999).

2200 **Conflict of Interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

2201 **Ethical approval:** This article does not contain any studies with human participants or animals

2202 performed by any of the authors.

2203 **References**

- 2204 Altieri M.A. (1999): The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecos and Env*
2205 74: 19 – 31.
- 2206 Arno J., Castane C., Riudavets J., Gabarra R. (2010): Risk of damage to tomato crops by the
2207 generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *Bull*
2208 *Entomol Res* 100: 105 – 115.
- 2209 Balmer O., Pfiffner L., Schied J., Willareth M., Leimgruber A., Luka H., Traugott M. (2013):
2210 Non-crop flowering plants restore top-down herbivore control in agricultural fields. *Ecol and*
2211 *Evol* 3: 2634 - 2646.
- 2212 Balzan M.V., Moonen A.C. (2014): Field margin vegetation enhances biological control and
2213 crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomol Exp Appl* 140:
2214 45 – 65.
- 2215 Bianchi F., Booij C., Tscharntke T. (2006): Sustainable pest regulation in agricultural
2216 landscapes: a review on landscapes composition, biodiversity and natural pest control. *Proc*
2217 *Biol Sci* 273: 1715 – 1727.
- 2218 Brewer M., Goodell P. (2012): Approaches and incentives to implement integrated pest
2219 management that addresses regional and environmental issues. *Annu Rev Entomol* 57: 41 – 59.
- 2220 Burton R., Kuczera C., Schwarz G. (2008): Exploring farmer's cultural resistance to voluntary
2221 agri-environmental schemes. *Soc Rur* 48: 16 – 37.
- 2222 Calvo J., Urbaneja A. (2004): *Nesidiocoris tenuis* un aliado para el control biológico de mosca
2223 blanca. *Horticultura Internacional* 44: 20–25.
- 2224 Calvo J., Bolckmans K., Stansly P.A., Urbaneja A. (2009): Predation by *Nesidiocoris tenuis* on
2225 *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl* 54: 237 – 246.

- 2226 Cardinale B.J., Harvey C.T., Gross K., Ives A.R. (2003): Biodiversity and biocontrol: Emergent
2227 impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem.
2228 *Ecology Letters* 6: 857-865.
- 2229 Chaplin-Kramer R., de Valpine P., Mills N.J., Kremer C. (2013): Detecting pest control services
2230 across spatial and temporal scales. *Agric Ecosyst Environ* 181: 206 – 212.
- 2231 Constant B., Grenier S., Bonnot G. (1996): Artificial substrate for egg laying and embryonic
2232 development by the predatory bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae). *Biolog*
2233 *Control* 7: 140 – 147.
- 2234 Cook S.M., Khan Z.R., Pickett J.A. (2007): The Use of Push-Pull Strategies in Integrated Pest
2235 Management. *Annu Rev Entomol* 42: 375 – 400.
- 2236 De Puysseleir, V., De Man, S., Höfte, M., De Clercq, P. (2013): Plantless rearing of the
2237 zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* 58(2): 205-213.
- 2238 Desneux N., Decourtye A., Delpuech J.M. (2007): The sublethal effects of pesticides on
2239 beneficial arthropods. *Annu Rev Entomol* 52: 81 – 106.
- 2240 Ebrahimi M., Mahdian K., De Clercq P. (2019): Life-history parameters and predation capacity
2241 of *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on eggs of *Plutella*
2242 *xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Agricultural and Forest Entomology* 21(1), 50-57.
- 2243 Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena
2244 G.M., Martin J.L. (2011): Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in
2245 agricultural landscapes. *Ecology Lett* 14: 101 – 112.
- 2246 Gardarin A., Plantegenest M., Bischoff A., Valantin-Morison M. (2018): Understanding plant–
2247 arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control:
2248 useful traits and metrics. *Journal of pest science* 1-13.

2249 Gurr G.M., Wratten S.D., Altieri M.A. (2004): Ecological engineering: a new direction for
2250 agricultural pest management. *AFBM Journ* 1: 28 – 35.

2251 Gurr G. M., Wratten S. D., Landis D. A., You M. (2017): Habitat management to suppress pest
2252 populations: progress and prospects. *Annual review of entomology* 62: 91-109.

2253 Perović D. J., Gámez-Virués S., Landis D. A., Wäckers F., Gurr G. M., Wratten S. D., You M.
2254 S., Desneux N. (2018): Managing biological control services through multi-trophic trait
2255 interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biological*
2256 *reviews* 93(1): 306-321.

2257 Haddad N. M., Crutsinger G. M., Gross K., Haarstad J., Knops J. M., Tilman D. (2009): Plant
2258 species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12(10),
2259 1029-1039.

2260 Han P., Dong Y., Lavoit A.V., Adamowicz S., Bearez P., Wajnberg E., Desneux N. (2015):
2261 Effect of plant nitrogen and water status on the foraging behavior and fitness of an omnivorous
2262 arthropod. *Ecol Evol* 5: 5468–5477.

2263 Højsgaard S., Halekoh U., Yan J. (2006): The R Package geepack for Generalized Estimating
2264 Equations. *J Stat Softw* 15(2).

2265 Hothorn T., Bretz F., Westfall P. (2008): Simultaneous Inference in General Parametric Models.
2266 *Biom J* 50: 346 - 363.

2267 Jonsson M., Bommarco R., Ekbom B., Smith H.G., Bengtsson J., Caballero-Lopez B., Winqvist
2268 C., Olsson O. (2014): Ecological production functions for biological control services in
2269 agricultural landscapes. *Methods Ecol Evol* 5: 243 – 252.

2270 Karp D.S., Chaplin-Kramer R., Meehan T.D., Martin E.A., DeClerck F., Grab H., Gratton C.
2271 et al. (2018): Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape
2272 composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(33): E7863-E7870.

2273 Kareiva P. (1987). Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions. *Nature*,
2274 326(6111), 388.

2275 Langellotto G.A., Denno R.F. (2004): Responses of invertebrate natural enemies to complex-
2276 structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1 – 10.

2277 Lenth R.V. (2016): Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal Stat Software* 69: 1
2278 – 33.

2279 Letourneau D.K., Armbrrecht I., Salguero Rivera B., Lerma J.M., Carmona E.J., Daza M.C., et
2280 al. (2011): Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol Appl* 21: 9 –
2281 21.

2282 Letourneau D.K., Ando A.W., Jedlicka J.A., Narwani A., Barbier E. (2015): Simple-but-sound
2283 methods for estimating the value of changes in biodiversity for biological pest control in
2284 agriculture. *Ecol Econ* 120: 215 – 225.

2285 Li W., Wyckhuys K.A.G., Wu K. (2016): Does feeding behavior of a zoophytophagous mirid
2286 differ between host plant and insect prey items? *Arth-Plant Int* 10: 79 – 86.

2287 Lins J.C., Van Loon J.J.A., Bueno V.H.P., Lucas-Barbosa D., Dicke M., Van Lenteren J.C.
2288 (2014): Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris*
2289 *tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics. *BioControl*
2290 59: 707–718.

2291 Lu Y., Wu K., Jiang Y., Guo Y., Desneux N. (2012): Widespread adoption of Bt cotton and
2292 insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature* 487: 362 – 365.

2293 Lundgren J.G., Fergen J.K., Riedell W.E. (2008): The influence of plant anatomy on oviposition
2294 and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behavior* 75: 1495-
2295 1502.

2296 Manandhar R., Wright M.G. (2016): Effects of interplanting flowering plants on the biological
2297 control of corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae) and thrips (Thysanoptera: Thripidae) in
2298 sweet corn. *J. Econ. Entomol.* 109: 113 – 119.

2299 Maselou D.A., Perdikis D.C., Sabelis M.W., Fantinou A.A. (2015): Plant resources as a factor
2300 altering emergent multi-predator effects. *PLoS ONE* 10(9), e0138764.

2301 Molla O., Biondi A., Alonso-Valiente M., Urbaneja A. (2014): A comparative life history study
2302 of two mirid bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestia kuehniella* eggs on tomato crops:
2303 implications for biological control. *BioControl* 59:175–183.

2304 Naselli M., Zappala L., Gugliuzzo A., Garzia G.T., Biondi A., Rapisarda C., Cincotta F.,
2305 Condurso C., Verzera A., Siscaro G. (2017). Olfactory response of the zoophytophagous mirid
2306 *Nesidiocoris tenuis* to tomato and alternative host plants. *Arthropod-Plant Interactions* 11(2):
2307 121-131.

2308 Pan H., Liu B., Lu Y., Desneux N. (2014): Life table parameters of three mirid bug
2309 (*Adelphocoris*) species (Hemiptera: Miridae) under contrasted relative humidity regimes. *PLoS*
2310 *ONE* 9(12), e115878.

2311 Parolin P., Bresch C., Desneux N., Brun R., Bout A., Boll R., Poncet C. (2012). Secondary
2312 plants used in biological control: a review. *International Journal of Pest Management*, 58(2),
2313 91-100.

2314 Perdikis D., Lykouressis D. (2000): Effects of various items, host plants, and temperatures on
2315 the development and survival of *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Hemiptera: Miridae).
2316 *Biological Control* 17: 55 – 60.

2317 Perdikis D., Fantinou A., Lykouressis D. (2011): Enhancing pest control in annual crops by
2318 conservation of predatory Heteroptera. *Biological Control* 59: 13–21.

2319 Perdikis and Arvaniti 2016 Entomology Generalis

2320 Pérez-Hedo, M., Urbaneja, A. (2015a). Prospects for predatory mirid bugs as biocontrol agents
2321 of aphids in sweet peppers. *Journal of pest science*, 88(1), 65-73.

2322 Pérez-Hedo, M., Urbaneja-Bernat, P., Jaques, J. A., Flors, V., Urbaneja, A. (2015b). Defensive
2323 plant responses induced by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato plants. *Journal*
2324 *of pest science*, 88(3), 543-554.

2325 Perović D.J., Gámez-Virués S., Landis D.A., Wäckers F., Gurr G.M., Wratten S.D., You M.S.,
2326 Desneux N., 2018. Managing biological control services through multi-trophic trait
2327 interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biological*
2328 *reviews*, 93(1): 306-321.

2329 Rand T.A., Tylianakis J.M., Tschamntke T. (2006): Spill-over edge effects: the dispersal of
2330 agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters*
2331 9: 603 – 614.

2332 Rusch A., Chaplin-Kramer R., Gardiner M.M., Hawro V., Holland J., Landis D., Thies C.,
2333 Tschamntke T., Weisser W.W., Winqvist C., Woltz M. (2016): Agricultural landscape
2334 simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems*
2335 *& Environment* 1(221):198-204.

- 2336 Sanchez J.A., Del Pino-Pérez M., Del Mar Davó M., Martínez- Cascales J.I., Lacasa A. (2006):
2337 Zoophytophagy of the plant bug *Nesidiocoris tenuis* in tomato crops in southeast Spain.
2338 *Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate* 29: 243 – 248.
- 2339 Sánchez, J. A., Martínez-Cascales, J. I., & Lacasa, A. (2003): Abundance and wild host plants
2340 of predator mirids (Heteroptera: Miridae) in horticultural crops in the Southeast of Spain. *IOBC*
2341 *wprs Bulletin* 26(10): 147-152.
- 2342 Schellhorn N.A., Gagic V., Bommarco R. (2015): Time will tell: Resource continuity bolsters
2343 ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30: 524 – 530.
- 2344 Siscaro, G., Pumo, C.L., Garzia, G.T., Tortorici, S., Gugliuzzo, A., Ricupero, M., Biondi, A.,
2345 Zappalà, L. (2019): Temperature and tomato variety influence the development and the plant
2346 damage induced by the zoophytophagous mirid bug *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Pest*
2347 *Science* 92(3):1049-1056.
- 2348 Stallman H.R., James H.S. (2017): Farmers’ willingness to cooperate in ecosystem service
2349 prevision: does trust matter? *Ann Public Coop Econ* 88: 5 – 31.
- 2350 Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H. (2006): Biodiversity and ecosystem stability in a decade-
2351 long grassland experiment. *Nature* 441: 629 – 632.
- 2352 Tscharrntke T., Karp D.S., Chaplin-Kramer R., Batáry P., DeClerck F., Gratton C., et al. (2016):
2353 When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biol.*
2354 *Conservation* 204: 449 – 458.
- 2355 Urbaneja A., Tapia G., Stansly P. (2005): Influence of host plant and prey availability on
2356 developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het.: Miridae). *Biocontrol Sci.*
2357 *Technol.* 15: 513–518.

2358 Urbaneja A., Montón H., Mollá O. (2009): Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey
2359 for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* 133: 292–
2360 296.

2361 Urbaneja-Bernat P., Alonso M., Tena A., Bolckmans K., Urbaneja A. (2012): Sugar as
2362 nutritional supplement for the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl* 58:
2363 57 – 64.

2364 Van Ruijven J., Berendse F. (2009): Long-term persistence of a positive plant diversity-
2365 productivity relationship in the absence of legumes. *Oikos* 118: 101 – 106.

2366 Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J.M., Baudry J. (2012): The cropping
2367 systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod
2368 populations? *Agric Ecosyst Environ* 15: 3 – 14.

2369 Venzon M., Rosado M.C., Euzébio D.E., Souza B., Schoereder J.H. (2006): Suitability of
2370 leguminous cover crop pollens as food source for the green lacewing *Chrysoperla externa*
2371 (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae). *Neotrop Entomol* 35: 371 – 375.

2372 Winqvist C., Bengtsson J., Aavik T., Berendse F., Clement L.W., Eggers S., Fischer C., Flohre
2373 A., Geiger F., Liira J., Pärt T., Thies C., Tschardt T., Weisser W.W., Bommarco R. (2011):
2374 Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and
2375 biological control potential across Europe. *Journal of Applied Ecology* 48: 570–579.

2376 Woodcock B.A., Bullock J.M., McCracken M., Chapman R.E., Ball S.L., Edwards M.E., et al.
2377 (2016): Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric Ecosyst*
2378 *Environ* 231: 15 – 23.

2379 Zhao J., Guo X., Tan X., Desneux N., Zappala L., Zhang F., Wang S. (2017) : Using *Calendula*
2380 *officinalis* as a floral resource to enhance aphid and thrips suppression by the flower bug *Orius*
2381 *sauteri* (Hemiptera: Anthocoridae). *Pest management science*, 73(3): 515-520.
2382

2383 **Figures legends**

2384

2385 **Fig 1.** Representation of the greenhouse experimental design. One row represents one tunnel
2386 and one treatment (polyculture, monocultures of tomato, squash and soybean). The patch types
2387 are represented in time and space. Plants in patch A were let from day 1 to day 25, plants in
2388 patch B were let from day 15 to day 40, and plants in patch C were let from day 30 to day 55.
2389 Each tunnel was separated by means of mesh nets. Each treatment was replicated 4 times in the
2390 entire greenhouse.

2391 **Fig 2.** Mean *N. tenuis* population (mean \pm SEM) per patch type (A, B, C) regarding the
2392 monocultures analyzed separately and the polyculture treatment. In the polyculture, the plant in
2393 patch type A is tomato, in patch type B, squash and in patch type C, soybean. Bar charts bearing
2394 different letters, i.e. in normal, italic or capital letters, differ significantly at $P < 0.05$ (GEE
2395 analysis).

2396 **Fig 3.** Percentage of transfer of the *N. tenuis* population from patch type A to patch type B, on
2397 the left part of the graph, and from patch type B to patch type C on the right part of the graph,
2398 after cutting the plant in patch type A on day 25 and patch type B on day 40.

2399 **Fig 4.** Mean number of predated eggs by *N. tenuis* (mean \pm SEM) per patch type (A, B, C)
2400 regarding the monocultures analyzed separately and the polyculture treatment. In the
2401 polyculture, the plant in patch type A is tomato, in patch type B, squash and in patch type C,
2402 soybean. Bar charts bearing different letters, i.e. in normal, italic or capital letters, differ
2403 significantly at $P < 0.05$ (GEE analysis).

2404 **Fig 5.** Number of eggs eaten per insect per day (mean \pm SEM) regarding the combined
2405 monoculture treatments and the polyculture treatment. In the polyculture, the plant in patch type

2406 B is squash and in patch type C, soybean. The data in polyculture from day 33 to day 39 were
2407 taken out of the graph as the number of individuals was lower than 10.

2408 Tables

2409

2410 Table 1. Description of plant succession in time and space.

	Patch type A												
						Patch type B							
						Patch type C							
Polyculture	Tomato												
						Squash							
						Soybean							
Tomato monoculture	Tomato												
						Tomato							
						Tomato							
Squash monoculture	Squash												
						Squash							
						Squash							
Soybean monoculture	Soybean												
						Soybean							
						Soybean							
Day	1	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	

2411

2412

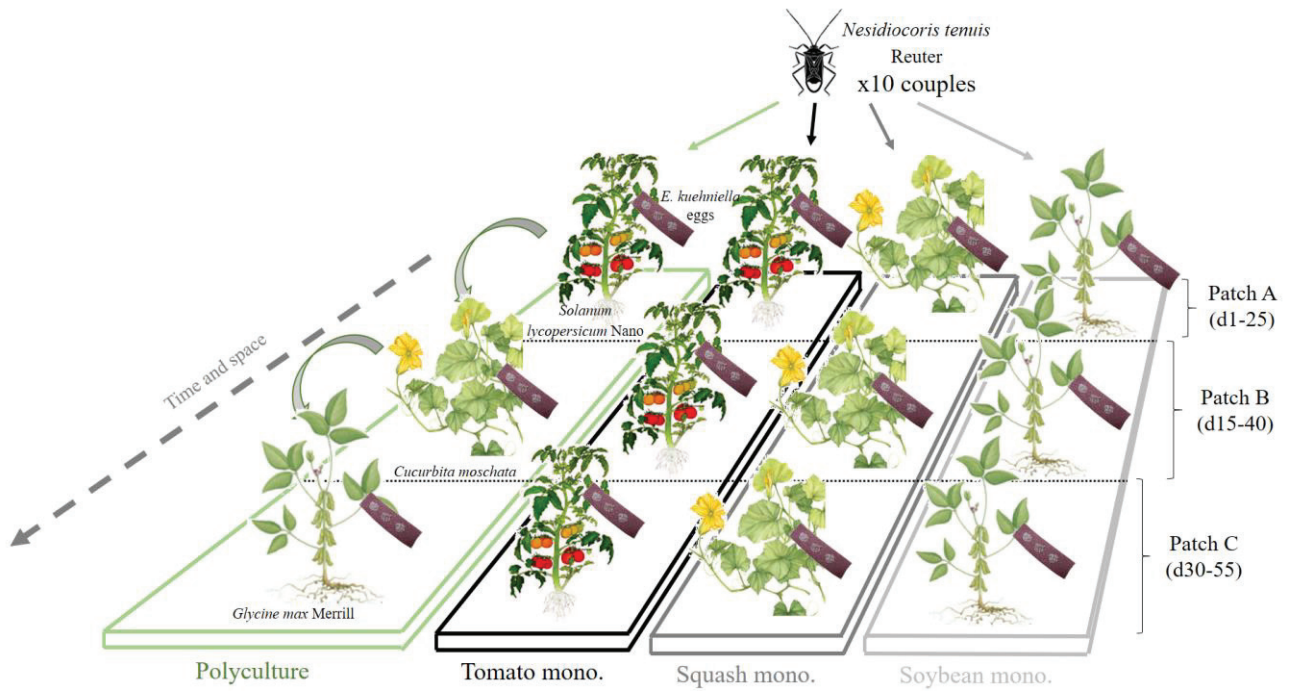
2413 Table 2. Comparison of the number of *N. tenuis* (A) and of the number of predated eggs (B)
 2414 during the whole sampling period between the two treatments (polyculture vs monoculture)
 2415 with the three explanatory variables: treatment, time and patch type. Factors marked with an
 2416 asterisk have a significant effect on the variables to explain at P<0.05 *, P<0.01 **, P<0.001
 2417 *** (GEE analysis).

	Df	χ^2	P-value
A. <i>Nesidiocoris tenuis</i> abundance			
Treat	1	6.730	0.0094820 **
Time	1	10.326	0.0013115 **
Patch type	2	19.560	5.658e-05 ***
Treat:Time	1	5.053	0.0245811 *
Treat:Patch type	2	16.654	0.0002419 ***
Time:Patch type	2	140.434	< 2.2e-16 ***
B. Number of predated eggs			
Treat	1	3.280	0.0701404 .
Time	1	123.794	< 2.2e-16 ***
Patch type	2	102.275	< 2.2e-16 ***
Treat:Patch type	2	16.579	0.0002512 ***
Time:Patch type	2	12.996	0.0015065 **
Treat:Time	1	14.655	0.0001291 ***

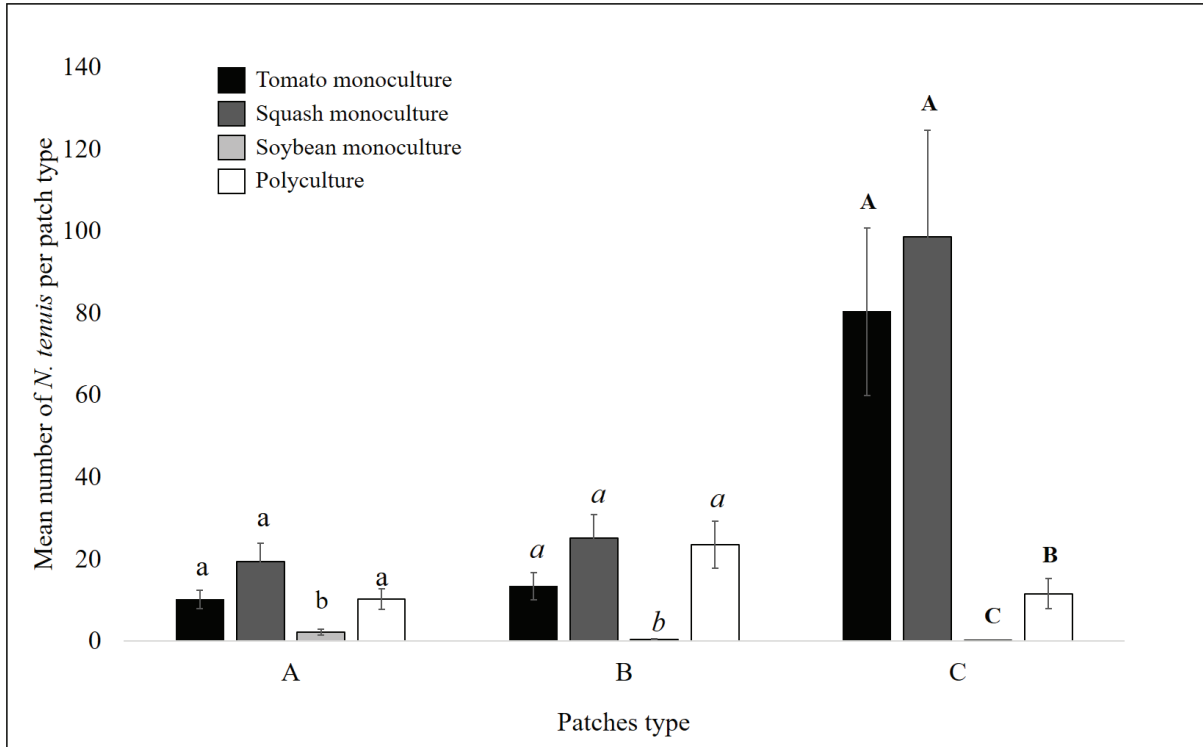
2418

2419

2420 Figures
 2421 Figure 1.

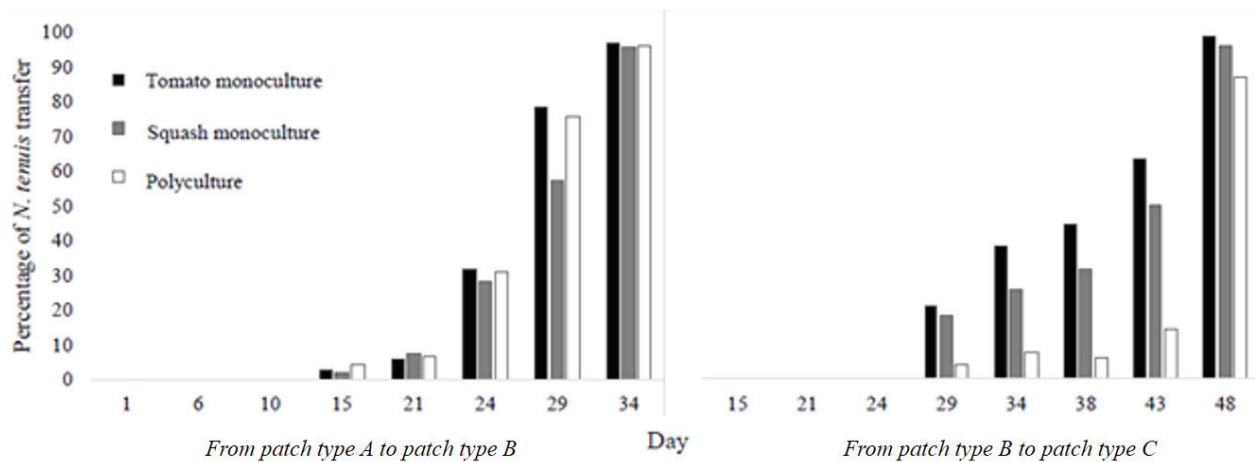


2422
 2423 Figure 2.
 2424



2425
 2426 Figure 3.

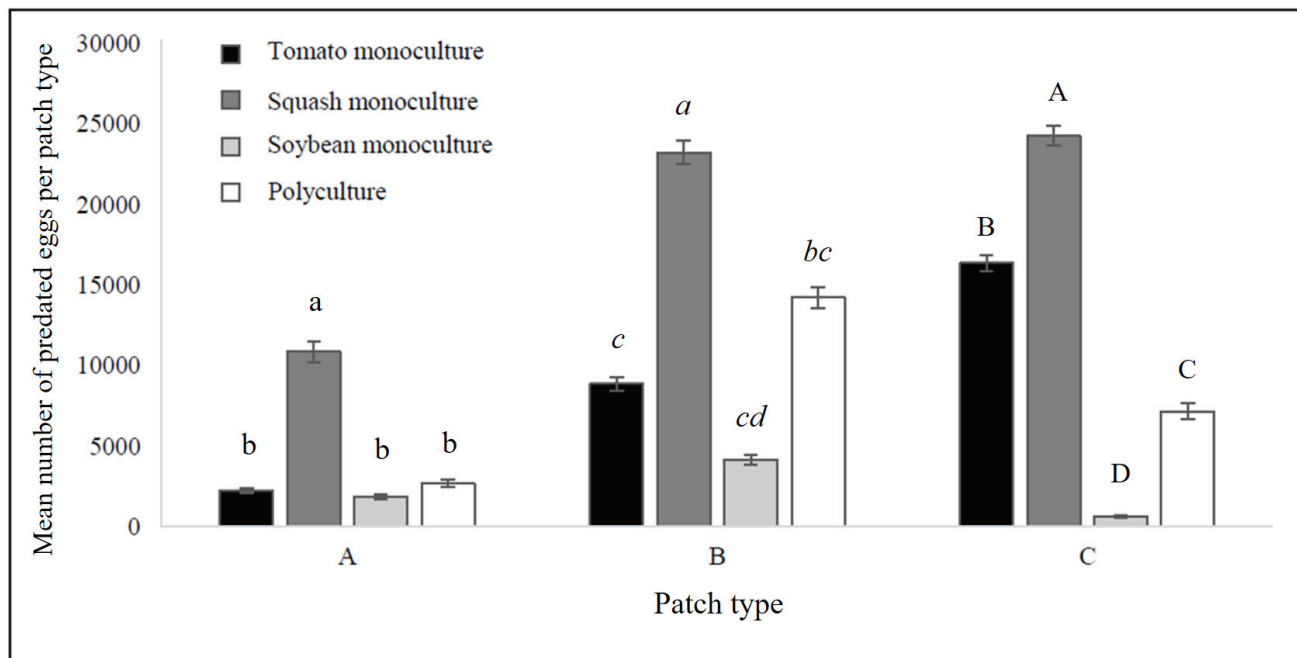
2427



2428

2429 Figure 4.

2430

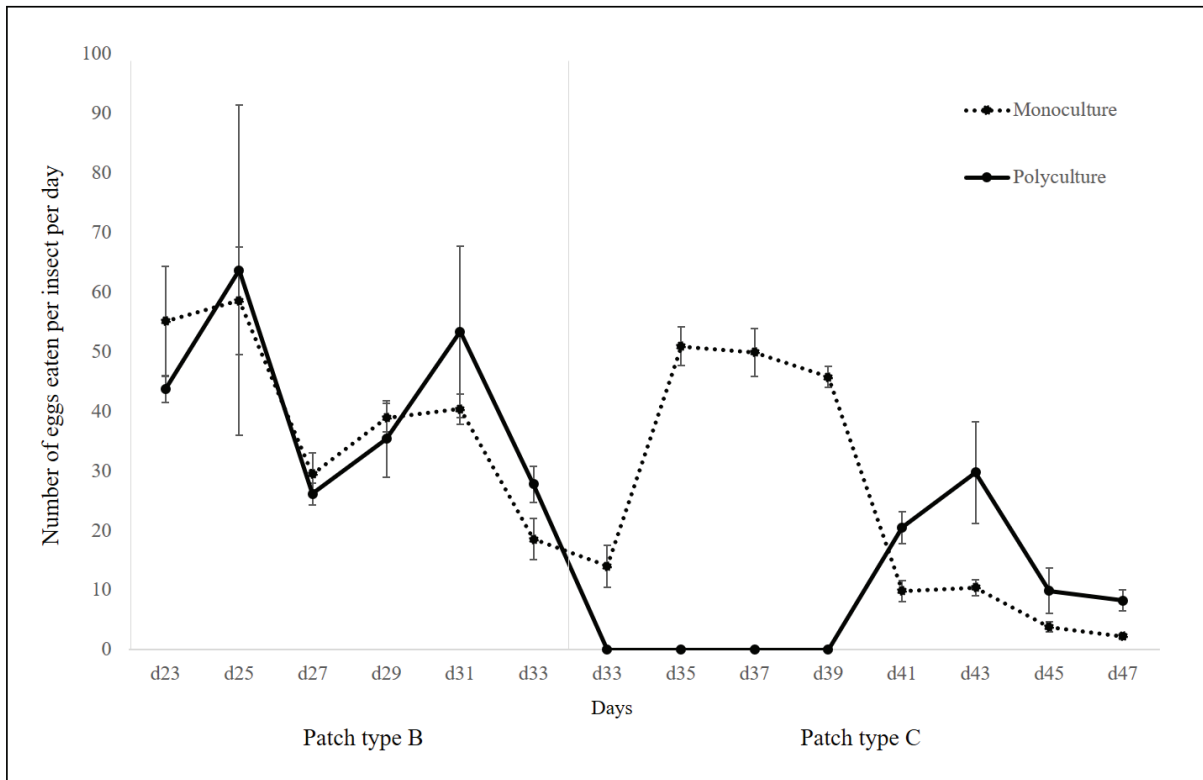


2431

2432

2433 Figure 5.

2434



2435

Supplementary material

Table S.1. Comparison of the number of *N. tenuis* during the whole sampling period regarding the four treatments (polyculture vs monoculture_tomato, monoculture_squash, monoculture_soybean) after the lsmeans test.

	estimate	SE	z.ratio	p.value
Csoy - Csqu	-4.8280	0.3182	-15.172	<.0001
Csoy - Ctom	-4.3364	0.3193	-13.582	<.0001
Csoy - Rmax	-3.8371	0.3293	-11.653	<.0001
Csqu - Ctom	0.4916	0.1934	2.542	0.0537
Csqu - Rmax	0.9909	0.2091	4.739	<.0001
Ctom - Rmax	0.4993	0.2087	2.392	0.0786

Table S.2. Comparison of the number of *N. tenuis* during the whole sampling period between patches type and regarding the four treatments (polyculture vs monoculture_tomato, monoculture_squash, monoculture_soybean) after the lsmeans test.

	estimate	SE	z.ratio	p.value	
Patch type A	Csoy - Csqu	-3.3152	0.4018	-8.251	<.0001
	Csoy - Ctom	-2.6533	0.3979	-6.668	<.0001
	Csoy - Rmax	-2.6670	0.4098	-6.508	<.0001
	Csqu - Ctom	0.6619	0.3235	2.046	0.1712
	Csqu - Rmax	0.6482	0.3341	1.940	0.2113
	Ctom - Rmax	-0.0137	0.3287	-0.042	1.0000
Patch type B	Csoy - Csqu	-4.4738	0.4720	-9.478	<.0001
	Csoy - Ctom	-3.8513	0.4826	-7.981	<.0001
	Csoy - Rmax	-4.2863	0.4900	-8.747	<.0001
	Csqu - Ctom	0.6225	0.3348	1.859	0.2459
	Csqu - Rmax	0.1875	0.3469	0.540	0.9491
	Ctom - Rmax	-0.4350	0.3582	-1.214	0.6177
Patch type C	Csoy - Csqu	-6.6949	0.5090	-13.154	<.0001
	Csoy - Ctom	-6.5045	0.5061	-12.853	<.0001
	Csoy - Rmax	-4.5580	0.5508	-8.275	<.0001
	Csqu - Ctom	0.1905	0.3442	0.553	0.9456
	Csqu - Rmax	2.1369	0.4035	5.295	<.0001
	Ctom - Rmax	1.9465	0.3980	4.891	<.0001

Table S.3. Comparison of the number of *N. tenuis* during the whole sampling period between the two treatments (polyculture vs monoculture) with the two explanatory variables treatment and patch type after the anova of the glm test.

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
Treat	1	854.12	382	25212	< 2.2e-16 ***

Patch type	2	2024.95	380	23187	< 2.2e-16 ***
Treat:Patch type	2	1539.06	378	21648	< 2.2e-16 ***

Table S.4. Comparison of the number of predated eggs during the whole sampling period regarding the four treatments (polyculture vs monoculture_tomato, monoculture_squash, monoculture_soybean) after the lsmeans test.

	Df	χ^2	Pr(>Chi)
Treat	3	291.933	< 2.2e-16 ***
Time	1	15.119	0.0001009 ***
Patch type	2	21.889	1.766e-05 ***
Treat:Time	3	123.495	< 2.2e-16 ***
Treat:Patch type	6	96.972	< 2.2e-16 ***
Time:Patch type	2	56.745	4.763e-13 ***
Treat:Time:Patch type	6	248.122	< 2.2e-16 ***

Table S.5. Comparison of the number of predated eggs during the whole sampling period between patches type and regarding the four treatments (polyculture vs monoculture_tomato, monoculture_squash, monoculture_soybean) after the lsmeans test.

	estimate	SE	z.ratio	p.value	
Patch type A	Csoy - Csqu	-1.5447952	0.2776787	-5.563	<.0001 ***
	Csoy - Ctom	-0.1125319	0.3327161	-0.338	0.9867
	Csoy - Rmax	-0.2514233	0.3361003	-0.748	0.8775
	Csqu - Ctom	1.4322634	0.2822369	5.075	<.0001 ***
	Csqu - Rmax	1.2933720	0.2862187	4.519	<.0001 ***
	Ctom - Rmax	-0.1388914	0.3398759	-0.409	0.9770
Patch type B	Csoy - Csqu	-1.6227747	0.2273318	-7.138	<.0001 ***
	Csoy - Ctom	-0.5681191	0.2388545	-2.379	0.0812
	Csoy - Rmax	-0.9837916	0.2437202	-4.037	0.0003 ***
	Csqu - Ctom	1.0546556	0.1391779	7.578	<.0001 ***
	Csqu - Rmax	0.6389831	0.1473720	4.336	0.0001 ***
	Ctom - Rmax	-0.4156726	0.1645912	-2.525	0.0561 .
Patch type C	Csoy - Csqu	-3.5871959	0.3208634	-11.180	<.0001 ***
	Csoy - Ctom	-3.1326325	0.3267107	-9.588	<.0001 ***
	Csoy - Rmax	-1.9727057	0.3647492	-5.408	<.0001 ***
	Csqu - Ctom	0.4545634	0.1113552	4.082	0.0003 ***
	Csqu - Rmax	1.6144902	0.1967286	8.207	<.0001 ***
	Ctom - Rmax	1.1599268	0.2061278	5.627	<.0001 ***

Table S.6. Comparison of the number of predated eggs per insect per day during the whole sampling period between patches type and regarding the two treatments (polyculture vs monoculture) after the lsmeans test.

	estimate	SE	z.ratio	p.value
--	-----------------	-----------	----------------	----------------

Csqu - Ctom	0.5455331	0.1527375	3.572	0.0010 **
Csqu - Rmax	0.1498165	0.1959586	0.765	0.7248
Ctom - Rmax	-0.3957166	0.2155295	-1.836	0.1579

Figure S1. Mean *N. tenuis* population (mean \pm SEM) regarding the pooled monoculture treatments and polyculture treatment. In the polyculture, the plant in patch type A is tomato, in patch type B squash and in patch type C soybean.

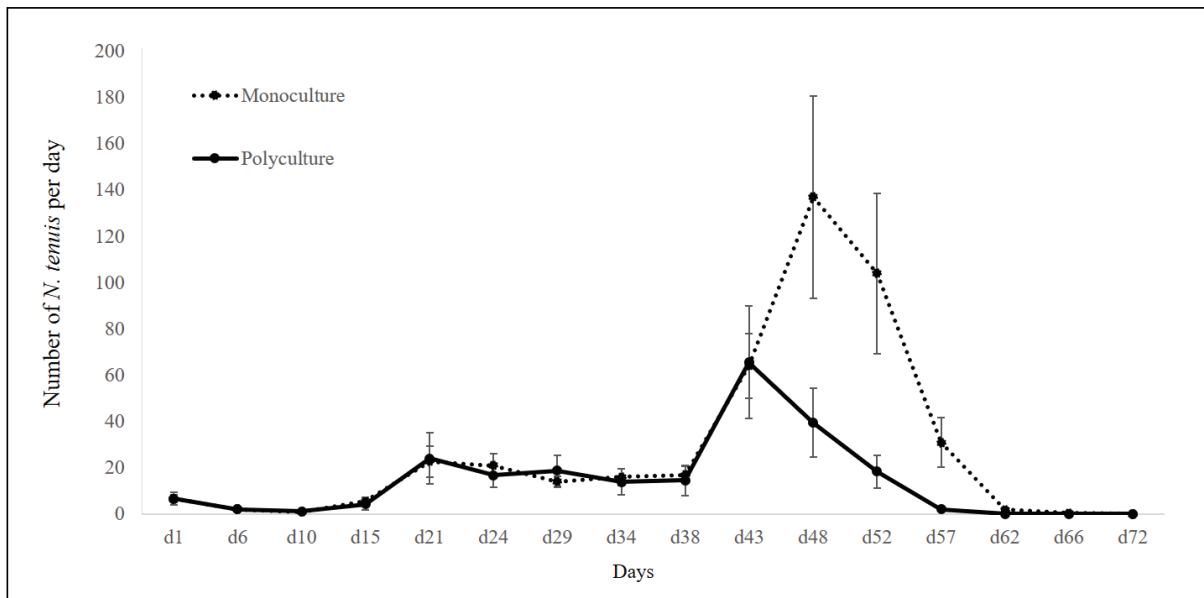
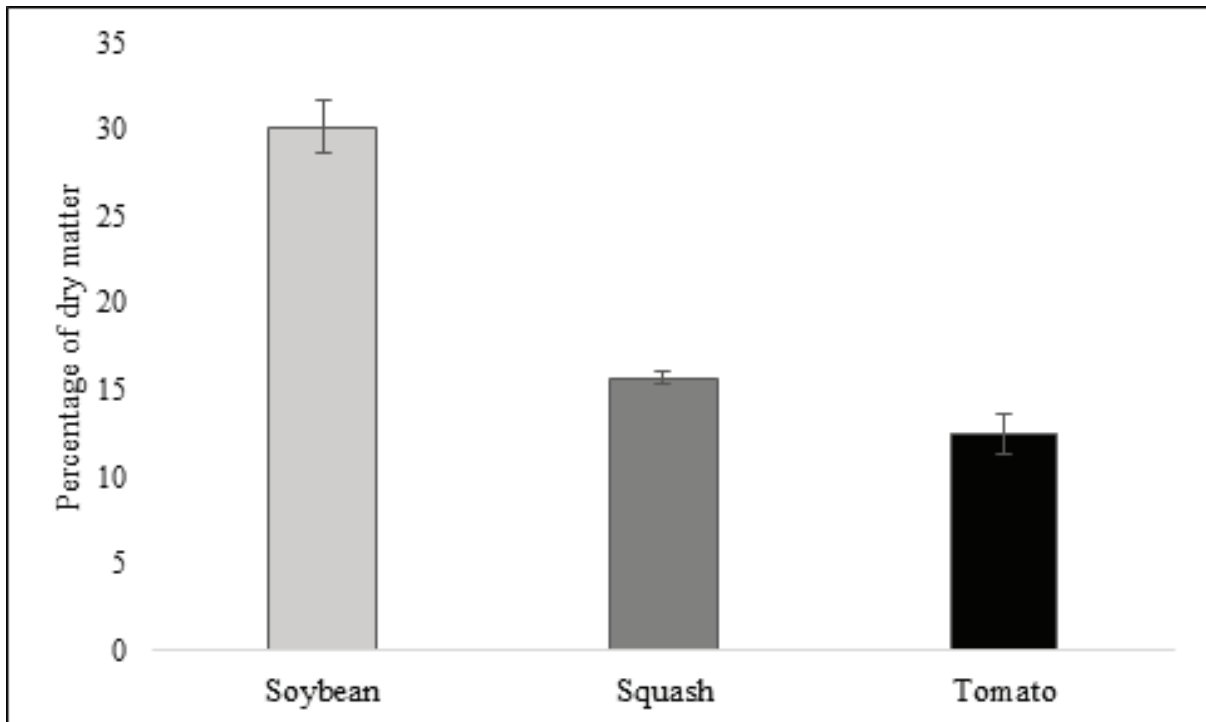


Figure S2. Percentage of dry matter in soybean, squash and tomato plant measured in the same experimental conditions as the study.



Chapitre 3. Effet de la diversité des plantes cultivées dans l'espace et le temps sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs.

Résumé

La diversification des plantes dans les systèmes agricoles a largement prouvé son efficacité dans l'augmentation du biocontrôle. La diversité végétale peut être manipulée à plusieurs échelles (parcelle, exploitation agricole ou paysage agricole) et via l'augmentation des plantes cultivées ou non-cultivées (par exemple : bandes fleuries, haies ou co-culture et push-pull). Cependant, l'impact de la continuité spatiale et temporelle de système diversifiés en plantes cultivées sur le biocontrôle et le mouvement des ennemis naturels n'a jusqu'à présent été que peu étudié. C'est pourquoi dans cette étude nous avons testé, sur deux années consécutives dans un champ expérimental en Chine dans le Province de Hebei, l'effet d'une succession culturale diversifiée sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs spontanément présents en champ. Le design de l'année 2018, nous a également permis d'évaluer le déplacement, ou spillover, des ennemis naturels entre les différents patches de culture. Nos résultats ont montré que la polyculture et la monoculture n'impactaient que les ravageurs, la polyculture favorisant les ravageurs polyphages et la monoculture favorisant les ravageurs monophages. L'abondance des ennemis naturels n'était pas différente selon les traitements, mais par le type de culture présente et, en 2018, par la présence des proies. Les coccinelles étaient systématiquement trouvées en plus grande quantité dans le maïs, le carabe dans le soja et les parasitoïdes dans les choux en 2018. Malgré l'effet nul de la polyculture sur l'abondance globale des ennemis naturels, les coccinelles ont été présentes plus tôt en coton en polyculture qu'en coton en monoculture, montrant l'effet de la polyculture sur la stimulation du spillover. L'étude parallèle que nous avons menée afin de connaître l'abondance des pucerons et coccinelles dans des champs de monoculture de coton biologique a montré ce pendant que notre système pourrait bien montrer l'effet positif de la polyculture sur le biocontrôle. En effet, le nombre de coccinelle en coton était significativement supérieur dans notre système expérimental, et le nombre de pucerons significativement inférieur comparé à la monoculture de coton biologique. Ainsi, conduire une étude similaire mais à une échelle plus grande, celle du paysage, pourrait permettre de mieux appréhender comment la polyculture agit sur le biocontrôle.

Mots-clés : diversité cultivée, ennemis naturels, ravageurs, spillover, succession culturale, échelle spatiale, échelle temporelle.

Impact of increasing crop diversity in space and time at a field scale on natural enemies and pests.

Thomine Eva^a, Rusch Adrien^b, Jaworski Coline^{e,f}, Lavoir Anne-Violette^a, Xiu Chunli^c, Di Ning^d, Lu Yanhui^c, Su Wang^d, Desneux Nicolas^a

^a *Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, UMR ISA, 06000 Nice, France*

^b *INRA, ISVV, Univ. Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, UMR SAVE, F-33883 Villenave d'Ornon, France*

^c *Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2 South Gate, 2 West Yuan Ming Yuan Road, Beijing 100193 China*

^d *Beijing Academy of Agriculture and Forestry, No. 9 Shuguang Garden Middle Road, Haidian District, Beijing, China*

^e *Aix-Marseille Univ., Univ. Avignon, CNRS, IRD, Marseille, France*

^f *Department of Zoology, University of Oxford, Oxford, OX1 3PS, U.K.*

*corresponding author: nicolas.desneux@inra.fr and eva.thomine@inra.fr

In preparation for submission to Journal of Pest Science

Abstract

The importance of plant richness to enhance the presence, biodiversity and efficiency of natural enemies in agricultural systems has largely been studied and demonstrated these last decades. Planting and preserving non-crop plants or manipulating crop richness in fields are practices that have proven their efficiency. However, the impact of crop richness continuity in space and time on pests and natural enemies at a landscape scale remains poorly studied. In order to test the mechanistic effects of crop diversification, in a two-year study, we assessed the effect of crop richness on pests and natural enemies abundance and spillover in a field experiment in North-East China. Our results have shown that the polyculture and the monoculture as they were tested in our design, were only impacting pest, with a positive effect of polyculture on polyphagous pests and a negative one on monophagous pests. Natural enemies abundance was not different between polyculture and monoculture because they were mostly affected by crop type, explained in 2017 by the fact that principal food sources of natural enemies was scarce, and in 2018, as pests were in higher number, enemies were driven by their abundance. Despite the null effect of polyculture on enemies, spillover was stimulated in polyculture where coccinellidae were found earlier in the cotton fields compare to monoculture, with however no direct impact on aphid populations. Our results might however not allow us to take direct conclusion on the effect of polyculture on pests and natural enemies as a comparison of arthropods abundance with a large organic cotton field have revealed that in our cotton plots, the presence of ladybirds was significantly higher and the abundance of aphids was significantly lower. This observation can lead us to the conclusion that polyculture might indeed increase coccinellidae abundance and reduce aphids abundance, at least in cotton crops, compare to large fields of monoculture. Conducting our experiments at larger scales might therefore reveal results closer to reality and confirm our observation.

Key words: crop diversity, natural enemies, pests, spillover, crop succession, spatial scale, arthropod movement.

Introduction

Increase in agricultural productivity has been achieved via the intensive use of chemicals and at the expense of biodiversity, which is now threatened (Desneux et al., 2007; Lu et al., 2012; Jonsson et al., 2014; Kehoe et al., 2017). There has been considerable effort to understand how to reduce the negative impacts of human activities while maintaining high agricultural productivity (Muller et al., 2017; Gaba et al., 2018). Ecological intensification, including pollination services and biological pest control, offers a way to reduce environmental impacts by enhancing ecological processes in agroecosystems and limiting agrochemical dependency (Letourneau et al. 2015). Biological pest control relies on the use of natural enemies to reduce pest populations, thereby helping to reduce pesticide use and crop damages.

Key resources such as food resources including main and alternative arthropod hosts and pollen and nectar, and nesting sites within agricultural landscapes are known as major drivers of natural enemy population dynamics (Rypstra et al., 1999; Morris et al., 1996; Landis et al., 2000). Conservation biological control aims at enhancing and maintaining these resources available for natural enemies by manipulating the agricultural environment, often by adding plant diversity within or around fields (Landis et al., 2000). It is generally admitted that enhancing plant diversity at the field- or at the landscape-level boosts biological control services in agricultural landscapes by providing resources to natural enemies (Bianchi et al. 2006; Letourneau et al. 2011). At the field scale, which can vary a lot in the size but is generally between 0.5 ha and 10 ha, considerable evidence points to the fact that enhancing plant diversity is an asset for biological pest control and reduces pest infestation levels (Letourneau et al., 2011). At the landscape level, which vary in agricultural landscape studies between 80 ha (500 m radius) to 1260 ha (2 km radius), several studies have shown that increasing the proportion of semi-natural habitats can lead to higher levels of biological control services (Rusch et al.,

2016; Gurr et al 2017; Karp et al., 2018). However, most studies looked at the impact of the relative proportion of natural areas – considered as resource-rich habitats for natural enemies – versus cropped areas (resource-poor habitats), thereby oversimplified those complex agroecosystems (Tscharntke et al., 2016, but see Boses Bailod et al., 2017, Hass et al., 2018; Redlich et al., 2018). For instance, the effect of increasing landscape heterogeneity or spatial and temporal resource continuity, related to the movement capacity of arthropods (Gardarin et al., 2018) has been little studied. Especially how the manipulation of cultivated crop diversity at different spatio-temporal scales affects the movement and population dynamics of pests and their natural enemies requires further research (Vasseur et al. 2012; Schellhorn et al. 2015).

Arthropods movements can be influenced by many factors. First of all, their movements can be driven by plants HIPVs (Herbivory Induced Plant Volatiles) (Heil et Karban, 2010) at different spatial scales. This strong dependence on chemical signals has led to the development of several agricultural practices to enhance pest management at field scales, including companion cropping and push-pull cropping (Letourneau et al., 2011). Second, the movement and abundance of natural enemies can be driven by landscape-scale factors such as landscape configuration and composition (Fahrig et al., 2010; Holzschuh et al., 2010): composition relates to the presence in the landscape studied of different resources type (for example natural areas or crops) available to natural enemies, while configuration relates to how the landscape studied facilitates or impair their movement capacity influenced by spatial elements such as the size of the different landscapes patches occupation, the amount of edges, etc. (Hodek et al., 1993; Roland and Taylor, 1995; Gutiérrez and Menéndez, 1997). Landscape composition is inherently related to crop spatial organization and succession. Crop succession (the time of planting and harvest) is likely to induce spillover, i.e. the movement of arthropods from one crop to another (Rand and Louda, 2006) usually due to foraging for food. Finally, the movement of natural enemies is highly dependent on their size and their movement capacity. For example, large

predators like coccinellidae, carabids and spiders are known to be able to travel many kilometers (Lovei et Sunderland, 1996; Evans, 2003), whereas parasitoids that are smaller hardly travel more than a few kilometers for foraging and mating (Vet et al., 1990). Therefore, different guilds of natural enemies will be affected by landscape elements at different spatial scales, relative to their movement capacity (landscape configuration) and their specific ecology (diet needs, nesting sites, etc; landscape composition).

One way to enhance resources for natural enemies in agricultural landscapes is to increase the proportion of non-cropped areas in agricultural landscapes. However, this may represent a non-acceptable cost for farmers due to reduced cropped area (Cordeau, 2010). Another possibility would be to increase within-field crop diversity by using agricultural techniques like companion cropping, yet this may be difficult to implement as it requires specific expertise and possibly new equipment (Geno and Geno, 2001; Merrien et al., 2013). In Northeastern China, the agricultural landscape is composed of a mosaic of small fields (usually from 0.2 to 0.5 ha) planted with a variety of crop plants (Pan et al., 2019). In such landscape, the spatial arrangement and cultivated diversity of crop fields is likely to strongly influence arthropod movements and biological control, yet this remains insufficiently understood.

In this study, we tested the effect of increasing crop diversity at a field scale in order to see the effect on arthropods and biocontrol in a 2-year field experiment in the Hebei province of China. In 2017, we planted all crops simultaneously, varying the number of crops planted in same-size plots. In 2018, we planted crops successively following agricultural practices, so as to test the impact of temporal crop succession on arthropod spillovers. Our first question was: 1/ does biocontrol increase with crop diversity? Our first hypothesis is: (1.1.) natural enemies abundance should increase in multi-crop system due to higher resource availability and accessibility multi-crop systems should attract more natural enemies and hence (1.2) pest abundance should decrease in multi-crop systems. Our second question was: 2/ does crop

diversity increase natural enemy spillover? We expect that (2.1.) natural enemies should appear earlier in crops from multi-crop plots than from single-crop plots due to easier access to complementing food sources. If this is confirmed, then we expect that (2.2.) the earlier apparition of natural enemies in crops from the multi-crop system should cause an earlier decrease in pest abundances compared with that of crops from single-crop systems.

Material and methods

In order to assess the effect of crop diversity on arthropods, two experiments were established at the Langfang Experimental Station (39.53 °N, 116.70 °E) in the Hebei Province of China. In 2017, we assessed the effect of crop diversity only on the abundance and diversity of pests and associated natural enemies by simultaneously establishing between one and six crop plants in same size plots. In 2018, we assessed the effect of a spatial and temporal crop succession on the spillover of natural enemies between crops by establishing and harvesting the different crop plants at different times following agricultural practices.

Experimental designs

In 2017, the experiment was settled in a field of 0.9ha (50 x 175m). The field was divided into 21 plots of 15 x 20 m which were themselves divided into 12 sub-plots of 5 x 5 m planted with either different crops (polyculture) or the same crop (monoculture). The plots were separated by 5m bare ground and crops were planted quasi-simultaneously (Fig. 1A). Seven treatments were tested: three monocultures (tomato: *Mono-To*, maize: *Mono-Ma*, and cabbage: *Mono-Ca*), a low-diversified polyculture with four crops (cabbage, maize and tomato plus either wheat: *4-crops_Wh*, soybean: *4-crops_Sb*, or cotton: *4-crops_Cot*), and a highly diversified polyculture with six crops (namely cabbage, maize, tomato, wheat, soybean and cotton: *6-crops*). Each treatment was replicated in three plots in a semi-randomized pattern where the same treatment did not appear in two adjacent plots. In 2018, the experiment was settled in a field of 1.4 ha

(125 x 110 m). The field was divided into 25 plots of 10 x 20 m which were themselves divided into 8 sub-plots of 5 x 5m planted in polyculture or monoculture (200 sub-plots in total). The plots were separated by 5 to 10 m bare ground. Five treatments were tested: four monocultures (wheat: *Mon-Wh*, maize: *Mono-Ma*, cotton: *Mono-Cot*, and cabbage: *Mono-Ca*), and a polyculture with four crops (namely cabbage, maize, wheat and cotton: *4-crops*). Each treatment was replicated in five sub-plots in a semi-randomized pattern where the same treatment did not appear in two adjacent plots. In the polyculture system, each sub-plot (5*5m within the big plot of 15*20m) was planted with a single crop. No chemical product was applied in the field, and weeds were regularly removed by hand. Contrasting with the 2017-experiment (Fig. 1A), distinct cropping periods were defined for each crop so as to establish crop succession and following local agricultural practices (Fig. 1B). This crop succession was therefore diversified in space and time allowing the observation of natural enemies behavior regarding the resources available.

Insect sampling

In both experiments, we conducted a visual, non-destructive insect sampling on five entire plants (1 plant = 3 tillers for wheat) equitably distributed in a sub-plot at each sampling day. Samplings were conducted nine times each year, from June 20th to August 21th 2017 and from April 30th to October 04th 2018. A pitfall-trap was placed in the middle of each sub-plot in order to catch ground-dwelling predators (carabids and spiders). All pests and natural enemies found during sampling were identified to the family (aphids, lepidopteran, aleyrodidae, miridae, chrysomelidae, agromyzidae, coreidae and thrips for pests and coccinellids, chrysopidae, syrphidae, aphids and eggs parasitoids and anthocoridae for natural enemies on plants), which match different functional groups. The number of individuals counted on the five plants of a sub-plot was summed to obtain one value per sub-plot per sampling date. For the sake of simplicity, we thereafter use the term abundance to refer to the number per five plants, and we

accounted for differences in numbers due to crop (plant size and density) by adding a crop term in appropriate models.

Statistical analysis

All the statistical tests were performed with the R 3.5.1 software (R Core Team, 2018).

Effect of cropped diversity on biocontrol

First, we analyzed the effect of the cultivated diversity on pest abundance during the period of high cultivated diversity each year separately, i.e., from 06.20 to 08.21 in 2017 and from 05.11 to 07.11 in 2018. We expected the treatment and the identity of the crop in which arthropods were counted to affect the number of pests. In addition, we expected their diet to differently affect their number in the different treatments, with more monophagous pests in single-crop plots and more polyphagous pests in multi-crop plots. Therefore, we performed Generalized Linear Models (GLMs) on pest abundance data with the treatment (1 crop, 4 crops or 6 crops in 2017; and single crop versus multiple crops in 2018), the crop (e.g., maize), and pest diet (monophagous versus polyphagous) in interaction with the treatment as fixed effects. When fixed effects had an impact, a multiple comparison of means in pest abundances was performed using a Tuckey test for GLMs (function ‘glht’ in R package ‘multcomp’; Hothorn et al., 2008).

Second, we analyzed the effect of the cultivated diversity on the abundance of natural enemies during the same periods as for pests and each year separately. We expected to find more natural enemies on plants with higher pest abundances (Evans et al., 1992; Elliott et al., 2002). In addition, natural enemies may use alternative resources provided by crops (Letourneau et al., 2011), and be differently affected by crop architecture (Cortesero et al., 2000; Legrand et Barbosa, 2003). Finally, different guilds of natural enemies may differently use crops and crop diversity. Therefore, we performed GLMs on natural enemy abundance data with the treatment, the pest abundance, the identity of crops, and the guild in interaction with the treatment and with crop identity as fixed effects, followed by post-hoc χ^2 test. When effects were

significant, multiple comparisons of means were performed similarly as for pest abundances. For each model and for both pests and natural enemies, choice of the error distribution was done using the residuals distribution and followed either a poisson law or a negative binomial law ('DAHRMa' package; Hartig, 2018).

We then focused on specific guilds of natural enemies. In 2017, the most abundant pests were: *Bemisia tabaci* (only representative of the Aleyrodidae) > mirid bugs > Lepidopteran > Aphids, and the most abundant natural enemies were: Coccinellidae > Spider > Chrysopidae > Carabidae. In 2018, the most abundant pests were: *B. tabaci* > Aphids > Thrips, and the most abundant enemies were Chrysopidae > Coccinellidae > Parasitoids > Spiders. The main natural enemies of *B. tabaci* reported in literature are Coccinellidae, predatory bugs, Chrysopidae, spider mites, spiders and parasitoids (Gerling et al., 2001). The main enemies of Lepidoptera are Carabidae, Staphilinidae, Coccinellidae, spiders and predatory bugs (Clark et al., 1994; Pfannenstiel et Yeorgan, 2002; Arno et Babarra, 2011). The main enemies of aphids are Nabidae, Chrysopidae, Coccinellidae, Carabidae and parasitoids (Eliott et al., 1999; Losey and Denno, 1998; Muller et al., 1999). Finally, the main enemies of thrips are predatory bug, predatory mites and Orius (Higgins, 1992; Gabarra et al., 1995; Messelink et al., 2006). In 2018 only, natural enemy abundances were significantly affected by pest abundances. Therefore, we tested the correlation between the abundance of Chrysopidae and that of *B. tabaci* and of aphids separately. We also tested the correlations between the abundance of Coccinellidae and that of aphids and of *B. tabaci* separately, as well as between the abundance of aphid parasitoids and that of aphids. As the abundance of arthropods tested were following a non-Gaussian error distribution, for each couple, we performed a GLMs (Shapiro test). For each model, choice of the error distribution was done using the residuals distribution and followed a negative binomial law. Graphical representation of the model fitting to the distribution of arthropods was done with the ggplot2 (Wikham, 2016) and sjPlot (Lüdecke, 2018) packages.

Spillover of natural enemies

The second question of our study was to assess the effect of cultivated diversity on the spillover of the natural enemies. Only data from the 2018 experiment were analysed here, since it was designed to obtain differential spatial and temporal crop succession. We first analyzed if the treatment (polyculture versus monoculture) affected the early establishment of natural enemies, considering adults and juveniles (larvae and eggs) separately (hypothesis 2.1: polyculture should enhance the early establishment of natural enemies in crops). We focused on ladybeetle abundance since it was the most abundant natural enemy. Ladybeetle abundances were high in maize and cotton crops only, therefore we analyzed spillover in these two crops only. For each crop, we analyzed the effect of the treatment on the abundance of adults and juveniles separately for the first two dates of sampling for each crop. We used Kruskal-Wallis tests, as abundances were following a non-Gaussian error distribution (Shapiro test). Second, we tested if the earlier establishment of natural enemies on crop plants from multi-crop plants affected pest abundance (hypothesis 2.2: if natural enemies establish earlier in polyculture, pest control should be faster). In other words, we measured the impact of the treatment (polyculture versus monoculture) on aphid abundance in cotton and maize separately. Aphids were chosen since they are the most attacked prey by ladybeetles, as shown by the results from question 1. We performed again Kruskal-Wallis tests on aphid abundances for the first two sampling dates of each crop separately

Influence of spatial scale of cultivated diversity

A final test was done in order to compare the spatial scale at which the impact of cultivated diversity was tested in our 2-year experiment, to larger spatial scale. To do so, we compared aphids and coccinellidae abundance in our experiment to those measured in three larger cotton fields than our entire experimental field (2 hectares) in the same area of the experiment, in 2017 and 2018. Agricultural practices and arthropod samplings were identical to those detailed above, except that 50 cotton plants per field were sampled every five days from June to

September (18 sampling dates in total). We compared the abundances of coccinellidae and aphids between the large-scale cotton fields and the cotton polyculture plots for the 2017 experiment, and the cotton monoculture plots for the 2018 experiment, since no cotton monoculture plots were sampled in 2017. We used Kruskal-Wallis tests as abundances followed a non-Gaussian distribution law (Shapiro test).

Results

Effect of cultivated diversity on biocontrol

In 2017, the diet in interaction with the treatment, as well as the crop had a significant effect on the number of pests per plant (Tables 1, S1; Fig. 2A, all $P < 0.004$). The number of pests increased with the cultivated diversity, due to a strong increase in the number of polyphagous pests (of 33% from 1c to 6c) unbalanced by a decrease in the number of monophagous pests (of 27% from 1c to 6c), which was overall low. Pest numbers were highly impacted by crop types ($\chi^2_5: 584, P < 0.01$) and were 4 to 7 times higher in cotton than in cabbage, maize, soybean and tomato, and even 20 times higher than in wheat. In contrast in 2018, only the diet ($\chi^2_1: 59, P = 0.005$) and the crop ($\chi^2_3: 70, P = 0.02$) affected the number of pests (Fig. 2B), with again higher numbers of polyphagous than monophagous pests, and the crop effect with a pest abundance 2 times higher in cabbage than in cotton and maize and 4 times higher than in wheat.

In 2017, the crop in interaction with the guild only affected the numbers of natural enemies ($\chi^2_{15}: 809, P < 0.001$), while in 2018, crop in interaction with guild significantly affected the number of natural enemies ($\chi^2_9: 566, P < 0.001$), which was also positively correlated to the number of pests (Tables 2, S2, Fig. 3, $\chi^2_1: 23, P = 0.003$). Both years, the crop:guild effect was related to specifically higher numbers of ladybeetles per plant in maize crop compare to other crops and significantly less ladybeetles in cabbages (all $P < 0.001$). In 2017, the other guild highly correlated to crop type was the Carabidae that were significantly more present in soybean crop than the other crops (Table S2; $\chi^2_5: 96, P < 0.001$). In 2018, parasitoids were significantly

more abundant in cabbage crop than in other crops (Table S2, χ^2_3 : 203, $P < 0.001$). Finally, in 2018 we tested the correlation between specific guilds of natural enemies and specific pest groups. Abundances of Coccinellidae were negatively correlated with abundances of *B. tabaci* (Fig 4A, χ^2_1 : 15, $P = 0.02$) and of aphids (Fig. 4B, χ^2_1 : 65, $P < 0.001$). A significant and positive correlation was found between aphid parasitoids and aphids (Fig. 4C, χ^2_1 : 127, $P < 0.001$) with however a very weak R^2 ($R^2 < 0.0001$) and we therefore decided not to take it into consideration. No correlations between *B. tabaci* or aphids were found with Chrysopidae (all $P < 0.05$).

Spillover of natural enemies

We assessed the impact of cultivated diversity of natural enemy spillover, by assessing the impact of the treatment (monoculture versus polyculture) on the abundance of ladybeetle adults and juveniles as well as aphids in maize and cotton, for the first two sampling dates of each crop separately. Abundances of ladybeetles either adults or juveniles, and abundances of aphids, were not different between the treatments in maize (Fig. 5A, all $P > 0.05$). However, in cotton, Coccinellidae were significantly more abundant in polyculture than in monoculture plots on the 11th of June and on the 11th of July (Fig. 5B, χ^2_1 : 4.6, $P = 0.03$), showing the earlier establishment of Coccinellidae populations in cotton in polyculture compared with monoculture. Interestingly, juveniles were present in cotton polyculture on the 08th of August but no juveniles were counted in monoculture plots; however, the differences between juveniles abundance on these dates were not significant between treatments (Fig. 5B, $P > 0.05$). (2.2.) Despite significantly more abundant ladybeetles early in cotton crops from mutli-crop plots compared with single-crop plots, no difference in aphids abundance was significant at these dates (Fig. 5B, $P > 0.05$).

Influence of spatial scale of cultivated diversity

While comparing abundances in cotton plants in the 2018 monoculture plots and 2017 polyculture plots in 2017 experiment, with those in large-scale monoculture cotton fields

nearby, we found that Coccinellidae were significantly more abundant in our cotton treatment (mean number per plant: 5.80) than in the large-scale fields (mean number per plant: 5.17) (χ^2_1 : 17, $P < 0.001$). Aphids on the other hand were significantly more abundant in normal organic cotton fields (mean number per plant: 855.89) than in our cotton monoculture treatment (mean number per plant: 100.86) (χ^2_1 : 57, $P < 0.001$).

Discussion

In the present study, we assessed the impact of increasing cultivated diversity on the abundance of arthropods, but also the effect of differential crop presence in space and time on the movement of natural enemies. According to our expectations, the treatments had an impact on pest abundances in 2017, but in relation to their diet. Indeed, polyphagous pests were more present in polycultural systems and monophagous ones were more present in monocultures, in the 2017 experiment. Surprisingly, no effect of treatment has been seen in 2018. Conversely to our expectations, natural enemies were not impacted by the treatments, but only by crop types in 2017 and 2018 and by pests abundance in 2018. In both years, the guild of natural enemies was also strongly explaining the abundances of natural enemies in the different crops. Both years, Coccinellidae were significantly more abundant in maize than in other crops and significantly less present in cabbages. Carabids were significantly more abundant in soybean crops in 2017 and parasitoids were significantly more abundant in cabbages in 2018. In 2018, Coccinellidae were strongly and negatively correlated to *B. tabaci* and aphids, whereas aphid parasitoids were significantly and positively correlated to aphids. Spillover was efficient from maize to cotton crops in polyculture, where Coccinellidae established populations in cotton crops one month and a half earlier than in monocultures of cotton. However, this had no significant impact on the abundance of aphids in the cotton polyculture. Some juveniles of Coccinellidae were present later in the season in cotton polyculture but not in cotton

monoculture. Finally, while scaling up to larger scale monoculture, we found that aphids were 8 times more present in large-scale cotton fields than in the monoculture or polyculture plots in our experiment, and similarly coccinellidae were 1.12 times less abundant in large-scale monoculture, showing that the scale at which cultivated diversity enhances biocontrol is likely larger than actually tested in our experiment.

The opposite trends in abundances of monophagous versus polyphagous pests in the polyculture versus monoculture treatments confirms the resource concentration hypothesis that states that the concentration of a single large food source can favor pest, more specifically monophagous pests (Root, 1973; Andow, 1991). On the other hand, the increase of alternative food sources for polyphagous pests that can easily feed on diversified food sources may explain their increased abundance in in multi-crop plots. For example, *Bemisia tabaci* has been found in large quantities in our experiment both years. This pest is known to be a threat to a large variety of ornamental, vegetables, grain legumes, and cotton crops (De Barro et al., 2011). It is worldwide distributed and can cause major damages in open fields and in greenhouse crops (De Barro et al., 2011).

Natural enemies were strongly correlated to the crop type in both experimental years, specifically Coccinellidae in maize crops both years, carabids in soybean crops in 2017 and parasitoids in cabbages in 2018. Coccinellidae are mostly feeding on aphids (Losey and Denno, 1998); however, in 2017, the number of aphids was very low compared to 2018 (2017: an average of 2 aphids per sub-plot, 2018: an average of 14 aphids per sub-plot). Therefore, Coccinellidae might have used alternative food sources present in maize. Indeed, Coccinellidae are known to be highly present in maize crops at adult stage (Burgio et al., 1999; Ouyang et al., 2012) and in wheat at larval stage (Burgio et al., 1999), and can also mostly feed on maize pollen when main food is lacking (Cottrell et Yeorgan, 1998; Lundgren et al., 2004). On the other hand, coccinellidae were hardly found in cabbages as these plants are known to impair

their capacity to move (Grevstad and Klepetka, 1992). Carabids are affected by the within-crop microclimate. Indeed, they are generally found in crops with high shade but with low density of plants on the ground (Honek and Jarosik, 2000). In our study, carabids were found mostly in soybean crops where canopy is very high compare to the other tested crops (Fig. S1). Surprisingly, in the study led by Honek and Jarosik (2000), the authors found that carabids abundance on bare ground was increasing when plant density was increasing in pea fields (Honek and Jarosik, 2000). On the other hand, another study has shown that carabids were more abundant in crops where cover was high (Clark et al., 1993). It is possible that our conditions, soybean were not too dense on the ground but furnished shade necessary for the carabids to be protected against very high temperature and dry conditions present that year. Parasitoids were mostly present in the cabbage certainly because they were following the crops where aphids, to which they are strongly dependent, were in higher density (Pareja et al., 2008). Indeed, aphids in 2018 were mostly found on cabbage where it was 3 to 4 times higher than on cotton or wheat respectively, and even 10 times higher than in maize.

When pest was in high numbers, pests abundance was noticeably driving natural enemy abundance. On the contrary of our expectations, Coccinellidae were strongly and negatively correlated to aphids and *B. tabaci*. The coccinellidae were found to be either positively or negatively correlated to their prey abundance. When coccinellidae are positively correlated to their prey abundance, it shows that they are attracted by patches with a high number of prey (Oliver et al., 2006) and therefore shows the behavior of the choice of the patch to feed. On the other hand, when coccinellidae are negatively correlated to their prey abundance, this shows an active behavior of predation and underline the negative effect of the predator population the prey (Lin and Pennings, 2018). Aphids are known to be the major prey of Coccinellidae (Losey and Denno, 1998) and coccinellidae are known to feed also on *B. tabaci* (Gerling et al., 2001).

The negative correlation between these two pests and the coccinellidae therefore shows a predation behavior of the ladybird on aphids and on *B. tabaci*.

The spillover of Coccinellidae was impacted by the cultivated diversity. Coccinellidae established populations earlier in the cotton polyculture compared to the cotton monoculture, as shown by higher densities early in the season. It is likely that the proximity of maize subplots in the multi-crop plots, in which ladybeetles were always found in high densities, may have acted as a source crop for ladybeetles to neighboring cotton subplots. As it has already been shown, maize is a source crop highly appreciated by ladybirds from which they moved towards neighboring cotton fields in which they actively regulated cotton aphid populations (Ouyang et al., 2012). Our finding suggests that placing maize crops in proximity to other types of crops might enhance the early presence of Coccinellidae in adjacent crops and therefore potentially enhance biocontrol.

The comparison between aphids and Coccinellidae abundances in our 2-year experiment and in neighboring large-scale cotton fields showed that our design significantly enhanced the presence of Coccinellidae and significantly reduced the presence of aphids. This result points to the fact that the efficient scale at which cultivated diversity may actually enhance biocontrol is larger than the one tested (subplot) in our experiment. For natural enemies, all our experiment, including monoculture and polyculture plots may have been perceived as just one large multi-crop field. This is quite possible, in regards to the movement capacities of the natural enemies considered: most of them were large predators with high movement capacity of several kilometers (around 10km per day for coccinellidae (Hodek et al., 1993), several kilometers for winged Carabidae (Den Boer, 1970), around 125 m for small parasitoids (Roland et Taylor, 1995) and can reach over 40 km per night for Chrysopidae (Chapman et al., 2008)). Therefore, neither the distance between the plots (5 m in 2017 and 10 m in 2018) nor their size (20*15 m

in 2017 and 20 * 10 m in 2018) might have represented a strong barrier to their movements, contrary to larger-scale cotton fields (2 ha).

Acknowledgements

The authors are grateful for the help of Dr. Qianmay Wang from the CAAS for helping in managing the crews in China, Ting Geng the research assistant in the Langfang Experimental Station that helped in language translation and the management of the crew, the master student Wei Yuling for the management of the samplings and all the students from Langfang that helped in the sampling. This study has been funded by the European Union within the EUCLID project (H2020-SFS-2014, grant number: 633999).

References

- Andow DA. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561 – 586.
- Arnó, J., & Gabarra, R. (2011). Side effects of selected insecticides on the *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Pest Science*, 84(4), 513-520.
- De Barro, P. J., Liu, S. S., Boykin, L. M., & Dinsdale, A. B. (2011). *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual review of entomology*, 56, 1-19.
- Bianchi F., Booij C., Tscharntke T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscapes composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings Biological Sciences* 273: 1715 – 1727.
- Bosem Baillod, A., Tscharntke, T., Clough, Y., & Batáry, P. (2017). Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal of applied ecology*, 54(6), 1804-1813.
- Burgio, G., van Lenteren, J. C., & Ferrari, R. (1999). Indagine sui parassitoidi e predatori di afidi su colture erbacee dell'Emilia-Romagna. The complex of parasitoids and predators of arable crops in Emilia-Romagna region. *Italus Hortus*, 6, 43-43.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R., Brooks, S. J., Smith, A. D., & Woiwod, I. P. (2006). Seasonal variation in the migration strategies of the green lacewing *Chrysoperla carnea* species complex. *Ecological Entomology*, 31(4), 378-388.

- Clark, M. S., Luna, J. M., Stone, N. D., & Youngman, R. R. (1994). Generalist predator consumption of armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and effect of predator removal on damage in no-till corn. *Environmental Entomology*, 23(3), 617-622.
- Clark, M. S., Luna, J. M., Stone, N. D., & Youngman, R. R. (1993). Habitat preferences of generalist predators in reduced-tillage corn. *Journal of Entomological Science*, 28(4), 404-416.
- Cordeau, S. (2010). *Conséquences de la mise en place des bandes enherbées sur l'évolution de la flore adventice* (Doctoral dissertation, Université de Bourgogne).
- Cottrell, T. E., & Yeagan, K. V. (1998). Effect of pollen on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. *Environmental Entomology*, 27(6), 1402-1410.
- Den Boer, P. J. (1970). On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 4(1), 1-28.
- Desneux N., Decourtye A., Delpuech J. M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology* 52: 81 – 106.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Michels, G. J., & Giles, K. L. (2002). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31(2), 253-260.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Lee, J. H., & French, B. W. (1999). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology*, 14(3), 239-252.
- Evans, E. W. (2003). Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology*, 100(1), 1-10.

Evans, E. W., & Youssef, N. N. (1992). Numerical responses of aphid predators to varying prey density among Utah alfalfa fields. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 30-38.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112.

Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M. (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *Journal of pest science*, 91(3), 943-955.

Gaba, S., Alignier, A., Aviron, S., Barot, S., Blouin, M., Hedde, M., Jabot, F., Vergnes, A., Bonis, A., Bonthoux, S. & Bourgeois, B. (2018). Ecology for sustainable and multifunctional agriculture. In *Sustainable Agriculture Reviews 28* (pp. 1-46). Springer, Cham.

Gabarra, R., Castane, C., & Albajes, R. (1995). The mirid bug *Dicyphus tamaninii* as a greenhouse whitefly and western flower thrips predator on cucumber. *Biocontrol Science and Technology*, 5(4), 475-488.

Geno, L. M., & Geno, B. J. (2001). *Polyculture Production: Principles, Benefits and Risks of Multiple Cropping Land Management Systems for Australia: a Report for the Rural Industries Research and Development Corporation*. Rural Industries Research and Development Corporation.

Gerling, D., Alomar, Ò., & Arnò, J. (2001). Biological control of *Bemisia tabaci* using predators an Grevstad, F. S., & Klepetka, B. W. (1992). The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92(3), 399-404.d parasitoids. *Crop Protection*, 20(9), 779-799.

- Grevstad, F. S., & Klepetka, B. W. (1992). The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92(3), 399-404.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & You, M. (2017). Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual review of entomology*, 62, 91-109.
- Gutiérrez, D., & Menéndez, R. (1997). Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of biogeography*, 24(6), 903-914.
- Harmon, J. P., Losey, J. E., & Ives, A. R. (1998). The role of vision and color in the close proximity foraging behavior of four coccinellid species. *Oecologia*, 115(1-2), 287-292.
- Hartig F. (2018). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.0.
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardt, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.L., Baudry, J., Bertrand, C. and Bosch, J., (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872), p.20172242.
- Heil, M., & Karban, R. (2010). Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in ecology & evolution*, 25(3), 137-144.
- Higgins, C. J. (1992). Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouses: population dynamics, distribution on plants, and associations with predators. *Journal of Economic Entomology*, 85(5), 1891-1903.
- Hodek, I., Ipert, G. A. E. L., & Hodkova, M. (1993). Long-distance flights in Coccinellidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 90(4), 403-414.

- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tschamtker, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500.
- Honek, A., Jarošík, A. H. V. (2000). The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 97, 517-525.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346 - 363.
- Jonsson M., Bommarco R., Ekbom B., Smith H. G., Bengtsson J., Caballero-Lopez B., Winqvist C., Olsson O. (2014). Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 243 – 252.
- 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. and O’rourke, M.E. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33), pp.E7863-E7870.
- Kehoe, L., Romero-Muñoz, A., Polaina, E., Estes, L., Kreft, H., & Kuemmerle, T. (2017). Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nature ecology & evolution*, 1(8), 1129.
- 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.
- Legrand, A., & Barbosa, P. (2003). Plant morphological complexity impacts foraging efficiency of adult *Coccinella septempunctata* L.(Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 32(5), 1219-1226.

- Letourneau, D. K., Ando, A. W., Jedlicka, J. A., Narwani, A., & Barbier, E. (2015). Simple-but-sound methods for estimating the value of changes in biodiversity for biological pest control in agriculture. *Ecological Economics*, *120*, 215-225.
- Letourneau D. K., Armbrrecht I., Salguero Rivera B., Lerma J. M., Carmona E. J., Daza M. C., Escobar S., Galindo V., Gutierrez C., Lopez S. D., Mejia J. L., Acosta Rangel A. M., Herrera Rangel J., Rivera L., Saavedra C. A., Torres A. M., Truillo A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological application* 21: 9 – 21.
- Lin, W. T., & Pennings, S. C. (2018). Predator–prey interactions in a ladybeetle–aphid system depend on spatial scale. *Ecology and evolution*, *8*(13), 6537-6546.
- Losey, J. E., & Denno, R. F. (1998). Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, *79*(6), 2143-2152.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology*, *41*(1), 231-256.
- Lu Y., Wu K., Jiang Y., Guo Y., Desneux N. (2012). Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature* (doi: 10.1038/nature11153).
- Lüdecke D. (2018). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. doi:10.5281/zenodo.1308157.
- Lundgren, J. G., Razzak, A. A., & Wiedenmann, R. N. (2004). Population responses and food consumption by predators *Coleomegilla maculata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) during anthesis in an Illinois cornfield. *Environmental Entomology*, *33*(4), 958-963.

- Messelink, G. J., Van Steenpaal, S. E., & Ramakers, P. M. (2006). Evaluation of phytoseiid predators for control of western flower thrips on greenhouse cucumber. *BioControl*, *51*(6), 753-768.
- Morris, M. A., Croft, B. A., & Berry, R. E. (1996). Overwintering and effects of autumn habitat manipulation and carbofuran on *Neoseiulus fallacis* and *Tetranychus urticae* in peppermint. *Experimental & applied acarology*, *20*(5), 249-257.
- Muller, A., Schader, C., Scialabba, N.E.H., Brüggemann, J., Isensee, A., Erb, K.H., Smith, P., Klocke, P., Leiber, F., Stolze, M. and Niggli, U. (2017). Strategies for feeding the world more sustainably with organic agriculture. *Nature communications*, *8*(1), 1290.
- Muller, C. B., Adriaanse, I. C. T., Belshaw, R., & Godfray, H. C. J. (1999). The structure of an aphid–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, *68*(2), 346-370.
- Ninkovic, V., Al Abassi, S., & Pettersson, J. (2001). The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological control*, *21*(2), 191-195.
- Oliver, T. H., Timms, J. E. L., Taylor, A., & Leather, S. R. (2006). Oviposition responses to patch quality in the larch ladybird *Aphidecta oblitterata* (Coleoptera: Coccinellidae): effects of aphid density, and con- and heterospecific tracks. *Bulletin of entomological research*, *96*(1), 25-34.
- Ouyang, F., Men, X., Yang, B., Su, J., Zhang, Y., Zhao, Z., & Ge, F. (2012). Maize benefits the predatory beetle, *Propylea japonica* (Thunberg), to provide potential to enhance biological control for aphids in cotton. *PloS one*, *7*(9), e44379.
- Pan, H. S., Liu, B., & Lu, Y. H. (2019). Host-plant switching promotes the population growth of *Apolygus lucorum*: implications for laboratory rearing. *Bulletin of entomological research*, *109*(3), 309-315.

- Pareja, M., Brown, V. K., & Powell, W. (2008). Aggregation of parasitism risk in an aphid-parasitoid system: Effects of plant patch size and aphid density. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 701-708.
- Pfannenstiel, R. S., & Yeargan, K. V. (2002). Identification and diel activity patterns of predators attacking *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs in soybean and sweet corn. *Environmental Entomology*, 31(2), 232-241.
- Raki, A., Verheggen, F. J., & Haubruge, É. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.
- Rand, T. A., & Louda, S. M. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 20(6), 1720-1729.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Redlich, S., Martin, E. A., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of applied ecology*, 55(5), 2419-2428.
- Roland, J., & Taylor, P. D. (1995). Herbivore-natural enemy interactions in fragmented and continuous forests. *Population dynamics: new approaches and synthesis*, 195-208.
- Root RB. (1973). Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs* 43: 95 - 124.
- Rypstra, A. L., Carter, P. E., Balfour, R. A., & Marshall, S. D. (1999). Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *Journal of Arachnology*, 371-377.

- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharrntke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C. and Woltz, M. (2016). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, pp.198-204.
- Schellhorn N.A., Gagic V., Bommarco R. (2015). Time will tell: Resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30: 524 – 530.
- Tscharrntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A. and Martin, E.A. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control—Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, pp.449-458.
- Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J.M., Baudry J. (2012). The cropping systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric Ecosyst Environ* 15: 3 – 14.
- Vet, L. E. M., Lewis, W. J., Papaj, D. R., & Van Lenteren, J. C. (1990). A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *Journal of Insect Behavior*, 3(4), 471-490.
- Vet, L. E., & Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual review of entomology*, 37(1), 141-172.
- Wickham H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Figures legends

Figure 1. Schedule of 2017 (A) and 2018 (B) planting, sampling and harvest of the different crops of the experiment, and associated crop phenology. Dashed lines shows the dates of the samplings for each crop.

Figure 2. Abundance (number per five plant) (\pm SEM) of monophagous (black) and polyphagous (grey) pests in the different treatments in 2017 (A) and in 2018 (B). Different letters above bars indicate significant differences in the pest abundances ($P < 0.05$, GLM with Tuckey's post-hoc analysis). The term "NS" indicates no significant differences between the treatments ($P > 0.05$, GLM with Chi² test).

Figure 3. Natural enemies abundance (\pm SEM) (number per five plant) in the different treatments in 2017 (A) and 2018 (B). The term "NS" indicates no significant differences between the treatments ($p > 0.05$, GLM with Chi² test).

Figure 4. Correlation between abundances of Coccinellidae and Aleyrodidae (adjusted R²: 0.0027; $P = 0.02$; $n = 119$) (A), Coccinellidae and aphids (adjusted R²: 0.096; $P < 0.001$; $n = 119$) (B) with representation of the model fitting to the predicted arthropods abundances in 2018 ($P < 0.05$, GLM with Chi² test).

Figure 5. Coccinellidae (adults and juveniles) and aphids abundances (\pm SEM) (number per five plants) in maize (A) and cotton (B) crops through time in polyculture plots (in black line for adults and black bars for juveniles) ($N=5$ for each date) and in monoculture plots (in grey lines for adults and grey bars for juveniles) ($N=5$ for each date). Stars in the Coccinellidae cotton graph represent significant differences between polyculture and monoculture treatment ($P < 0.05$, K-Wallis test with Chi² test). Dotted black lines in cotton represent corresponding abundances (\pm SEM) in large-scale fields.

Tables

Table 1. Impact of the treatment, the diet and the crop on the number of pests per plant each year.

	χ^2	d.f.	<i>P</i>
<u>2017</u>			
Treatment:Diet	124	2	< 0.001 ***
Crop	584	5	< 0.001 ***
<u>2018</u>			
Treatment:Diet	???	2	??
Treatment	???	2	??
Diet	59	1	0.005 **
Crop	70	3	0.02 *

***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

Table 2. Impact of the treatment, the number of pests, the crop and the guild on the number of natural enemies per plant each year.

	χ^2	d.f.	<i>P</i>
<u>2017</u>			
Treatment:Guild	18.69	6	0.14
Guild:Crop	809	15	< 0.001 ***
Treatment	3.42	2	0.41
Pest number	0.70	1	0.55
<u>2018</u>			
Treatment:Guild	1.32	3	0.92
Guild:Crop	567	567	< 0.001 ***
Treatment	0.150	1	0.81
Pest number	23.6	1	0.0031 **

***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$.

Figures

Figure 1.

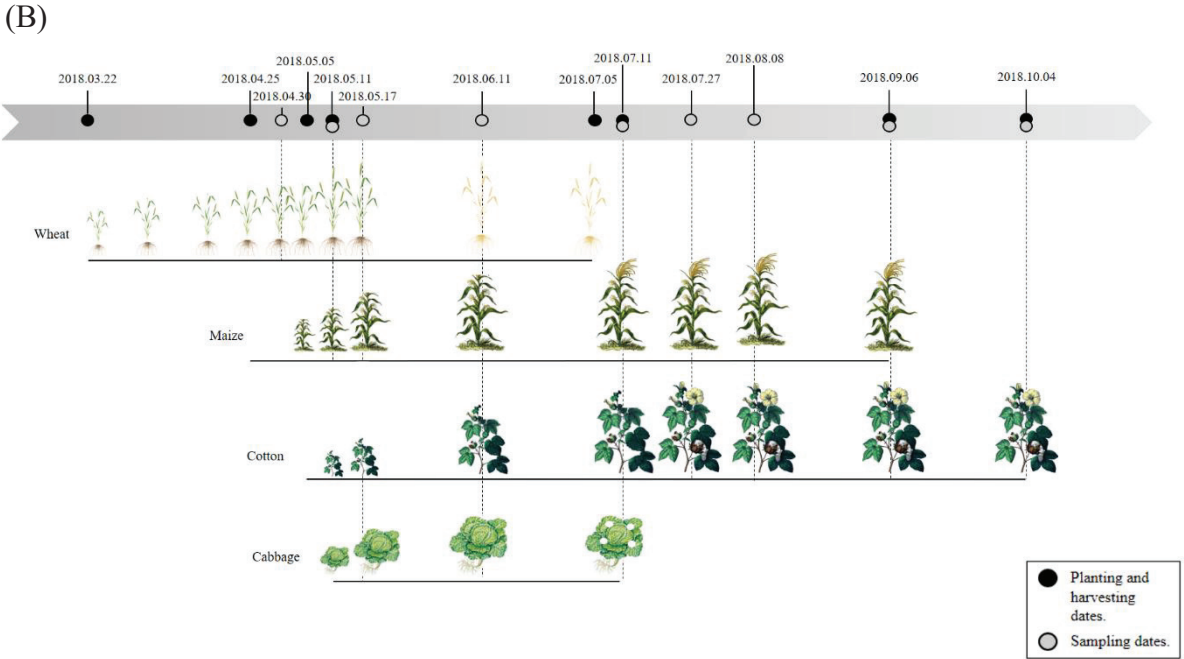
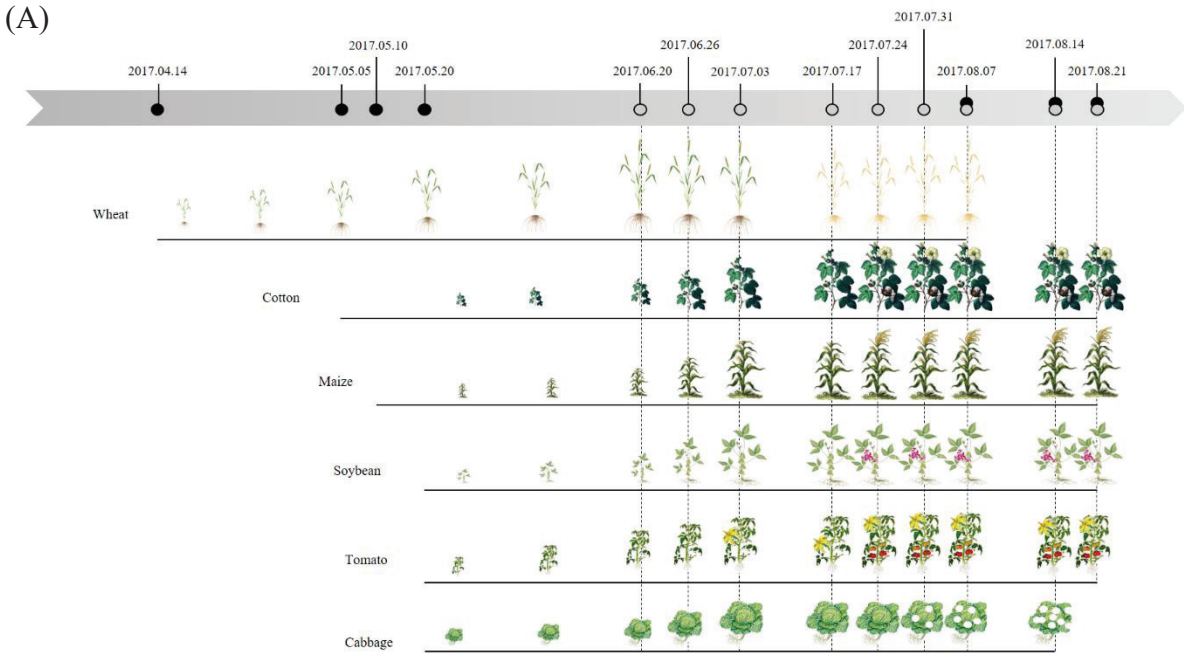


Figure 2.

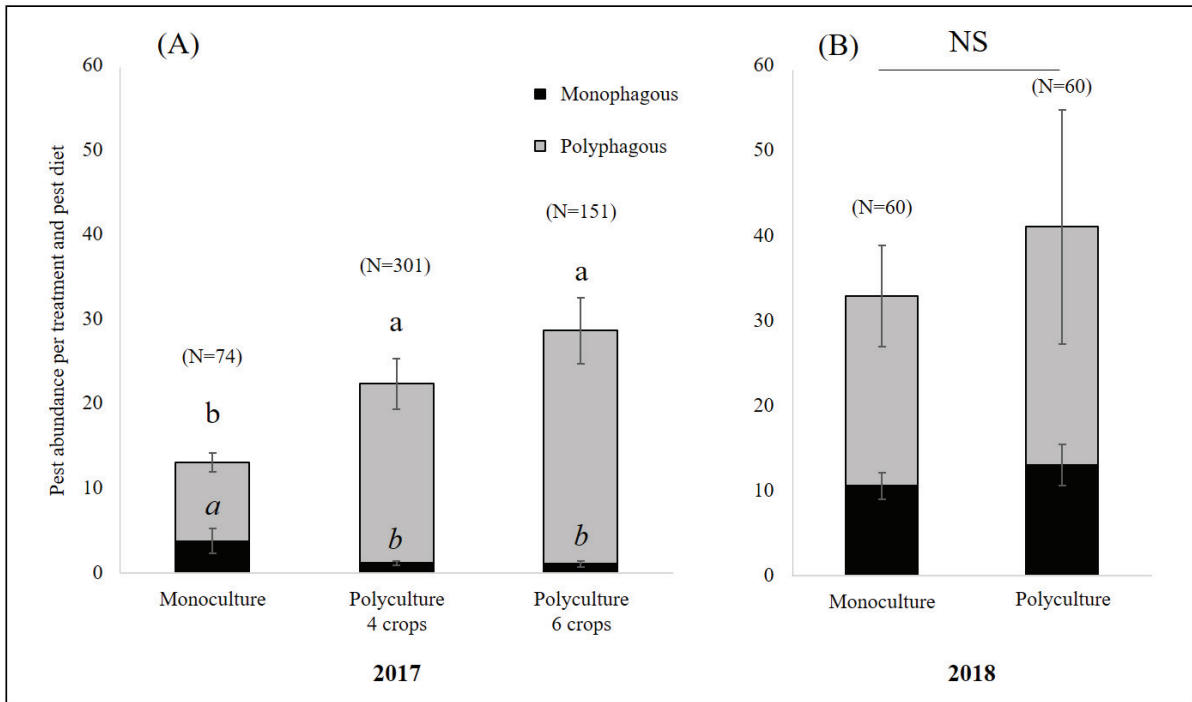


Figure 3.

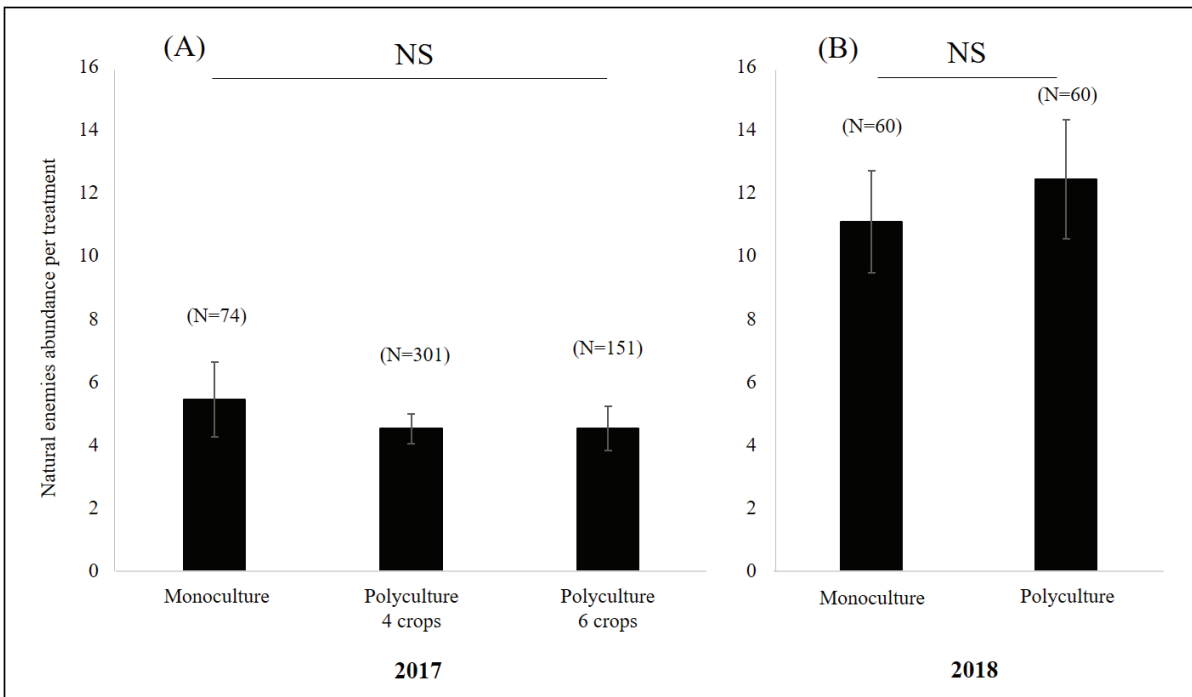


Figure 4.

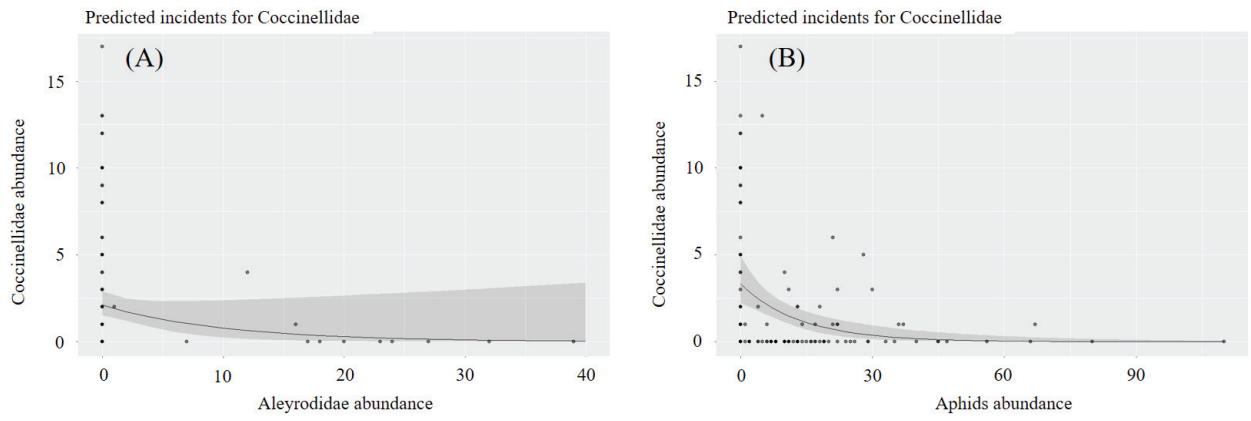
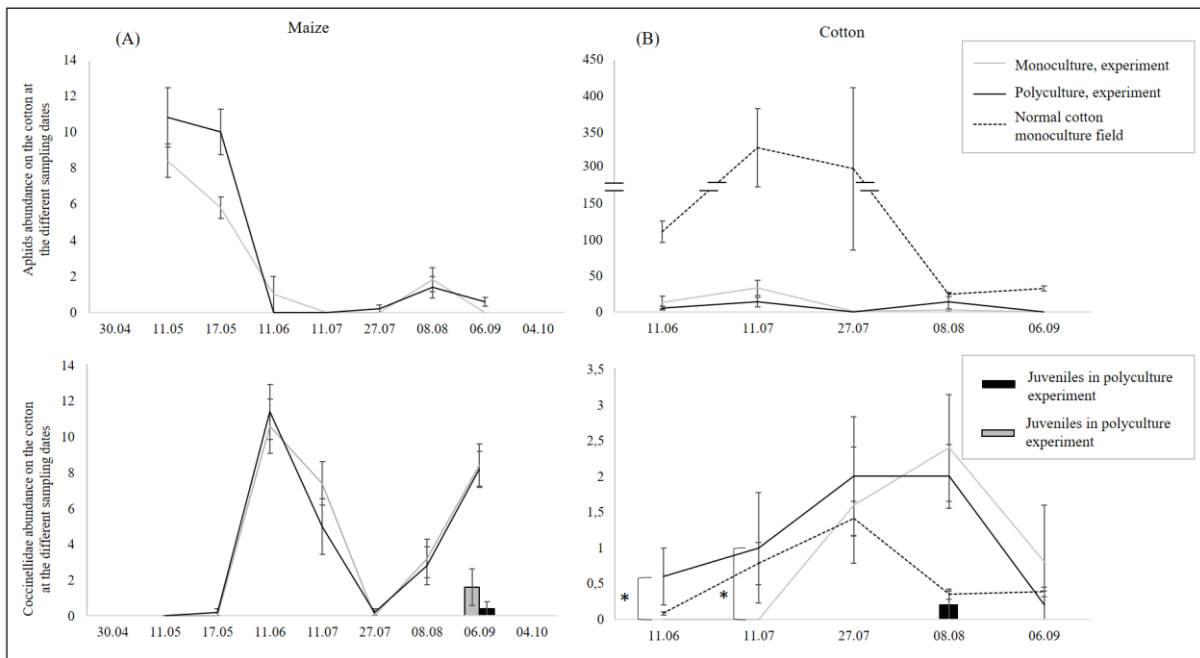


Figure 5.



Supplementary material

Figure S1. Crops tested in 2017 and apparent canopy density.

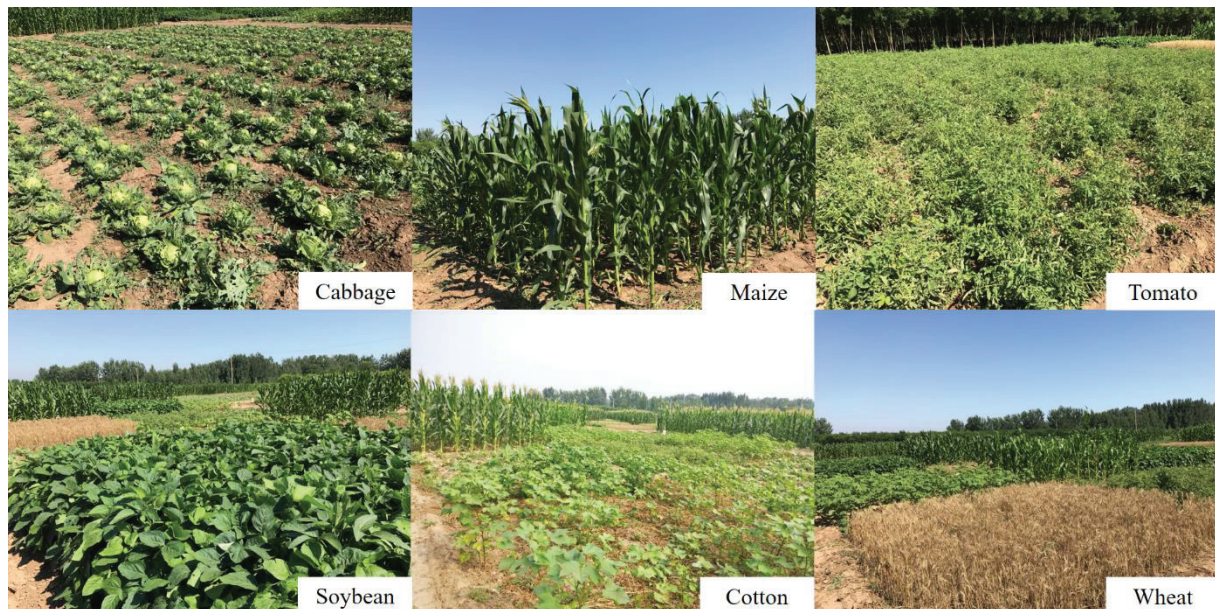


Table S1. Best model coefficients for number of pests per plant in 2017 and 2018.

	Estimate	Error	<i>t</i> -value	<i>P</i>
<u>2017</u>				
Intercept	1.53	0.338	4.52	< 0.001 ***
Treatment[low diversity]	-1.09	0.383	-2.84	0.0046 **
Treatment[high diversity]	-1.21	0.451	-2.67	0.0075 **
Diet[polyphagous]	1.32	0.413	3.19	0.0015 **
Crop[cotton]	0.642	0.290	2.21	0.027 *
Crop[maize]	-0.737	0.232	-3.18	0.0015 **
Crop[soybean]	-0.513	0.315	-1.63	0.10
Crop[tomato]	-0.742	0.231	-3.21	0.0014 **
Crop[wheat]	-1.95	0.387	-5.02	< 0.001 ***
Treatment[low diversity]Diet[polyphagous]	1.67	0.481	3.48	< 0.001 ***
Treatment[high diversity]:Diet[polyphagous]	1.89	0.545	3.47	< 0.001 ***
<u>2018</u>				
Intercept	3.68	0.291	12.7	< 0.001 ***
Diet[monophagous]	-0.592	0.268	-2.21	0.028 *
Crop[cotton]	-0.603	0.416	-1.45	0.15
Crop[maize]	-0.670	0.347	-1.93	0.055
Crop[wheat]	-1.21	0.380	-3.18	0.0017 **

Table S2. Best model coefficients for number of natural enemies per plant in 2017 and 2018.

	Estimate	Error	<i>t</i> -value	<i>P</i>
<u>2017</u>				
Intercept	-1.08	0.23	-4.65	< 0.001 ***
Crop[cotton]	-0.451	0.51	-0.892	0.37
Crop[maize]	-0.162	0.34	-0.471	0.64
Crop[soybean]	1.51	0.32	4.78	< 0.001 ***
Crop[tomato]	.0575	0.38	1.51	0.13
Crop[wheat]	-0.261	0.49	-0.529	0.60
Guild[chrysopidae]	-16.7	556	-0.0300	0.98
Guild[coccinellidae]	-0.206	0.346	-0.596	0.55
Guild[spider]	1.81	0.264	6.87	< 0.001 ***
Crop[cotton]:Guild[chrysopidae]	15.7	556	0.0280	0.98
Crop[maize]:Guild[chrysopidae]	15.7	556	0.0280	0.98
Crop[soybean]:Guild[chrysopidae]	-1.51	1038	-0.001	0.99
Crop[tomato]:Guild[chrysopidae]	14.2	556	0.0260	0.98
Crop[wheat]:Guild[chrysopidae]	16.0	556	0.0290	0.98
Crop[cotton]:Guild[coccinellidae]	0.899	0.657	1.37	0.17
Crop[maize]:Guild[coccinellidae]	3.75	0.439	8.54	< 0.001 ***
Crop[soybean]:Guild[coccinellidae]	-0.162	0.470	-0.344	0.73
Crop[tomato]:Guild[coccinellidae]	-1.87	0.941	-1.99	0.0465 *
Crop[wheat]:Guild[coccinellidae]	0.206	0.704	0.292	0.77
Crop[cotton]:Guild[spider]	-0.475	0.582	-0.817	0.41
Crop[maize]:Guild[spider]	-0.374	0.393	-0.952	0.34
Crop[soybean]:Guild[spider]	-1.72	0.397	-4.32	< 0.001 ***
Crop[tomato]:Guild[spider]	0.0111	0.427	0.0260	0.98
Crop[wheat]:Guild[spider]	-0.292	0.562	-0.520	0.60
<u>2018</u>				
Intercept	-0.588	0.438	-1.34	0.18
Crop[cotton]	2.11	0.467	4.52	< 0.001 ***
Crop[maize]	1.26	0.477	2.65	0.0082 **
Crop[wheat]	2.13	0.488	4.38	< 0.001 ***
Guild[coccinellidae]	-0.887	0.753	-1.18	0.24
Guild[parasitoid]	2.71	0.491	5.52	< 0.001 ***
Guild[spider]	1.52	0.513	2.96	0.0032 **
Pest number	0.00194	0.000710	2.74	0.0064 **
Crop[cotton]:Guild[coccinellidae]	-0.910	0.820	-1.11	0.27
Crop[maize]:Guild[coccinellidae]	1.58	0.796	1.99	0.047 *
Crop[wheat]:Guild[coccinellidae]	-0.505	0.840	-0.602	0.55
Crop[cotton]:Guild[parasitoid]	-5.29	0.638	-8.29	< 0.001 ***
Crop[maize]:Guild[parasitoid]	-5.49	0.774	-7.09	< 0.001 ***
Crop[wheat]:Guild[parasitoid]	-3.97	0.610	-6.50	< 0.001 ***
Crop[cotton]:Guild[spider]	-2.56	0.584	-4.39	< 0.001 ***
Crop[maize]:Guild[spider]	-1.64	0.584	-2.80	0.0053 **
Crop[wheat]:Guild[spider]	-3.56	0.673	-5.29	< 0.001 ***

Chapitre 4. Effet de la diversité des plantes cultivées et non cultivées à l'échelle du paysage.

Résumé

L'effet positif des zones naturelles à l'échelle du paysage sur l'augmentation de l'abondance, la richesse et la performance des ennemis naturels est aujourd'hui largement démontré. Cependant, peu d'études ont testé l'effet de la diversité des plantes cultivées à l'échelle du paysage sur les ennemis naturels et leur efficacité de biocontrôle, la plupart des études portant sur les effets à l'échelle du champ. Notre étude porte sur l'étude de l'effet de la composition et configuration des cultures dans plusieurs paysages de la région de Hebei (Chine), sur l'abondance de pucerons et ennemis naturels associés (coccinelle, chrysopes et araignées) échantillonnés sur plusieurs années en coton et blé. Nous faisons l'hypothèse que la richesse des cultures ainsi que leur équi-répartition pourraient augmenter l'abondance des ennemis naturels. Cette augmentation de l'abondance des ennemis naturels induirait ainsi, via une augmentation du biocontrôle potentiel, une diminution de l'abondance des pucerons, associé à un potentiel effet de dilution des ressources qui serait négatif pour la localisation des plantes hôtes par les pucerons. Nous faisons également l'hypothèse que la réduction de la taille des champs cultivés pourrait augmenter la capacité des ennemis naturels à passer d'un champ à l'autre et ainsi augmenter leur capacité à trouver des sources de nourriture diversifié plus rapidement. Afin de vérifier nos hypothèses, nous avons testé les effets de chaque variable de composition (richesse et équi-répartition des cultures) et variables de configuration (nombre de patches, taille des patches et densité des bordures des cultures) sur l'abondance des ennemis naturels et pucerons. Malgré un effet très important de l'année sur les arthropodes, très probablement dû à des effets directs et indirectes du climat, sur les araignées et sur les pucerons et coccinelles respectivement, la proportion d'habitats semi-naturels ainsi que la richesse des cultures et la taille des champs ont également impacté les arthropodes échantillonnés. En effet, la taille des champs était négativement corrélée à l'abondance des chrysopes, ce qui confirmait nos attentes sur l'importance de préserver des champs de petite taille. Similairement à nos attentes, la diversité des cultures a impacté positivement l'abondance des coccinelles et négativement l'abondance des pucerons. Ces résultats confirment donc que la diversification des cultures à l'échelle du paysage, associé à une réduction de la taille moyenne des champs, permettrait d'augmenter l'abondance des ennemis naturels et par conséquent augmenter le biocontrôle et réduire l'abondance des ravageurs.

Mots-clés : diversité du paysage, composition culturelle du paysage, configuration culturelle du paysage, prédateurs généralistes.

Effect of crop diversification at four different landscape scales on arthropods communities in cotton and wheat fields.

Thomine E. A.^a, Rusch A.^b, Bing L.^c, Lu Y.^c, Desneux N.^a

^a *Université Côte d'Azur, INRA, CNRS, UMR ISA, 06000 Nice, France*

^b *INRA, ISVV, Univ. Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, UMR SAVE, F-33883 Villenave d'Ornon, France*

^c *Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2 South Gate, 2 West Yuan Ming Yuan Road, Beijing 100193 China*

*corresponding author: nicolas.desneux@inra.fr and eva.thomine@inra.fr

In preparation for submission to Landscape Ecology

Abstract

A large body of evidence has shown the positive effect of plant species richness at the field scale and semi-natural habitats proportion in the landscape on natural enemy communities and biological control services. However, very few studies assessed the effect of crop diversity in the landscape on natural enemies' performances and the level of pest control services. Our study assesses the impact of landscape crop diversification, both in terms of composition (richness of crops and evenness of distribution) and configuration on aphids and generalists predators in wheat and cotton fields. We hypothesized that crop richness, by increasing food sources diversity needed by natural enemies, might increase their abundance and reduce consequently aphid abundance. We also make the assumption that small fields might increase the capacity of the natural enemies to move and therefore increase their biological control activity. We monitored aphids, ladybirds, spiders and lacewings in cotton (four-years monitoring) and wheat (two-year monitoring) fields selected along a gradient of crop configurational and compositional diversity in the landscape. Despite a strong year effect and a significant effect of semi-natural habitats, we found that both compositional and configurational crop heterogeneity were highly structuring for both natural enemy and aphid populations. Large crop patches were found to negatively impact lacewings, probably by reducing spillover effects between different resources in the landscape. Crop diversity was found to enhance ladybirds and reduce aphid populations suggesting that increasing resources continuity can benefit natural enemies and reduce pest pressure. Overall, we found that proportion of semi-natural habitats had a consistent positive effect on aphids populations by potentially providing them shelter and alternative food sources. Our study therefore demonstrates that increasing small-patch and diversified crop in agricultural landscapes can be an efficient lever to increase natural enemies and decrease pest pressure, therefore potentially reducing pesticide use.

Key words: landscape diversity, landscape crop composition, landscape crop configuration, generalist predator abundance, aphids abundance.

Introduction

Agricultural productivity gains have been achieved at the expense of biodiversity, which is now threatened (Lew et al., 2009; Godfray et al., 2014; Hallmann et al., 2014; Heimbach et al., 2017; Tejada et al., 2015). More and more ecologists have studied that question in order to understand better how human activities can have reduced impacts on the environment. Ecological intensification offers a way to reduce environmental impacts by enhancing ecological processes in agroecosystems and limiting agrochemical dependency (Bommarco et al., 2013). Among the key ecological processes embedded within ecological intensification, biological pest control, that consists in controlling pest populations by their natural enemies, is an important ecosystem services that can help in reducing pesticide use and crop damages.

Key resources such as pollen and nectar, nesting sites, alternative hosts within agricultural landscapes are known as major drivers of natural enemy population dynamics (Landis et al., 2000). Two main approaches to maintain natural enemies key resources in agricultural landscapes are described in the literature: increasing plant diversity at the field scale or increasing the proportion of semi-natural habitats at the landscape scale (Letourneau et al. 2011; Karp et al., 2018). A large majority of the studies interested in how landscape context affects natural enemy and pest communities investigated the effect of semi-natural habitats while the effect of increasing landscape heterogeneity by manipulating crop diversity at a landscape scale remains much less studied (but see Rusch et al., 2013; Liu et al., 2016; Bousem Baillod et al., 2017; Liu et al., 2018; Redlich et al., 2018). The impact of landscape heterogeneity is often studied through the differentiation between complex landscapes, assumed to be landscapes with a high proportion of semi-natural habitats, and simple landscapes, defined as landscapes with a high proportion of cropping areas (Chaplin-Kramer et al., 2011). However, crop diversity is

expected to be a good lever for increasing landscape heterogeneity and enhancing biological control services (Vasseur et al. 2012; Schellhorn et al. 2015).

Crop diversity is expected to increase natural enemies biodiversity and biological control by providing continuous food resources in space and time (Vasseur et al. 2012; Schellhorn et al. 2015). As hypothesized by Schellhorn et al. (2015), crop diversity might enhance food resources continuity and maintain natural enemies population stable, on the contrary of low diversity crop landscape where bottlenecks or even interruptions in resources availability may threaten natural enemies population maintain in a landscape (Schellhorn et al., 2015). By acting as sources and sinks of multiple resources crop complementarity is therefore an important lever to consider regarding natural enemies needs in order to improve biological control at landscape scale (Vasseur et al., 2012). Additionally, diversifying crops at the landscape scale might also reduce pest abundance by diluting the resources of food and therefore reduce patch attractiveness (Trendbath, 1993; Ratnadass et al., 2011; Vasseur et al., 2012).

Using crop diversity to enhance natural enemy's activity and biological pest control services appears to be a more realistic solution than increasing natural habitats in landscapes. Increasing surfaces of semi-natural habitats in agricultural landscapes is not feasible in a context where agriculture intensification is taken as an example and population growth will lead to a higher demand in food production and a growth of urban surfaces (Bianchi et al. 2006; Burton et al. 2008; Brewer and Goodell 2012). In addition, it is clear that farmers' cooperation is needed to design functional landscapes aiming at maximizing pest control services over an entire landscape (Steingröver et al. 2010). Unfortunately, farmers' willingness to cooperate for management of pest has been shown to be weak if no economical values are added to the benefit of the cooperation (Stallman and Harvey, 2017). It is therefore of major importance to investigate the net effect of increasing crop diversity on biological pest control services.

The aim of this study is to assess the impact of crop compositional and configurational diversity on generalist predators and aphids abundance. We hypothesized that increasing crop compositional heterogeneity (through higher crop species richness and evenness) can (i) increase the abundance of natural enemies by furnishing diversified food sources and (ii) consequently decrease the abundance of aphids through top-down control and bottom-up control resulting from the pest resource dilution. Our second hypothesis is that configurational heterogeneity at the landscape scale can have (i) a positive impact on generalists predators through lower mean crop patch area, higher number of crop patches and higher edge density. Increasing crop patch area can on the contrary (ii) increase aphids abundance as well as the reduction of patch number and edge density resulting from the resource concentration hypothesis.

Material and methods

Field sites

The field sites were located in the Heibei and Tianjin Province of China (Liu et al., 2018) characterized by typical small-scale multi-cropping fields (Pan et al., 2019). The study sites covered more than 600 km² in the main cotton producing regions of northern China (116°29'–117°37'E, 38°46'–39°36'N), and each study site was centered around a Bt cotton field. Sites sampled the same year were separated by at least 4 km to avoid redundant effects between sites (Liu et al., 2018). The study design consisted in 47 cotton fields and 21 wheat fields (figure 1). The cotton fields were sampled during four years between 2013 and 2016 with 19 sites in 2013, 12 sites in 2014, 9 sites in 2015 and 7 sites in 2016. The wheat fields were sampled during two years between 2015 and 2016, with 14 fields in 2015 and 7 in 2016. Due to crop rotations, the sampled fields were different each year.

Arthropods community assessment

In cotton crops, the samplings were done during the flower and boll stage from early to mid-August in 2013, late-July to early-August in 2014 and 2016 and mid to late-July in 2015, 3

times at 1 week interval. In wheat fields, the samplings were done during the flowering stage, from early to mid-august in 2013, from late July to early August in 2014, from mid to late July in 2015 and from late July to early August in 2016, 1 time each year (Liu et al., 2018). In each sampled field, three quadrats of 300m² (30m x 10m) were chosen in the center of the field to sample arthropods. The quadrats were at least at 10m from field edges in order to avoid border effects. Both natural enemies and aphids were counted visually. In each quadrat, 50 plants randomly selected according to a Z sampling pattern were carefully inspected. We only recorded the known dominant natural enemies and pests in each crop. Therefore, on wheat crop, only ladybeetles and aphids were recorded whereas in cotton fields, lacewings, spiders, ladybeetles and aphids were recorded (Liu et al., 2018).

Landscape analysis

Land-use types surrounding each study sites were characterized at four different radii: 0.5km, 1km, 1.5km and 2km. We considered a total of 18 different land-use type taking into account cultivated crops (cotton, maize, peanut, soybean, rice, sweet potato, wheat, vegetables, fruit trees, pea, Chinese yam, oilseed rape, watermelon, sunflower, alfalfa), artificial land covers (buildings, roads, greenhouses, factories, villages), natural and semi-natural habitats (fallows, forests, greenbelts, shrub and grass) and the presence of water. The mapping was done with the QGIS Desktop 3.4.1. software. For more detail about the map construction, see Liu et al., 2018.

Two main aspects of landscape structure were analyzed: composition and configuration. Landscape composition refers to the variability and the abundance of the different landscape attributes (McGarigal, 2014) and the configuration refers to the spatial arrangement of landscape elements by measuring patches arrangement, position or orientation (McGarigal, 2014). The composition metrics selected were crop richness and evenness of crop distribution in the landscape (SEDI), as well as the proportion of semi-natural habitats (SNH). The configuration metrics were the number of cultivated patches, the mean crop patch area and the

edge density which corresponds to the sum of the lengths of all edge segments in the landscape, divided by the total landscape area (McGarigal et al., 2012). Edge density gives an idea of the fragmentation of the landscape ($ED = 0$ when the landscape is only composed of one land-use type and $ED = \text{edge length of the landscape class (here each crops) (m)} / \text{total landscape area (ha)}$). Configurational and compositional metrics were calculated with the Lecos Plugin on QGis (Jung, 2016).

At the larger spatial extent considered in cotton, the configuration of the landscapes varied a lot: edge density varied from 0.00649 m.ha to 0.0309 m.ha, the crops mean patch area varied from 4 ha to 24 ha and the number of crop patches varied from 28 fields to 177 fields. The composition metrics also show high variability between landscapes: the number of crop types (richness) in one site varied from 2 to 9 types and the value of crop SEDI varied from 0.23 to 0.68. In wheat, the configuration metrics were also highly variable: the edge density ranged from 0.0073 m.ha to 0.032 m.ha, the crops mean patch area varied from 0.82 ha to 8.91 ha to and the number of crop patches varied from 76 to 286. The composition metrics in wheat, as for the cotton, were highly variable with a number of crop type (richness) ranging from 4 to 10 and a crop SEDI ranging from 0.33 to 0.64.

Statistical analyses

The effects of landscape at the different scales explored (500m, 1000m, 1500m and 2000m radius around the sampling point) were analysed in separated models, one at each spatial extent. Cotton and wheat were also analysed separately as crop type is considered to have a strong effect on arthropods populations (Karp et al., 2018). Additionally, one model was fitted for each response variable: number of aphids in both cotton and wheat, number of natural enemies meaning ladybirds for both cotton and wheat, and lacewing and spiders in cotton, sum of the number of natural enemies in cotton, and ladybird/aphid ratio in both crops. Therefore, a total of 36 models were generated for this study. In each model, we tested the effect of compositional

(crop richness, crop SEDI and SNH area) and configurational (number of crop patches, crop ED and mean patch area) landscape heterogeneity on natural enemies and aphids using generalized linear mixed models (package lme4, Bates et al, 2015) with appropriate error distribution. Gaussian error distribution was used for the ladybird/aphid ratio, and Poisson, negative binomial or Gaussian was used for the number of arthropods, depending on the residuals distribution. As it is known that the proportion of semi-natural habitats is important predictor of arthropods dynamics in agricultural landscapes, this variable was added as a co-variable in each model (Gardiner et al., 2009; Chaplin-Kramer et al., 2013; Gagic et al., 2016; Rusch et al., 2016). We added year as a fixed explanatory variables and sites as a random effect in all models. Redundancy in landscape metrics was tested with a correlation matrix based on Pearson correlation tests and performed with the Performance Analytics package (Peterson et Carl, 2018). All correlation matrixes are given in Fig. S1 for cotton and Fig. S2 for wheat. Both in cotton and wheat the number of crop patches were highly correlated at each radius. We therefore decided to keep only the edge density as a metric of landscape crop fragmentation. In wheat, the mean patch area was also taken out as this metric was highly correlated with the edge density. For the same reasons as mentioned above, only edge density was kept as a metric of landscape configuration. As year was found to have a significant effect on arthropods populations, we decided to put the factor “year” in interaction with all the other landscape descriptors. Model averaging based on AICc criterion was used to select the best predictive variables explaining the arthropods abundance and the ladybird/aphid ratio. Models with the lowest AICc ($\Delta < 2$) were kept. The 7 fixed factors tested, i.e. crop ED, crop mean patch area (MPA) (for cotton only), crop richness, crop SEDI, SNH area, and year alone and in interaction with all the previously cited metrics, were not included in the final model if the model-averaging method show no predictive effect of these variables. The correlation between the fixed factors was finally tested for each models with the variance inflation factor (VIF) lower than 2.5. All

analyses were done using R 3.5.1. software (R Core team, 2018), Residuals were inspected using the DHARMA package (Hartig 2018). Multimodel inferences were done using the MuMIn package (Barton 2018) and the ggplot2 (Wikham 2016) and sjPlot (Lüdecke 2018) packages were used for data visualization.

Results

Cotton

At 500m, the set of best models to explain aphid abundance included 4 variables: years (2014, 2015, 2016), the proportion of SNH, crop richness and crop ED. The proportion of semi-natural habitats had a significant and positive impact on aphid abundance (Fig. 4A, Table S4A; estimate: 0.43, $P=0.01$) and both year 2014 and 2015 had a significant effect on aphid abundance (Table S4A; 2014: estimate: 0.72, $P=0.001$; 2015: estimate: 2.1, $P<0.001$). All other variables had no significant effect on aphid abundance. Ladybirds abundance was best explained by a set of models including 5 different variables: years, the proportion of SNH, the interaction between the proportion of SNH and the year, crop SEDI as well as the interaction between crop SEDI and the year. The proportion of SNH had a significant and negative impact on ladybird abundance in interaction with year 2015 (Fig. 4B, Table S4B; estimate: -3.7, $P=0.01$). Year 2015 alone had a significant impact on ladybird abundance (Table S4B; estimate: 1.5, $P<0.001$). Lacewings abundance was best explained by a set of models including 4 variables: years, crop ED, crop MPA and crop SEDI. Crop ED only had a significant and positive impact on lacewings abundance (Fig. 3A, Table S4C; estimate: 0.8, $P<0.001$). Spider abundance was best explained by a set of models including 5 variables: years, crop SEDI, crop MPA and SNH alone or in interaction with years. Years alone had a significant impact on spider abundances (Table S4D; 2014: -0.7, $P<0.001$, 2015: estimate: -1.3, $P<0.001$), as well as in interaction with the proportion of SNH with a significant positive impact in year 2014 on spider abundance (Fig. 4C, Table S4D; estimate: 1.1, $P=0.005$) and a significant negative impact in year 2016 (estimate: -2.2, $P=0.02$). Abundance of all natural enemy pooled together was best

explained by a set of models including 5 variables: years, crop SEDI, crop richness, the proportion of SNH alone and in interaction with years. Year 2015 alone had a significant effect on natural enemies abundance (Table S4E; estimate: 0.6, $P=0.01$), and in interaction with the proportion of SNH with a significant negative effect in 2015 (Fig. 4D, estimate: -2.9, $P=0.001$) and a significant positive effect in year 2014 (estimate: 1.2, $P=0.001$). Ratio ladybirds/aphids was explained by a model with only two variables that had no significant effect on the variation of the ratio: crop richness and crop SEDI.

At the 1000m radius, aphid abundance was best explained by a set of models including 6 variables: years, the proportion of SNH alone and in interaction with years, crop SEDI and crop MPA. Only year 2014 and 2015 had a significant effect on aphids abundance alone (Table S3A; 2014: estimate: 0.8, $P<0.001$; 2015: estimate: 2.1, $P<0.001$). Ladybirds abundance was best explained by a set of models including 6 variables: year, crop ED, crop richness, crop SEDI, SNH proportion alone and in interaction with the year. Year 2014 and 2015 had a positive effect on ladybird abundance (Table S3B; 2014: estimate: 0.7, $P=0.02$; 2015: estimate: 2.0, $P<0.001$). SNH proportion in interaction with year 2015 had a significant and negative impact on ladybird abundance (Fig. 4E; estimate: -2.5, $P=0.004$). Lacewing abundance was best explained by a set of models including 4 variables: years, crop MPA, crop richness and the proportion of SNH. Only crop MPA had a significant and negative impact on lacewing abundance (Fig. 3B, Table S3C; estimate: -0.8, $P<0.001$). All other variables had not impact on lacewings abundance (all $P>0.05$). Spider abundance was best explained by a set of models including 5 variables: year, the proportion of SNH alone or in interaction with year, crop richness and crop ED. Year only had a significant effect on spider abundance (Table S3D; 2014: estimate: -0.5, $P=0.02$; 2015: estimate: -1.2, $P<0.001$). All other variables had no impact on spider abundance (all $P>0.05$). All NEs abundance was best explained by a set of models including 6 variables: years, the proportion of SNH alone and in interaction with years, crop richness, crop SEDI and crop MPA.

Year 2015 alone had a significant impact on all ENs (Table S3E; estimate: 1.0, $P < 0.001$) and a significantly negative one in interaction with the proportion of SNH (Fig. 4F; estimate: -1.9, $P = 0.003$). The ladybird/aphid ratio was best explained by a model including two variables, which had no significant impact on the ratio: crop richness and MPA (all $P > 0.05$).

At 1500m radius, aphids abundance was best explained by a set of models including 8 factors: years, crop SEDI alone and in interaction with year, crop MPA alone and in interaction with years, crop ED, crop richness and SNH proportion. Only years had significant effect on aphids abundance (Table S2A; 2014: estimate: 7.6, $P < 0.001$; 2015: estimate: 0.8, $P < 0.001$, 2015: estimate: 2.0, $P < 0.001$). Ladybirds abundance was best explained by a set of models including 5 factors: years, SNH alone and in interaction with years, crop richness and crop MPA. Only year 2015 and 2014 had a significant effect on ladybirds abundance (Table S2B; 2014: estimate: 0.7, $P = 0.03$; 2015: estimate: 1.9, $P < 0.001$). Lacewings abundance was explained by a set of models including only two factors: crop ED and crop MPA with crop MPA having a significant and negative impact on lacewings abundance (Fig. 3C, Table S2C; estimate: 0.05, $P < 0.001$). Spiders abundance was explained by a set of models including two factors: crop richness and years, with years 2014, 2015 and 2016 having a significant effect on their abundance (Table S2D; all $P < 0.03$). All NEs abundance was explained by a set of models including 4 factors: years, SNH area alone and in interaction with years and crop SEDI. Only year 2015 had a significant impact on NEs abundance (Table S2D; estimate: 1.0, $P < 0.001$). Ladybirds/aphids ratio was explained by 5 factors: crop richness, crop SEDI, crop MPA, crop ED and SNH area. However, none of these factors had an effect on the ratio.

At 2000m radius, aphids abundance was explained by a set of 6 factors: years, crop MPA alone or in interaction with the years, crop richness, crop SEDI and SNH proportion. Only year 2014 and 2015 had a significant effect on aphids abundance (Table S1A; 2014: estimate: 0.8, $P < 0.001$; 2015: estimate: 2.0, $P < 0.001$). Ladybirds abundance was explained by a set of models

including 5 factors: years, SNH alone or in interaction with years, crop richness and crop SEDI. Only year 2014 and 2015 significantly impacted ladybird abundance (Table S1B; 2014: estimate: 0.7, $P=0.02$; 2015: estimate: 2.1, $P<0.001$). Lacewings abundance was explained by a set of models including 4 factors: crop MPA, crop richness, crop ED and SNH area. Only crop MPA had a significant and negative effect on lacewings abundance (Fig. 3D, Table S1C; estimate: -1.0, $P<0.001$). Spiders abundance was explained by a set of 5 factors: years, SNH alone or in interaction with years, crop richness and crop SEDI. Years 2014 and 2015 had a significant effect on spider abundance (Table S1D; 2014: estimate: -0.5, $P=0.02$; 2015: estimate: -1.2, $P<0.001$). All NEs abundance was explained by a set of models including 5 factors: years, SNH area alone or in interaction with SNH, crop richness and crop SEDI. Year 2015 alone had a significant effect on all NEs abundance (Table S1E; estimate: 1.2, $P<0.001$), and in interaction with SNH area (Fig. 4G; estimate: -2.3, $P=0.005$) with a significant negative effect on all NEs abundance. All other factors had no effect on NEs abundance (all $P>0.05$). Ladybirds/aphids ratio was explained by a set of models including 4 factors: years, SNH area alone or in interaction and crop richness. Years 2014 and 2015 had a significant effect on ratio ladybirds/aphids (2014: estimate: -0.5, $P=0.02$; 2015: estimate: -1.2, $P<0.001$). No other factors had an effect on the ratio (all $P>0.05$).

Wheat

At 500m radius, aphids abundance was best explained by a set of models including 8 variables: year, crop SEDI alone and interaction with the year, SNH area alone and in interaction with the year, crop richness alone and in interaction with the year crop ED. Aphids were significantly and positively impacted by SNH area alone (Fig. 5A, Table S8A; estimate: 0.9, $P<0.001$) and in interaction with the year (estimate: 2.0, $P=0.002$). Year alone significantly impacted aphid abundance (estimate: -1.1, $P<0.001$). All other factors had no effect on aphid abundance (all $P>0.05$). ladybirds abundance was best explained by a set of models including 5 factors: year, crop richness alone or in interaction with the year and crop ED alone or in interaction with the

year. Ladybirds were significantly impacted by the year (Table S8B; estimate: -1.5, $P=0.03$). When the conditional average was checked, crop richness also had a significant positive effect on ladybirds abundance (Fig. 5B, Table S8B; estimate: 0.8; $P=0.04$). Ratios of ladybird/aphids was best explained by a model in which only one factor was kept, crop richness, with however no effect of this factor on the ratio ($P>0.05$).

At 1000m radius, aphids abundance was best explained by a set of models including 7 factors: year, SNH abundance alone and in interaction with the year, crop richness alone and in interaction with year, crop ED and crop SEDI. SNH had a significant positive effect on aphid abundance (Fig 5C, Table S7A; estimate: 0.7, $P<0.001$), and year had a significant effect on aphids abundance (estimate: -1.3, $P<0.001$). However, both factors in interaction had no effect on the aphid abundance (all $P>0.05$). Ladybirds abundance was best explained by a set of models including 8 factors: year, crop richness alone and in interaction with year, SNH area alone and in interaction with year, crop ED and crop SEDI alone and in interaction with year. None of these factors had a significant impact on the ladybird (Table S7B; all $P>0.05$). Ladybird/aphid ratio was best explained by a model which contained only one factor, crop richness, which however had no significant effect on the ladybird abundance ($P>0.05$).

At 1500m radius, aphid abundance was best explained by a set of models including 7 factors: year, crop richness, SNH area alone and in interaction with year, crop ED and crop SEDI alone or in interaction with year. SNH area had a significant and positive impact on aphids abundance (Fig. 5D, Table S6A; estimate: 0.5, $P=0.006$), as well as year (estimate: -1.3, $P<0.001$). All other factors had no impact on aphid abundance (Table S6A; all $P>0.05$). Ladybird abundance was best explained by a set of models containing 7 factors: year, SNH area alone or in interaction with year, crop ED alone and in interaction with year and crop richness alone or in interaction with year. None of these factors impacted the ladybird abundance (Table S6B; all

$P > 0.05$). Only crop richness best explained ladybird/aphid ratio, with however no effect on it ($P > 0.05$).

At 2000m radius, aphids abundance was best explained by a set models including 7 factors: year, crop ED alone and in interaction with year, crop richness, SNH area alone and in interaction with year and crop SEDI. Year had a significant effect on aphid abundance (Table S5A; estimate: -1.3, $P < 0.001$). Both SNH area and year in interaction had a significant impact on aphid abundance (Fig. 5E; estimate: 1.3, $P < 0.001$) with a negative impact of SNH area on aphids in 2015 and a positive impact of SNH area on aphids in 2016. Crop richness had a significant and negative effect on aphids abundance (Fig. 5F, estimate: -0.4, $P = 0.01$). Ladybird abundance was explained by a set of models including 7 factors: year, crop SEDI, SNH area alone and in interaction with year, crop ED alone and in interaction with year and crop richness. However, none of these factors impacted significantly the ladybird abundance (Table S5B; all $P > 0.05$). Finally, ladybird/aphids ratio was explained by only one factor, SNH area that however had no impact on the ratio ($P > 0.05$).

Discussion

The objective of our study was to assess the effect of diversifying crop composition and configuration at different scales on aphids and natural enemies in agricultural landscapes. Despite a strong year effect and a significant effect of semi-natural habitats, we found that both compositional and configurational crop heterogeneity were highly structuring for both natural enemy and aphid populations. Large crop patches were found to negatively impact lacewings, probably by reducing spillover effects between different resources in the landscape. Crop diversity was found to enhance ladybirds and reduce aphid populations suggesting that increasing resources continuity can benefit natural enemies and reduce pest pressure. Overall,

we found that proportion of semi-natural habitats had a consistent positive effect on aphid populations by potentially providing them shelter and alternative food sources.

Arthropods are affected by years, semi-natural areas, crop composition and configuration at different scales. Weather is known to strongly impact herbivores development (Bale et al., 2002; Jamieson et al., 2012) and natural enemies (Diehl et al., 2013) and could therefore be one potential explanation for the strong year-effect. When studying the weather conditions in years 2013, 2014, 2015 and 2016 in Hebei Province where the study was led, only one aspect of climate differed between years: precipitations. Precipitations were particularly high in July 2015 compare to the other years (73mm of rain in 2015 vs. 41mm in 2013, 20mm in 2014 and 53mm in 2016) (World weather online, 2019). Aphid population as well as ladybird population were higher in year 2015 compared to the other years and were strongly correlated. Therefore, we can hypothesized that the increase in precipitations, which were better adapted for plant growth, might have positively affected aphid growth mediated by the plant growth, and therefore, through bottom-up effects, increased ladybirds population (Barton and Ives, 2014). Spiders were lower on year 2015 certainly because ground-dwelling and web spiders are known to be negatively impacted by rain (Lensing et al., 2005; Schmidt and Tschardt, 2005). The problem of year effect is that this factor can hide effects of other factors that we actually want to test. Leading samples during longer periods might be best in order to avoid year effect, but more specifically to be able to catch the stabilizing effect of plant diversity on arthropods (Tilman et al., 2006). On the other hand, years could have impacted arthropods population through other phenomenon. For example, regional processes like host plant phylogeny may have played a role in the dynamics of the pests and the natural enemies community dynamics (Didham and Springate, 2003). Changes in concentrations and dilutions of arthropods through years might also have affected the overall population dynamics in the fields.

Interestingly, the effect of semi-natural habitats was strong on arthropods but with sometimes opposite results regarding the years. For example, when precipitations were high in 2015, all natural enemies were significantly and negatively correlated to SNH area at small and large landscape scales, on the contrary to other years where SNH had a positive or no effect on them. This shows that some traits of natural habitats added to year effect might have impaired the enemies development (Beirne, 1970; Vandereycken et al., 2013). At 500m radius, aphids in wheat crops were affected differently by surrounding crop evenness depending on years. In 2015, crop evenness had a positive impact on aphids abundance and a negative one in 2016. When crop evenness is high, it implies that crops are equally distributed in the landscape studied, and suggests that sources of food coming from crop are more divers and more easily accessible to arthropods. In wheat, most of the aphids can also go into other Poaceae crops like maize, oat or barley (CABI, 2019). It is possible that a landscape with easily accessible fields with diversified hosts plants might have helped the aphids to increase their survival and therefore increase their populations (Zhang et al., 2014). At larger scales, namely 1000m, 1500m and 2000m radius, it is possible that crop evenness of distribution might not have impacted aphids as their capacity to move are reduced (Irwin et al., 2007) and therefore they might not have make profit from crop apart from their main crops. The presence of multiple food sources added to the increase of plant vigor due to high rain in 2015 might have positively affected the increase in aphid population (Thomson et al., 2010). However, under a drier climate as it was the case in 2016, vigor of the pants might have been reduced and therefore might have less profited from other crops.

Some effects of factors were independent on the years, as it was the case of SNH area on aphids, crop richness on aphids and ladybirds, crop edge density and mean patch area on lacewings. At 1000m and 1500m radius in wheat and at 500m radius in cotton, aphids were systematically positively impacted by the presence of semi-natural areas. As already shown and hypothesized

by recently published papers, natural areas can be a source of shelter and food sources for natural enemies but also for pests and notably aphids (Blitzer et al., 2012; Tschardt et al. 2016; Karp et al., 2018). Crop composition, independently on the years, had impacted aphids and ladybirds in wheat crops. Crop richness at 2000m radius in wheat had a negative impact on aphids and a positive one at 500m radius on ladybirds. Crop richness, as we hypothesized, can be a good indicator to predict resource diversity available for natural enemies, and therefore was found to increase natural enemies (Schellhorn et al., 2015). Our result confirms our initial hypothesis when studying small scale landscapes suggesting complementarity between resources at relatively small scale. It is possible that crop richness has affected ladybirds by providing diversified food sources coming from the crops like pollen and nectar (Spellman et al., 2006; Mathews et al., 2016; Wolf et al., 2018) potentially given by maize, vegetables, fruit trees, oilseed rape, watermelon, sunflowers and alfalfa. In addition, alternative preys and hosts might have been available for the predator like different types of aphids but also lepidopteran eggs and small larvae (Spellman et al., 2006), therefore increasing their abundance. This effect was not present at larger scales probably because foraging activities of ladybirds are intensive when they find good food sources (Evans and Dixon, 1986). Their capacity to predate aphids was shown to be limited over large scales (Yasuda and Ishikawa, 1999) supporting the idea of positive effects of crop diversification only at small scales might be efficient to increase ladybirds populations.

Crop configuration effects were taxa dependent. Crop configuration had a great impact on lacewings, independently on the year considered. Crop edge density reflects the patchiness of crops, and to which extent the landscape is divided into small patches of crops. The more patches of crops there are, the higher will the crop edge density. Small patches of crops might have been very positive for lacewings as the probability to find diversified food sources, needed for their development (McEwen et al., 2007), might have been increased with patchiness that

facilitates spillover effects between resources in the landscape. This result was confirmed at larger scales where mean crop patch area had a negative impact on lacewings abundance. Landscapes consisting of large crop patches supported lower populations of lacewings than landscape with small crop patches. This result confirms that smaller crops might increase the probability to find easily different types of food sources, even though no impact of SNH or crop diversity have been seen in our study. Our results are in line with recent studies on natural enemies and pollinators finding a positive effect of configurationally heterogeneity mediated by mean crop patch area (Perovic et al., 2015; Hass et al., 2018; Martin et al., 2019).

Conclusions

Our study demonstrates that both configurational and compositional heterogeneity of crop within agricultural landscapes can be major, yet little investigated, landscape management strategy to increase natural enemy abundance and reduce the level of pest pressure. Our results clearly highlight that decreasing field size and increasing crop diversity benefit natural enemy and decrease pest pressure probably due to higher spatiotemporal resource continuity for natural enemies and dilution effects that limit crop plant localization for aphids. Our results also found a strong year effect that highlight the need to perform long-term studies to assess the optimal strategy to increase biological pest control services. Agricultural landscapes systems based on crop diversity might be easy to implement regarding the demand from the EU government for increased environmentally friendly techniques, notably based on the diversification of plants and biocontrol services (see the Greening of the CAP).

Acknowledgments

The authors are grateful for the students of the IPP CAAS for providing the data. This work was supported by the EUCLID project (H2020-SFS-2014, grant number: 633999).

References

- Andow D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Ann Rev of Ent* 36(1): 561 – 586.
- Barton K. 2018. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.
- Barton, B. T., & Ives, A. R. 2014. Species interactions and a chain of indirect effects driven by reduced precipitation. *Ecology*, 95(2), 486-494.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48.
- Beirne, B. P. 1970. Effects of precipitation on crop insects. *The Canadian Entomologist*, 102(11), 1360-1373.
- Bianchi F., Booij C., Tscharrntke T. 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscapes composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings Biological Sciences* 273: 1715 – 1727.
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. M., Rand, T. A., & Tscharrntke, T. 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43.
- Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S. G. 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 230-238.
- Brewer M., Goodell P. 2012. Approaches and incentives to implement integrated pest management that addresses regional and environmental issues. *Ann. Rev. Entomol.* 57: 41 – 59.

- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, et al. 2011. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1.
- Burton R., Kuczera C., Schwarz G. 2008. Exploring farmer's cultural resistance to voluntary agri-environmental schemes. *Sociologia Ruralis* 48: 16 – 37.
- 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. *Ecology letters*, 14(9), 922-932.
- Chaplin-Kramer R., de Valpine P., Mills N. J., Kremer C. 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181: 206 – 212.
- Desneux N., Decourtye A., Delpuech J. M. 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology* 52: 81 – 106.
- Didham, R. K., & Springate, N. D. 2003. Determinants of temporal variation in community structure. *Y. Basset, V. Novotny, SE Miller, and RL Kitching*, 28-39.
- Diehl, E., Sereda, E., Wolters, V., & Birkhofer, K. 2013. Effects of predator specialization, host plant and climate on biological control of aphids by natural enemies: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 262-270.
- Duelli, P. 1980. Preovipository migration flights in the green lacewing, *Chrysopa carnea* (Planipennia, Chrysopidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(3), 239-246.
- Evans, E.W. & Dixon, A.F.G. 1986. Cues for oviposition by ladybird beetles (Coccinellidae): response to aphids. *Journal of Animal Ecology* 55: 1027–1034.
- Gagic V., Tschamtko T., Dormann C. F., Gruber B., Wilstermann A., Thies C. 2016. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *The Royal Society* (doi: 10.1098/rspb.2010.2645).

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(1): 143 – 154.

Hartig F. 2018. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.0.

Irwin M.E., Kampmeier G., Weisser W.W. 2007. Aphid movement: Process and consequences. DOI: 10.1079/9780851998190.0153.

Jonsson M., Bommarco R., Ekbom B., Smith H. G., Bengtsson J., Caballero-Lopez B., Winqvist C., Olsson O. 2014. Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 243 – 252.

Jamieson, M. A., Trowbridge, A. M., Raffa, K. F., & Lindroth, R. L. 2012. Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant-insect and multitrophic interactions. *Plant physiology*, 160(4), 1719-1727.

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.

Letourneau D. K., Armbrrecht I., Salguero Rivera B., Lerma J. M., Carmona E. J., Daza M. C., Escobar S., Galindo V., Gutierrez C., Lopez S. D., Mejia J. L., Acosta Rangel A. M., Herrera Rangel J., Rivera L., Saavedra C. A., Torres A. M., Truillo A. R. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological application* 21: 9 – 21.

Liu B., Yang L., Zeng Y., Yang F., Yang Y., Lu Y. 2018. Secondary crops and non-crop habitats within landscapes enhance the abundance and diversity of generalist predators. *Agric Ecos and Env* 258: 30 – 39.

- Lu Y., Wu K., Jiang Y., Guo Y., Desneux N. 2012. Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature* (doi: 10.1038/nature11153).
- Lüdecke D. 2018. sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. doi:10.5281/zenodo.1308157.
- Jung M. 2016. LecoS — A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological Informatics*, 31: 18-21.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A. and Marini, L. 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters*.
- Mathews C. R., Brown M. W., Wäckers F. L. 2016. Comparison of Peach Cultivars for Provision of Extrafloral Nectar Resources to *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 45(3): nvw035.
- McEwen, P. K., New, T. R., & Whittington, A. E. (Eds.). 2007. *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press.
- McGarigal K., Cushman S.A., Ene E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps.
- Müller C., Godfray H. 1999. Indirect interactions in aphid–parasitoid communities. *Res Popul Ecol* 41(1): 93 - 106.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tschardtke, T. and Westphal, C. 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 505-513.

Peterson B. G., Carl P. 2018. PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 1.5.2.

<https://CRAN.Rproject.org/package=PerformanceAnalytics>

Rand T. A., Tylianakis J. M., Tscharntke T. 2006. Spill-over edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters* 9: 603 – 614.

Rusch A., Chapelin-Kramer R., Gardiner M. M., Hawro V., Holland J., Landis D., Thies C., Tscharntke T., Weisser W.W., Winqvist C., Woltz M., Bommarco R. 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: a quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 221: 198 – 204.

Sann C., Theodorou P., Heong K.L., Villareal S., Settele J., Vidal S., Westphal C. 2018. Hopper parasitoids do not significantly benefit from non-crop habitats in rice production landscapes. *Agric Ecos and Env* 254: 224 – 232.

Schellhorn N.A., Gagic V., Bommarco R. 2015. Time will tell: Resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30: 524 – 530.

Spellman B., Brow M. W., Mathews C. R. 2006. Effect of floral and extrafloral resources on predation of *Aphis spiraeicola* by *Harmonia axyridis* on Apple. *Biocontrol* 51: 715.

Stallman H.R., James H.S. 2017. Farmers' willingness to cooperate in ecosystem service provision: does trust matter? *Ann Public Coop Econ* 88: 5 – 31.

Steingröver, E. G., Geertsema, W., & van Wingerden, W. K. 2010. Designing agricultural landscapes for natural pest control: a transdisciplinary approach in the Hoeksche Waard (The Netherlands). *Landscape Ecology*, 25(6), 825-838.

- Symonds, M. R., & Moussalli, A. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21.
- Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. 2010. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological control*, 52(3), 296-306.
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629.
- Trenbath, B. R. 1993. Intercropping for the management of pests and diseases. *Field crops research*, 34(3-4), 381-405.
- Tscharntke T, Karp DS, Chaplin-Kramer R, Batáry P, DeClerck F, Gratton C, et al. 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. – *Biol Conserv* 204: 449 – 458.
- Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J.M., Baudry J. 2012. The cropping systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric Ecosyst Environ* 15: 3 – 14.
- Wang W., Liu Y., Chen J., Ji X., Zhou H., Wang G. 2009. Impact of intercropping aphid-resistant wheat cultivars with oilseed rape on wheat aphid (*Sitobion avenae*) and its natural enemies. *Acta Ecologica Sinica* 29(3): 186 – 191.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wolf S., Romeis J., Collatz J. 2018. Utilization of plant-derived food sources from annual flower strips by the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis*, *Biological control* 122: 118 – 126.

Woltz J.M., Landis D.A. 2014. Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology* 16: 341–349.

Yasuda, H., & Ishikawa, H. 1999. Effects of prey density and spatial distribution on prey consumption of the adult predatory ladybird beetle. *Journal of Applied Entomology*, 123(10), 585-589.

Zhang, K., Di, N., Ridsdill-Smith, J., Zhang, B.W., Tan, X.L., Cao, H.H., Liu, Y.H. and Liu, T.X., 2014. Does a multi-plant diet benefit a polyphagous herbivore? A case study with *Bemisia tabaci*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(2), pp.148-156.

Zhou, K, Huang, JK, Deng, XZ, van der Werf, W, Zhang, W, Lu, YH, Wu, KM, Wu, F. 2014. Effects of land use and insecticides on natural enemies of aphids in cotton: First evidence from smallholder agriculture in the North China Plain. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 183: 176 - 184.

World weather. 2019. In

<https://www.worldweatheronline.com/hebei-weather-averages/hebei/cn.aspx>

Figure legends

Figure 1. Location of the sampling sites in China.

Figure 2. Schematic representation of two contrasted sites with low crop richness and evenness (A) and high crop richness and evenness (B). Water is represented by blue colour, natural habitats by dark green colour and anthropised occupations by brown and black colour. All the other occupations are different types of crops.

Figure 3. Predicted influence, in cotton, of crop ED by the model on lacewings abundance at 500m radius (A), of crop MPA on lacewings abundance at 1000m radius (B), at 1500m radius (C) and at 2000m (D) (GLMM after model-averaging based on AICc criterion).

Figure 4. Predicted influence, in cotton, of SNH area by the model on aphids abundance at 500m radius (A), of SNH area on ladybirds abundance at 500m radius (B), of SNH area on spiders abundance at 500m radius (C), of SNH area on all NEs abundance at 500m radius (D), of SNH area on ladybirds abundance at 1000m radius (E), of SNH area on all NES at 1000m radius (F) and 2000m radius (G) regarding the different years of the experiment (2013, 2014, 2015, 2016) (GLMM after model-averaging based on AICc criterion).

Figure 5. Predicted influence, in wheat, of SNH area by the model on aphids abundance at 500m radius (A), of crop richness on ladybirds at 500m radius (B), of SNH area on aphids abundance at 1000m radius (C), 1500m radius (D), at 2000m radius (E) and of crops richness on aphids abundance at 2000m radius (F) regarding the different years of the experiment (2015, 2016) (GLMM after model-averaging based on AICc criterion).

Tables

Table 1: nectar and pollen production by each crop present in the study. The common name of the key pests present on the crops are also cited.

Crop	Family	Pollen	Nectar	Key pests
Wheat	Poaceae	no	no	aphid, mite, midges, Wheat stem sawfly
Maize	Poaceae	yes	no	Ostrinia nubilalis, aphids, leaf mites, Armyworm, Cotton bollworm
Soybean	Fabaceae	yes	yes	Soybean aphid, Tumblebug, Bean hawkmoth, Cutworm, Soybean pod borer
Peanut	Fabaceae	yes	yes	Aphids, leaf mites, thrips, Cotton bollworm
Sweet potato	Convolvulaceae	yes	yes	Sweetpotato hornworm, sweetpotato gelechiid, cutworm, gryllus testaceus
Bean	Fabaceae	yes	yes	Aphid, Liriomyza huidobrensis, Thrip, Beet armyworm, Armyworm
Rice	Poaceae	no	no	Planthopper, Striped stem borer, Armyworm, Rice weevils, Rice leaf folder
Cotton	Malvaceae	yes	yes	Aphid, Twospotted spider mite, Cotton bollworm, Cotton mirids, Bemisia tabaci
Watermelon	Cucurbitaceae	yes	yes	Aphid, Twospotted spider mite, Leafminer, Beet armyworm
Sunflower	Asteraceae	yes	no	Twospotted spider mite, Cotton bollworm, meadow moth, Leafminer
Alfalfa	Fabaceae	yes	yes	Alfalfa weevil, Alfalfa mirid bugs, aphids, Meadow moth, Alfalfa thrips

Figures

Figure 1.

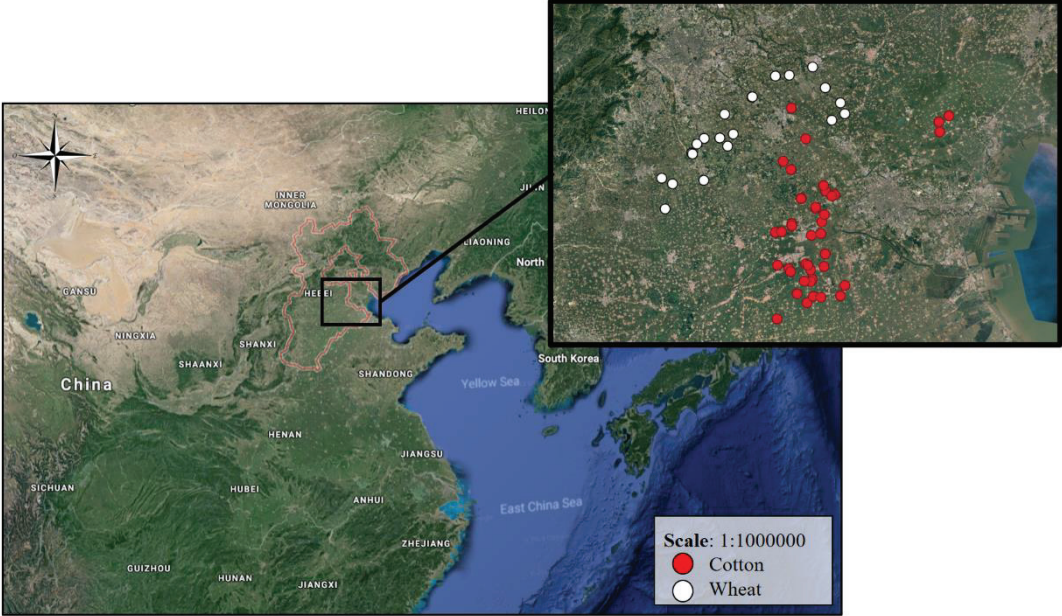


Figure 2.

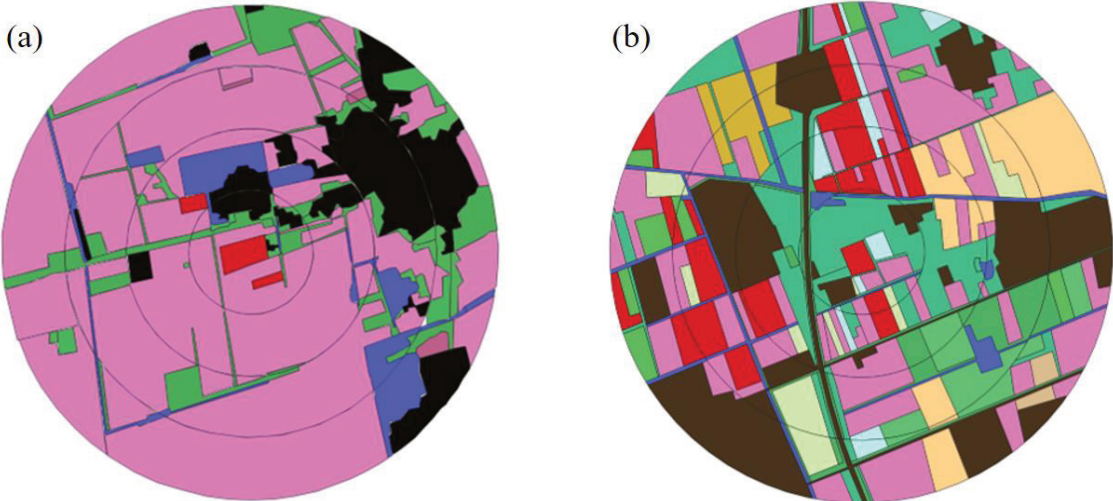


Figure 3.

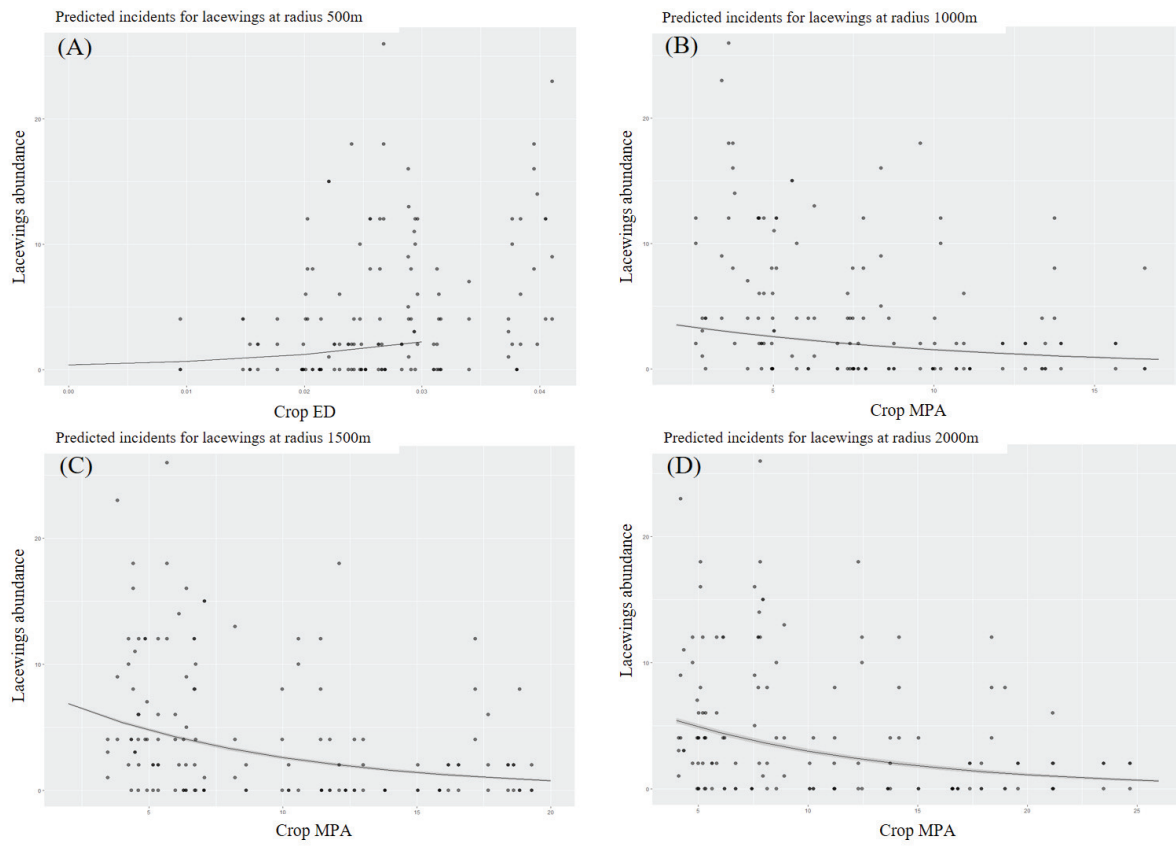


Figure 4.

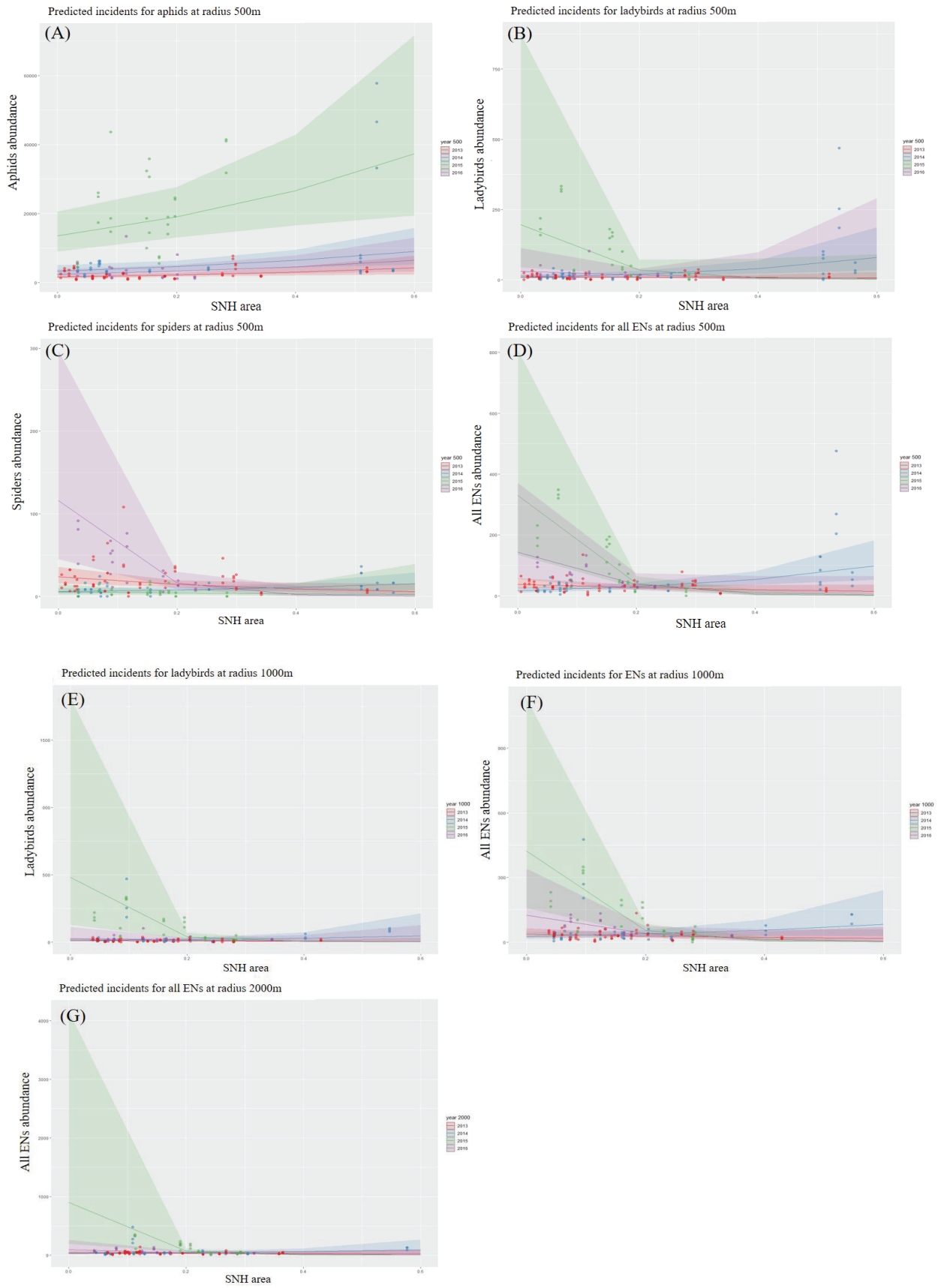
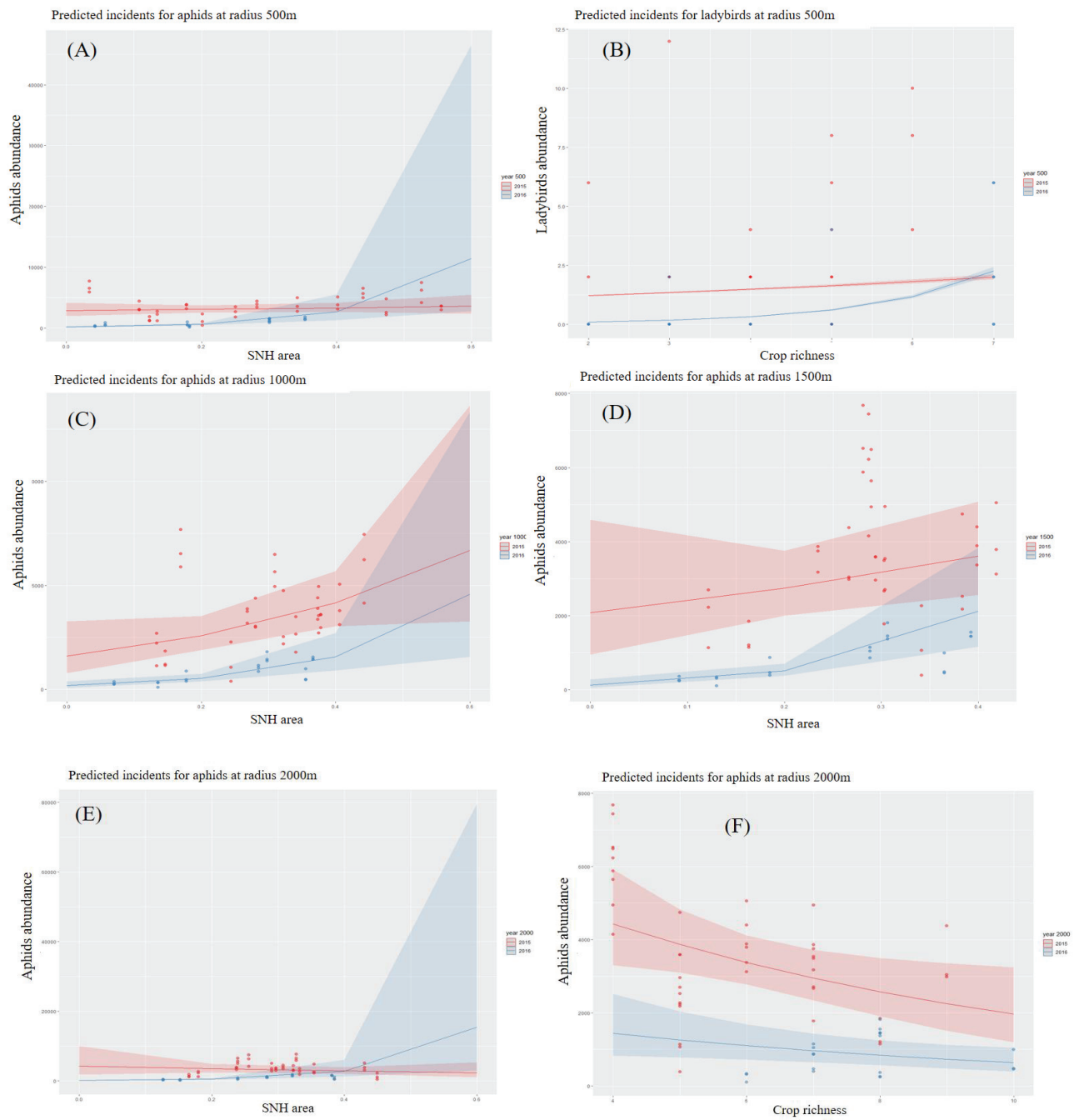


Figure 5.



Supplementary material

Figure S1. Correlation matrix with associated Pearson value in cotton crops at 500m radius (A), 1000m radius (B), 1500m radius (C) and 2000m radius (D). ED = Edge Density, NP = Number of crop Patches, rich = crop richness, SEDI = crop evenness, SNH = Semi-Natural Areas, MAP = Mean Crop Patch Area.

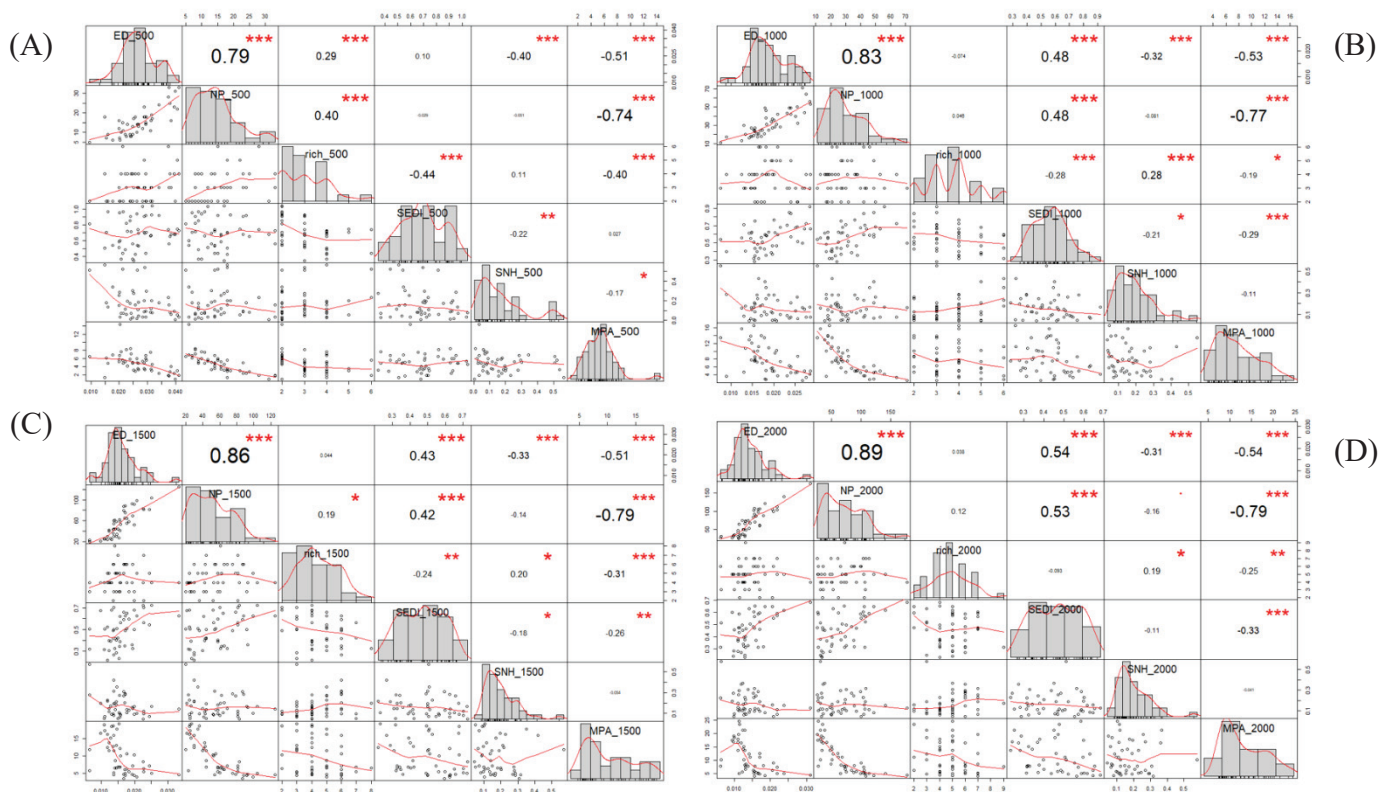


Figure S2. Correlation matrix with associated Pearson value in wheat crops at 500m radius (A), 1000m radius (B), 1500m radius (C) and 2000m radius (D). ED = Edge Density, NP = Number of crop Patches, rich = crop richness, SEDI = crop evenness, SNH = Semi-Natural Areas, MAP = Mean Crop Patch Area.

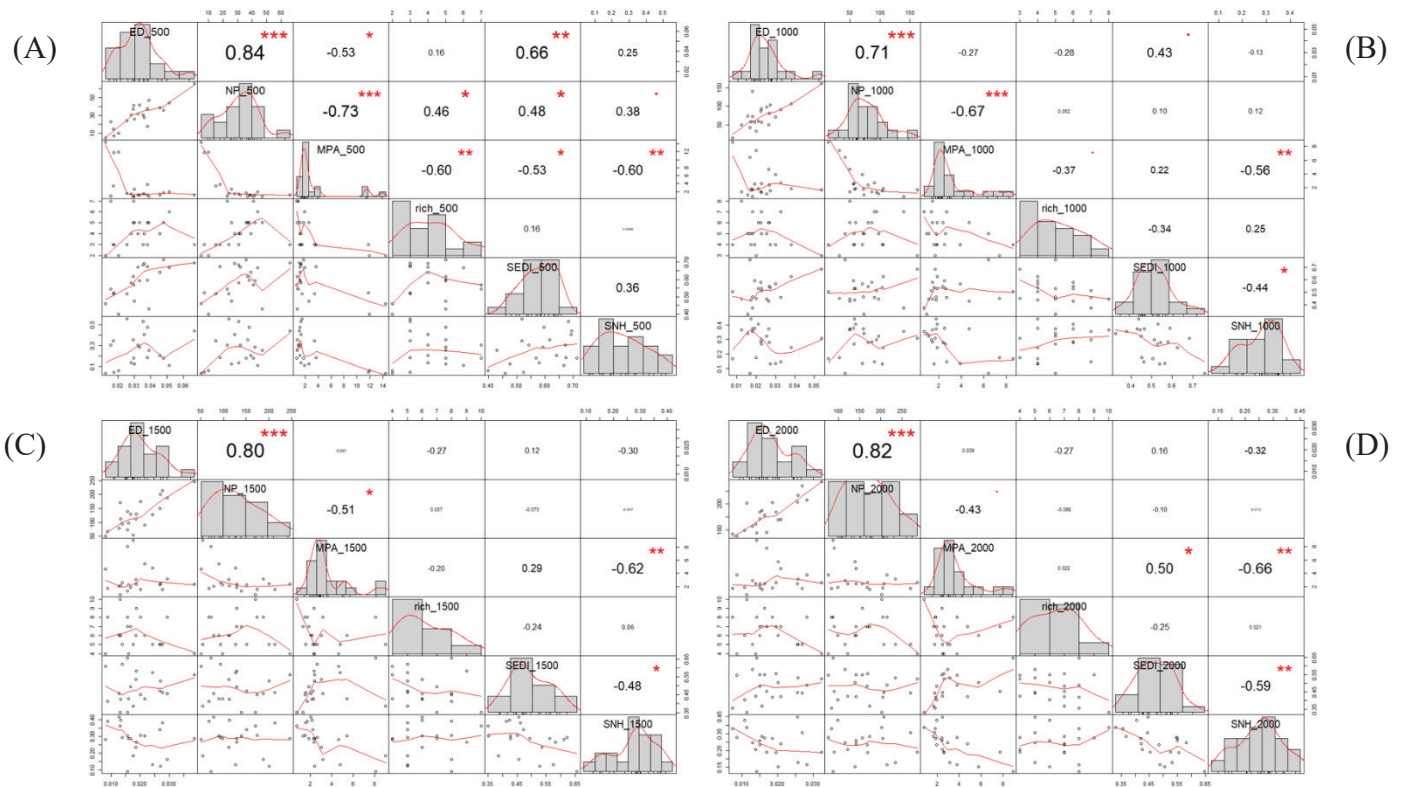


Table S1. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in cotton, at 2000m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	5	-44167.15	88344.76	0.00	0.21
126	9	-44162.81	88345.01	0.25	0.19
12	6	-44166.42	88345.47	0.71	0.15
124	7	-44165.58	88346.01	1.25	0.11
14	6	-44166.77	88346.16	1.40	0.10
1236	10	-44162.41	88346.52	1.77	0.09
15	6	-44167.05	88346.74	1.98	0.08
1256	10	-44162.52	88346.75	2.00	0.08

Term codes:

year_2000	z.MPA_2000	z.rich_2000	z.SEDI_2000	z.SNH_2000	year_2000:z.MPA_2000
1	2	3	4	5	6

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.630475	0.140924	0.142179	53.668	<0.001	***
year_20002014	0.835612	0.220249	0.222252	3.760	<0.001	***
year_20002015	2.051300	0.264181	0.266294	7.703	<0.001	***
year_20002016	0.584456	0.572634	0.575505	1.016	0.30984	
z.MPA_2000	-0.080672	0.214736	0.216142	0.373	0.70897	
year_20002014:z.MPA_2000	-0.004971	0.299486	0.302208	0.016	0.98688	
year_20002015:z.MPA_2000	-0.362931	0.566164	0.567383	0.640	0.52240	
year_20002016:z.MPA_2000	0.620387	1.150215	1.155104	0.537	0.59121	
z.SEDI_2000	-0.043597	0.120175	0.120725	0.361	0.71801	
z.rich_2000	-0.015422	0.076766	0.077182	0.200	0.84163	
z.SNH_2000	-0.017351	0.084147	0.084730	0.205	0.83775	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.63048	0.14092	0.14218	53.668	<0.001	***
year_20002014	0.83561	0.22025	0.22225	3.760	<0.001	***
year_20002015	2.05130	0.26418	0.26629	7.703	<0.001	***
year_20002016	0.58446	0.57263	0.57550	1.016	0.30984	
z.MPA_2000	-0.13258	0.26249	0.26438	0.501	0.61603	

year_20002014:z.MPA_2000	-0.01423	0.50665	0.51126	0.028	0.97779	
year_20002015:z.MPA_2000	-1.03924	0.46369	0.46794	2.221	0.02636	*
year_20002016:z.MPA_2000	1.77646	1.31706	1.32925	1.336	0.18141	
z.SEDI_2000	-0.20181	0.18688	0.18851	1.071	0.28437	
z.rich_2000	-0.17786	0.19767	0.19953	0.891	0.37272	
z.SNH_2000	-0.11189	0.18731	0.18899	0.592	0.55383	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1245	10	-826.09	1673.88	0.00	0.28
145	9	-827.36	1674.10	0.22	0.25
1	5	-831.95	1674.35	0.47	0.22
12345	11	-825.71	1675.49	1.61	0.13
13	6	-831.44	1675.51	1.62	0.12

Term codes:

year_2000	z.rich_2000	z.SEDI_200	z.SNH_200	year_2000:z.SNH_200
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.10756	0.22993	0.23200	9.084	<0.001	***
year_20002014	0.78983	0.35874	0.36205	2.182	0.0291	*
year_20002015	2.15565	0.46258	0.46600	4.626	<0.001	***
year_20002016	0.54877	0.47946	0.48344	1.135	0.2563	
z.rich_2000	0.20684	0.31953	0.32068	0.645	0.5189	
z.SNH_2000	-0.18476	0.44147	0.44512	0.415	0.6781	
year_20002014:z.SNH_2000	0.48341	0.63152	0.63551	0.761	0.4469	
year_20002015:z.SNH_2000	-1.98006	1.71328	1.71804	1.153	0.2491	
year_20002016:z.SNH_2000	0.04687	0.83391	0.84170	0.056	0.9556	
z.SEDI_2000	0.07121	0.19551	0.19659	0.362	0.7172	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.10756	0.22993	0.23200	9.084	<0.001	***
year_20002014	0.78983	0.35874	0.36205	2.182	0.02914	*
year_20002015	2.15565	0.46258	0.46600	4.626	<0.001	***
year_20002016	0.54877	0.47946	0.48344	1.135	0.25632	
z.rich_2000	0.51135	0.31096	0.31388	1.629	0.10329	
z.SNH_2000	-0.28212	0.51974	0.52447	0.538	0.59063	
year_20002014:z.SNH_2000	0.73814	0.64880	0.65472	1.127	0.25957	

year_20002015:z.SNH_2000	-3.02345	1.15215	1.16292	2.600	0.00933	**
year_20002016:z.SNH_2000	0.07156	1.02960	1.03924	0.069	0.94510	
z.SEDI_2000	0.28561	0.30344	0.30623	0.933	0.35098	

(C)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
2	4	-348.71	705.72	0.00	0.44
23	5	-348.35	707.15	1.42	0.21
12	5	-348.53	707.51	1.79	0.18
24	5	-348.59	707.63	1.91	0.17

Term codes:

z.ED_2000	z.MPA_2000	z.rich_2000	z.SNH_2000
1	2	3	4

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.99545	0.14000	0.14126	7.047	<0.001	***
z.MPA_2000	-1.07038	0.29341	0.29596	3.617	<0.001	***
z.rich_2000	0.05708	0.10910	0.10910	0.523	0.600808	
z.ED_2000	-0.03811	0.16987	0.17105	0.223	0.823706	
z.SNH_2000	-0.02583	0.13994	0.14100	0.183	0.854632	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted SE	SE	
(Intercept)	0.995452	0.139999	0.141260	7.047	<0.001	***
z.MPA_2000	-1.070384	0.293415	0.295957	3.617	<0.001	***
z.rich_2000	0.265555	0.002841	0.002867	92.639	<0.001	***
z.ED_2000	-0.213130	0.352252	0.355438	0.600	0.548755	
z.SNH_2000	-0.153295	0.310931	0.313744	0.489	0.625124	

(D)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	5	-637.90	1286.24	0.00	0.28
145	9	-633.66	1286.71	0.47	0.22
12	6	-637.16	1286.96	0.72	0.20
13	6	-637.24	1287.10	0.86	0.19
14	6	-637.79	1288.21	1.97	0.11

Term codes:

year_2000	z.rich_2000	z.SEDI_200	z.SNH_200	year_2000:z.SNH_200
0	0	0	0	0
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.76482	0.15701	0.15842	17.452	<0.001	***
year_20002014	-0.55880	0.25207	0.25436	2.197	0.0280	*
year_20002015	-1.26695	0.30060	0.30319	4.179	<0.001	***
year_20002016	0.59160	0.32256	0.32517	1.819	0.0689	.
z.SNH_2000	-0.04919	0.18773	0.18922	0.260	0.7949	
year_20002014:z.SNH_2000	0.10858	0.28486	0.28619	0.379	0.7044	
year_20002015:z.SNH_2000	-0.21701	0.56639	0.56901	0.381	0.7029	
year_20002016:z.SNH_2000	-0.28182	0.61926	0.62091	0.454	0.6499	
z.rich_2000	-0.05341	0.14518	0.14578	0.366	0.7141	
z.SEDI_2000	0.04450	0.12920	0.12977	0.343	0.7317	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.7648	0.1570	0.1584	17.452	<0.001	***
year_20002014	-0.5588	0.2521	0.2544	2.197	0.0280	*
year_20002015	-1.2669	0.3006	0.3032	4.179	<0.001	***
year_20002016	0.5916	0.3226	0.3252	1.819	0.0689	.
z.SNH_2000	-0.1485	0.3027	0.3055	0.486	0.6270	
year_20002014:z.SNH_2000	0.4827	0.4244	0.4284	1.127	0.2598	
year_20002015:z.SNH_2000	-0.9648	0.8395	0.8473	1.139	0.2549	
year_20002016:z.SNH_2000	-1.2530	0.6986	0.7052	1.777	0.0756	.
z.rich_2000	-0.2685	0.2195	0.2216	1.212	0.2255	
z.SEDI_2000	0.2403	0.2076	0.2095	1.147	0.2514	

(E)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
145	9	-843.64	1706.66	0.00	0.40
1245	10	-843.01	1707.72	1.06	0.23
1345	10	-843.09	1707.89	1.23	0.22
12345	11	-842.28	1708.63	1.97	0.15

Term codes:

year_2000	z.rich_2000	z.SEDI_200	z.SNH_200	year_2000:z.SNH_200
0	0	0	0	0
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	3.37513	0.15845	0.15991	21.107	<0.001	***
year_20002014	0.22060	0.24952	0.25186	0.876	0.38109	
year_20002015	1.25256	0.30009	0.30287	4.136	<0.001	***
year_20002016	0.45405	0.33363	0.33653	1.349	0.17728	
z.SNH_2000	-0.22067	0.37464	0.37803	0.584	0.55941	
year_20002014:z.SNH_2000	0.62837	0.47245	0.47672	1.318	0.18747	
year_20002015:z.SNH_2000	-2.34133	0.84227	0.85015	2.754	0.00589	**
year_20002016:z.SNH_2000	-0.68695	0.74959	0.75660	0.908	0.36391	
z.rich_2000	0.10350	0.19233	0.19330	0.535	0.59235	
z.SEDI_2000	0.08678	0.17222	0.17313	0.501	0.61621	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted SE	SE	
(Intercept)	3.3751	0.1584	0.1599	21.107	<0.001	***
year_20002014	0.2206	0.2495	0.2519	0.876	0.38109	
year_20002015	1.2526	0.3001	0.3029	4.136	<0.001	***
year_20002016	0.4540	0.3336	0.3365	1.349	0.17728	
z.SNH_2000	-0.2207	0.3746	0.3780	0.584	0.55941	
year_20002014:z.SNH_2000	0.6284	0.4724	0.4767	1.318	0.18747	
year_20002015:z.SNH_2000	-2.3413	0.8423	0.8502	2.754	0.00589	**
year_20002016:z.SNH_2000	-0.6869	0.7496	0.7566	0.908	0.36391	
z.rich_2000	0.2693	0.2271	0.2293	1.175	0.24012	
z.SEDI_2000	0.2373	0.2131	0.2150	1.103	0.26982	

Table S2. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in cotton, at 1500m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	5	-44167.15	88344.76	0.00	0.17
15	6	-44166.21	88345.05	0.30	0.14
137	9	-44163.04	88345.47	0.71	0.12
135	7	-44165.42	88345.70	0.94	0.10
1357	10	-44162.09	88345.88	1.12	0.09
13578	13	-44158.54	88345.97	1.21	0.09
13	6	-44166.76	88346.15	1.40	0.08
14	6	-44166.83	88346.29	1.54	0.08
135678	14	-44157.57	88346.50	1.75	0.07
125	7	-44165.93	88346.71	1.95	0.06

Term codes:

year_1500	z.ED_1500	z.MPA_1500	z.rich_1500	z.SEDI_1500	z.SNH_1500	year_1500:z.MPA_1500	year_1500:z.SEDI_1500
1	2	3	4	5	6	7	8

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.634617	0.136506	0.137750	55.424	<0.001	***
year_15002014	0.833423	0.218352	0.220323	3.783	<0.001	***
year_15002015	2.022399	0.272170	0.274186	7.376	<0.001	***
year_15002016	0.563371	0.510603	0.513598	1.097	0.272680	
z.SEDI_1500	-0.174254	0.215448	0.216294	0.806	0.420452	
z.MPA_1500	-0.071226	0.192308	0.193764	0.368	0.713179	
year_15002014:z.MPA_1500	0.107440	0.325570	0.327673	0.328	0.742997	
year_15002015:z.MPA_1500	-0.389662	0.585829	0.587152	0.664	0.506916	
year_15002016:z.MPA_1500	0.524706	1.032923	1.038196	0.505	0.613277	
year_15002014:z.SEDI_1500	0.227697	0.563010	0.563738	0.404	0.686283	
year_15002015:z.SEDI_1500	0.027234	0.216997	0.218917	0.124	0.900997	
year_15002016:z.SEDI_1500	-0.006546	0.163796	0.165363	0.040	0.968422	
z.rich_1500	0.011709	0.066291	0.066669	0.176	0.860590	
z.SNH_1500	-0.016441	0.075084	0.075341	0.218	0.827261	
z.ED_1500	0.010170	0.067063	0.067466	0.151	0.880176	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted SE	SE	
(Intercept)	7.6346	0.1365	0.1378	55.424	<0.001	***
year_15002014	0.8334	0.2183	0.2203	3.783	0.000155	***
year_15002015	2.0224	0.2722	0.2742	7.376	<0.001	***
year_15002016	0.5634	0.5106	0.5136	1.097	0.272680	
z.SEDI_1500	-0.3107	0.2009	0.2025	1.534	0.124943	
z.MPA_1500	-0.1286	0.2437	0.2458	0.523	0.600845	
year_15002014:z.MPA_1500	0.2914	0.4836	0.4874	0.598	0.549962	
year_15002015:z.MPA_1500	-1.0569	0.4751	0.4795	2.204	0.027509	*
year_15002016:z.MPA_1500	1.4231	1.2709	1.2825	1.110	0.267146	
year_15002014:z.SEDI_1500	1.4330	0.5174	0.5223	2.744	0.006078	**
year_15002015:z.SEDI_1500	0.1714	0.5212	0.5262	0.326	0.744641	
year_15002016:z.SEDI_1500	-0.0412	0.4092	0.4131	0.100	0.920560	
z.rich_1500	0.1529	0.1892	0.1909	0.801	0.423267	
z.SNH_1500	-0.2387	0.1697	0.1714	1.393	0.163696	
z.ED_1500	0.1635	0.2173	0.2193	0.745	0.456038	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	5	-831.95	1674.35	0.00	0.31
145	9	-827.65	1674.69	0.34	0.27

1345	10	-826.98	1675.67	1.32	0.16
13	6	-831.72	1676.07	1.72	0.13
12	6	-831.78	1676.20	1.85	0.12

Term codes:

year_1500	z.MPA_1500	z.rich_1500	z.SNH_1500	year_1500:z.SNH_1500
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.08211	0.23738	0.23953	8.693	<0.001	***
year_15002014	0.78032	0.37317	0.37657	2.072	0.0382	*
year_15002015	1.96482	0.42755	0.43122	4.556	<0.001	***
year_15002016	0.66624	0.46643	0.47056	1.416	0.1568	
z.SNH_1500	-0.11062	0.35106	0.35386	0.313	0.7546	
year_15002014:z.SNH_1500	0.30205	0.54448	0.54744	0.552	0.5811	
year_15002015:z.SNH_1500	-0.95761	1.28395	1.28704	0.744	0.4569	
year_15002016:z.SNH_1500	0.02075	0.71741	0.72409	0.029	0.9771	
z.rich_1500	0.08844	0.22279	0.22403	0.395	0.6930	
z.MPA_1500	0.02506	0.13864	0.13962	0.179	0.8576	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted SE	SE	
(Intercept)	2.08211	0.23738	0.23953	8.693	<0.001	***
year_15002014	0.78032	0.37317	0.37657	2.072	0.0382	*
year_15002015	1.96482	0.42755	0.43122	4.556	<0.001	***
year_15002016	0.66624	0.46643	0.47056	1.416	0.1568	
z.SNH_1500	-	0.25851	0.49978	0.50437	0.513	0.6083
year_15002014:z.SNH_1500	0.70588	0.63855	0.64444	1.095	0.2734	
year_15002015:z.SNH_1500	-	2.23787	0.99371	1.00299	2.231	0.0257
year_15002016:z.SNH_1500	0.04848	1.09609	1.10631	0.044	0.9650	
z.rich_1500	0.29888	0.32381	0.32668	0.915	0.3602	
z.MPA_1500	0.20075	0.34457	0.34771	0.577	0.5637	

(C)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
2	4	-348.37	705.04	0.00	0.7
12	5	-348.14	706.74	1.69	0.3

Term codes:

z.ED_1500	z.MPA_1500
1	2

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.997240	0.003126	0.003149	316.691	<0.001	***
z.MPA_1500	-1.118973	0.053997	0.053998	20.722	<0.001	***
z.ED_1500	-0.070205	0.107185	0.107185	0.655	0.512	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.997240	0.003126	0.003149	316.69	<0.001	***
z.MPA_1500	-1.118973	0.053997	0.053998	20.72	<0.001	***
z.ED_1500	-0.233814	0.002836	0.002862	81.70	<0.001	***

(D)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight	
	12	7	-504.89	1024.62	0.00	0.57
	1	6	-506.28	1025.20	0.57	0.43

Term codes:

year_1500	z.rich_1500
1	2

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.7847	0.1601	0.1615	17.242	<0.001	***
year_15002014	-0.5464	0.2501	0.2524	2.165	0.0304	*
year_15002015	-1.2577	0.2889	0.2915	4.314	<0.001	***
year_15002016	0.6999	0.3093	0.3120	2.244	0.0249	*
z.rich_1500	-0.2020	0.2354	0.2364	0.854	0.3929	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.7847	0.1601	0.1615	17.242	<0.001	***
year_15002014	-0.5464	0.2501	0.2524	2.165	0.0304	*
year_15002015	-1.2577	0.2889	0.2915	4.314	<0.001	***
year_15002016	0.6999	0.3093	0.3120	2.244	0.0249	*
z.rich_1500	-0.3537	0.2083	0.2103	1.682	0.0925	.

(E)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight	
	134	9	-844.74	1708.85	0.00	0.57

1234	10	-844.54	1710.78	1.92	0.22
1	5	-850.20	1710.85	2.00	0.21

Term codes:

year_1500	z.SEDI_1500	z.SNH_1500	year_1500:z.SNH_1500
1	2	3	4

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	3.35500	0.16527	0.16680	20.114	<0.001	***
year_15002014	0.21452	0.26451	0.26696	0.804	0.421647	
year_15002015	1.02517	0.30307	0.30570	3.354	<0.001	***
year_15002016	0.59032	0.32053	0.32347	1.825	0.068011	.
z.SNH_1500	-0.15268	0.33415	0.33707	0.453	0.650573	
year_15002014:z.SNH_1500	0.45329	0.47889	0.48228	0.940	0.347267	
year_15002015:z.SNH_1500	-1.31977	0.94472	0.94896	1.391	0.164301	
year_15002016:z.SNH_1500	-0.59373	0.77907	0.78522	0.756	0.449570	
z.SEDI_1500	0.03046	0.11818	0.11903	0.256	0.798040	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	3.3550	0.1653	0.1668	20.114	<0.001	***
year_15002014	0.2145	0.2645	0.2670	0.804	0.421647	
year_15002015	1.0252	0.3031	0.3057	3.354	<0.001	***
year_15002016	0.5903	0.3205	0.3235	1.825	0.068011	.
z.SNH_1500	-0.1934	0.3654	0.3688	0.524	0.600097	
year_15002014:z.SNH_1500	0.5740	0.4702	0.4746	1.210	0.226460	
year_15002015:z.SNH_1500	-1.6713	0.7367	0.7436	2.248	0.024596	*
year_15002016:z.SNH_1500	-0.7519	0.8060	0.8136	0.924	0.355400	
z.SEDI_1500	0.1395	0.2208	0.2229	0.626	0.531486	

Table S3. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in cotton, at 1000m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	5	-44167.15	88344.76	0.00	0.38
13	6	-44166.74	88346.11	1.35	0.19
12	6	-44166.99	88346.60	1.85	0.15
145	9	-44163.66	88346.71	1.95	0.14
14	6	-44167.06	88346.76	2.00	0.14

Term codes:

year_1000	z.MPA_1000	z.SEDI_1000	z.SNH_1000	year_1000:z.SNH_1000
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.62236	0.13797	0.13922	54.750	<0.001	***
year_10002014	0.84146	0.22108	0.22309	3.772	<0.001	***
year_10002015	2.12989	0.24540	0.24761	8.602	<0.001	***
year_10002016	0.35006	0.27116	0.27359	1.280	0.200712	
z.SEDI_1000	-0.03214	0.10385	0.10441	0.308	0.758241	
z.MPA_1000	-0.01654	0.08320	0.08379	0.197	0.843491	
z.SNH_1000	0.02393	0.13508	0.13623	0.176	0.860587	
year_10002014:z.SNH_1000	-0.01942	0.15193	0.15321	0.127	0.899134	
year_10002015:z.SNH_1000	0.14569	0.41515	0.41615	0.350	0.726275	
year_10002016:z.SNH_1000	-0.11931	0.37475	0.37611	0.317	0.751085	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.62236	0.13797	0.13922	54.750	<0.001	***
year_10002014	0.84146	0.22108	0.22309	3.772	0.000162	***
year_10002015	2.12989	0.24540	0.24761	8.602	<0.001	***
year_10002016	0.35006	0.27116	0.27359	1.280	0.200712	
z.SEDI_1000	-0.16762	0.18313	0.18480	0.907	0.364390	
z.MPA_1000	-0.11035	0.18928	0.19100	0.578	0.563453	
z.SNH_1000	0.08509	0.24432	0.24658	0.345	0.730023	
year_10002014:z.SNH_1000	-0.13647	0.38241	0.38598	0.354	0.723654	
year_10002015:z.SNH_1000	1.02385	0.55868	0.56389	1.816	0.069418	.
year_10002016:z.SNH_1000	-0.83844	0.61967	0.62545	1.341	0.180067	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
156	9	-825.47	1670.33	0.00	0.35
1356	10	-824.35	1670.40	0.07	0.34
1456	10	-825.07	1671.85	1.53	0.17
1256	10	-825.25	1672.20	1.88	0.14

Term

codes: codes:

year_1000	z.ED_1000	z.rich_1000	z.SEDI_1000	z.SNH_1000	year_1000:z.SNH_1000
1	2	3	4	5	6

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.	Error	Adjusted SE		
(Intercept)	2.10135	0.21408	0.21603	9.727	<0.001	***
year_10002014	0.74145	0.33419	0.33731	2.198	0.0279	*

year_10002015	2.01639	0.37440	0.37780	5.337	<0.001	***
year_10002016	0.63668	0.42624	0.42992	1.481	0.1386	
z.SNH_1000	-0.15884	0.47971	0.48412	0.328	0.7428	
year_10002014:z.SNH_1000	0.72226	0.61011	0.61579	1.173	0.2408	
year_10002015:z.SNH_1000	-2.54609	0.88354	0.89178	2.855	0.0043	**
year_10002016:z.SNH_1000	-0.28962	0.98870	0.99785	0.290	0.7716	
z.rich_1000	0.15265	0.27250	0.27352	0.558	0.5768	
z.SEDI_1000	-0.04181	0.14845	0.14929	0.280	0.7794	
z.ED_1000	-0.02802	0.13278	0.13369	0.210	0.8340	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	2.1014	0.2141	0.2160	9.727	<0.001	***
year_10002014	0.7414	0.3342	0.3373	2.198	0.0279	*
year_10002015	2.0164	0.3744	0.3778	5.337	<0.001	***
year_10002016	0.6367	0.4262	0.4299	1.481	0.1386	
z.SNH_1000	-0.1588	0.4797	0.4841	0.328	0.7428	
year_10002014:z.SNH_1000	0.7223	0.6101	0.6158	1.173	0.2408	
year_10002015:z.SNH_1000	-2.5461	0.8835	0.8918	2.855	0.0043	**
year_10002016:z.SNH_1000	-0.2896	0.9887	0.9979	0.290	0.7716	
z.rich_1000	0.4462	0.2934	0.2962	1.507	0.1319	
z.SEDI_1000	-0.2534	0.2827	0.2854	0.888	0.3746	
z.ED_1000	-0.2023	0.3033	0.3062	0.661	0.5089	

(C)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
2	4	-349.59	707.49	0.00	0.28
12	7	-346.75	708.34	0.85	0.18
23	5	-349.02	708.49	1.00	0.17
24	5	-349.16	708.77	1.28	0.15
234	6	-348.26	709.14	1.66	0.12
124	8	-346.16	709.42	1.93	0.11

Term codes:

year_1000	z.MPA_1000	z.rich_1000	z.SNH_1000
1	2	3	4

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.8931	0.2055	0.2062	4.332	1.48e-05	***
z.MPA_1000	-0.8885	0.2033	0.2047	4.341	1.42e-05	***

year_10002014	0.1038	0.2274	0.2284	0.454	0.650	
year_10002015	0.2166	0.3818	0.3825	0.566	0.571	
year_10002016	0.2725	0.4691	0.4698	0.580	0.562	
z.rich_1000	0.1072	0.1697	0.1697	0.632	0.528	
z.SNH_1000	-0.1250	0.2035	0.2042	0.612	0.540	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	0.89314	0.20554	0.20616	4.332	<0.001	***
z.MPA_1000	-0.88855	0.20332	0.20470	4.341	<0.001	***
year_10002014	0.36175	0.29482	0.29750	1.216	0.22399	
year_10002015	0.75503	0.31857	0.32148	2.349	0.01884	*
year_10002016	0.94992	0.35179	0.35502	2.676	0.00746	**
z.rich_1000	0.37068	0.04422	0.04422	8.382	<0.001	***
z.SNH_1000	-0.33500	0.20160	0.20335	1.647	0.09948	.

(D)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1	6	-506.28	1025.20	0.00	0.36
145	10	-502.03	1025.77	0.57	0.27
13	7	-505.72	1026.28	1.08	0.21
12	7	-506.07	1026.99	1.79	0.15

Term codes:

year_1000	z.ED_1000	z.rich_1000	z.SNH_1000	year_1000:z.SNH_1000
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.81298	0.15584	0.15725	17.888	<0.001	***
year_10002014	-0.57700	0.24705	0.24930	2.314	0.0206	*
year_10002015	-1.29294	0.28138	0.28394	4.554	<0.001	***
year_10002016	0.59029	0.30143	0.30405	1.941	0.0522	.
z.SNH_1000	-0.05750	0.19794	0.19939	0.288	0.7731	
year_10002014:z.SNH_1000	0.16757	0.35174	0.35306	0.475	0.6351	
year_10002015:z.SNH_1000	-0.02799	0.35144	0.35468	0.079	0.9371	
year_10002016:z.SNH_1000	-0.34695	0.66364	0.66537	0.521	0.6021	
z.rich_1000	-0.04890	0.13656	0.13722	0.356	0.7216	
z.ED_1000	0.02047	0.09467	0.09531	0.215	0.8300	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	2.8130	0.1558	0.1573	17.888	<0.001	***
year_10002014	-0.5770	0.2470	0.2493	2.314	0.0206	*
year_10002015	-1.2929	0.2814	0.2839	4.554	5.3e-06	***
year_10002016	0.5903	0.3014	0.3040	1.941	0.0522	.
z.SNH_1000	-0.2097	0.3331	0.3363	0.624	0.5329	
year_10002014:z.SNH_1000	0.6111	0.4245	0.4284	1.426	0.1538	
year_10002015:z.SNH_1000	-0.1021	0.6655	0.6717	0.152	0.8792	
year_10002016:z.SNH_1000	-1.2653	0.6665	0.6728	1.881	0.0600	.
z.rich_1000	-0.2306	0.2146	0.2165	1.065	0.2868	
z.ED_1000	0.1373	0.2100	0.2119	0.648	0.5169	

(E)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
156	9	-841.65	1702.68	0.00	0.42
1356	10	-841.00	1703.70	1.02	0.25
1456	10	-841.38	1704.47	1.79	0.17
1256	10	-841.47	1704.64	1.97	0.16

Term codes:

year_1000	z.MPA_100	z.rich_100	z.SEDI_100	z.SNH_100	year_1000:z.SNH_100
0	0	0	0	0	00
1	2	3	4	5	6

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	3.36496	0.15296	0.15437	21.798	<0.001	***
year_10002014	0.19388	0.24155	0.24380	0.795	0.426477	
year_10002015	1.01548	0.26996	0.27245	3.727	<0.001	***
year_10002016	0.57810	0.30191	0.30464	1.898	0.057741	.
z.SNH_1000	-0.22435	0.34622	0.34942	0.642	0.520836	
year_10002014:z.SNH_1000	0.68478	0.44374	0.44787	1.529	0.126271	
year_10002015:z.SNH_1000	-1.92236	0.65074	0.65679	2.927	0.003424	**
year_10002016:z.SNH_1000	-0.82830	0.71725	0.72392	1.144	0.252548	
z.rich_1000	0.06221	0.15196	0.15268	0.407	0.683657	
z.SEDI_1000	-0.02552	0.10170	0.10236	0.249	0.803127	
z.MPA_1000	-0.02012	0.09692	0.09762	0.206	0.836677	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	3.3650	0.1530	0.1544	21.798	<0.001	***

year_10002014	0.1939	0.2415	0.2438	0.795	0.426477	
year_10002015	1.0155	0.2700	0.2725	3.727	0.000194	***
year_10002016	0.5781	0.3019	0.3046	1.898	0.057741	.
z.SNH_1000	-0.2243	0.3462	0.3494	0.642	0.520836	
year_10002014:z.SNH_1000	0.6848	0.4437	0.4479	1.529	0.126271	
year_10002015:z.SNH_1000	-1.9224	0.6507	0.6568	2.927	0.003424	**
year_10002016:z.SNH_1000	-0.8283	0.7172	0.7239	1.144	0.252548	
z.rich_1000	0.2466	0.2146	0.2166	1.139	0.254875	
z.SEDI_1000	-0.1492	0.2050	0.2069	0.721	0.470899	
z.MPA_1000	-0.1281	0.2144	0.2164	0.592	0.553827	

Table S4. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in cotton, at 500m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight	
	14	6	-44164.30	88341.23	0.00	0.56
	134	7	-44164.10	88343.06	1.83	0.22
	124	7	-44164.13	88343.10	1.87	0.22

Term codes:

year_500	z.ED_50	z.rich_500	z.SNH_50
	0		0
1	2	3	4

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.64724	0.13273	0.13393	57.098	<0.001	***
year_5002014	0.72119	0.21740	0.21938	3.287	0.00101	**
year_5002015	2.15699	0.23201	0.23412	9.213	<0.001	***
year_5002016	0.38090	0.26028	0.26262	1.450	0.14695	
z.SNH_500	0.43989	0.17739	0.17900	2.457	0.01399	*
z.rich_500	-0.02507	0.09736	0.09805	0.256	0.79817	
z.ED_500	0.02414	0.09897	0.09969	0.242	0.80868	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.6472	0.1327	0.1339	57.098	<0.001	***
year_5002014	0.7212	0.2174	0.2194	3.287	0.00101	**
year_5002015	2.1570	0.2320	0.2341	9.213	<0.001	***
year_5002016	0.3809	0.2603	0.2626	1.450	0.14695	
z.SNH_500	0.4399	0.1774	0.1790	2.457	0.01399	*

z.rich_500	-0.1123	0.1807	0.1824	0.616	0.53804	
z.ED_500	0.1103	0.1878	0.1895	0.582	0.56042	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight	
	135	10	-560.32	1142.35	0.00	0.53
	1235	11	-559.91	1143.88	1.53	0.24
	12345	14	-556.33	1144.01	1.66	0.23

Term codes:

year_500	z.SEDI_500	z.SNH_500	year_500:z.SEDI_500	year_500:z.SNH_500
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.13005	0.19444	0.19628	10.852	<0.001	***
year_5002014	0.55960	0.32993	0.33288	1.681	0.0927	.
year_5002015	1.55893	0.35176	0.35502	4.391	<0.001	***
year_5002016	0.61748	0.41834	0.42215	1.463	0.1435	
z.SNH_500	0.01599	0.45482	0.45889	0.035	0.9722	
year_5002014:z.SNH_500	1.07237	0.56214	0.56728	1.890	0.0587	.
year_5002015:z.SNH_500	-3.72533	1.53516	1.54648	2.409	0.0160	*
year_5002016:z.SNH_500	-0.83338	1.46908	1.48296	0.562	0.5741	
z.SEDI_500	-0.15677	0.28997	0.29178	0.537	0.5911	
year_5002014:z.SEDI_500	0.28052	0.59913	0.60066	0.467	0.6405	
year_5002015:z.SEDI_500	-0.17745	0.52248	0.52559	0.338	0.7357	
year_5002016:z.SEDI_500	-0.17708	0.50930	0.51224	0.346	0.7296	

(conditional avergae)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.13005	0.19444	0.19628	10.852	<0.001	***
year_5002014	0.55960	0.32993	0.33288	1.681	0.0927	.
year_5002015	1.55893	0.35176	0.35502	4.391	1.13e-05	***
year_5002016	0.61748	0.41834	0.42215	1.463	0.1435	
z.SNH_500	0.01599	0.45482	0.45889	0.035	0.9722	
year_5002014:z.SNH_500	1.07237	0.56214	0.56728	1.890	0.0587	.
year_5002015:z.SNH_500	-3.72533	1.53516	1.54648	2.409	0.0160	*
year_5002016:z.SNH_500	-0.83338	1.46908	1.48296	0.562	0.5741	
z.SEDI_500	-0.33064	0.34619	0.34939	0.946	0.3440	
year_5002014:z.SEDI_500	1.22318	0.64199	0.64821	1.887	0.0592	.

year_5002015:z.SEDI_500	-0.77375	0.85378	0.86206	0.898	0.3694	
year_5002016:z.SEDI_500	-0.77216	0.81950	0.82745	0.933	0.3507	

(C)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight	
	12	7	-346.60	708.04	0.00	0.38
	2	4	-350.13	708.56	0.52	0.29
	123	8	-346.16	709.41	1.37	0.19
	124	8	-346.45	710.01	1.96	0.14

Term codes:

year_500	z.ED_50	z.MPA_50	z.SEDI_50
0	0	0	0
1	2	3	4

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	0.70730	0.22420	0.22483	3.146	0.001655	**
year_5002014	0.30109	0.23935	0.24011	1.254	0.209858	
year_5002015	0.57907	0.39866	0.39915	1.451	0.146854	
year_5002016	0.74062	0.50090	0.50138	1.477	0.139631	
z.ED_500	0.80091	0.21733	0.21899	3.657	<0.001	***
z.MPA_500	0.05739	0.11833	0.11833	0.485	0.627707	
z.SEDI_500	-0.02314	0.12703	0.12797	0.181	0.856507	

(conditional average)

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.707301	0.224204	0.224828	3.146	0.001655	**
year_5002014	0.424653	0.168300	0.169831	2.500	0.012403	*
year_5002015	0.816710	0.173398	0.174999	4.667	<0.001	***
year_5002016	1.044562	0.190757	0.192509	5.426	<0.001	***
z.ED_500	0.800908	0.217331	0.218990	3.657	<0.001	***
z.MPA_500	0.301371	0.002757	0.002782	108.326	<0.001	***
z.SEDI_500	-0.163722	0.301924	0.304717	0.537	0.591067	

(D)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1345	11	-497.61	1019.28	0.00	0.51
145	10	-499.35	1020.41	1.13	0.29
12345	12	-497.38	1021.21	1.92	0.20

Term codes:

year_500	z.MPA_500	z.SEDI_500	z.SNH_500	year_500:z.SNH_500	
1	2	3	4	5	

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.83291	0.13712	0.13841	20.468	<0.001	***
year_5002014	-0.75737	0.22640	0.22846	3.315	<0.001	***
year_5002015	-1.32918	0.25282	0.25520	5.208	<0.001	***
year_5002016	0.23785	0.28038	0.28301	0.840	0.400677	
z.SEDI_500	-0.26812	0.24065	0.24177	1.109	0.267420	
z.SNH_500	-0.66283	0.34055	0.34341	1.930	0.053587	.
year_5002014:z.SNH_500	1.16006	0.41675	0.42036	2.760	0.005786	**
year_5002015:z.SNH_500	0.14017	1.07726	1.08659	0.129	0.897362	
year_5002016:z.SNH_500	-2.25689	1.00850	1.01796	2.217	0.026618	*
z.MPA_500	-0.02431	0.09360	0.09425	0.258	0.796465	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.8329	0.1371	0.1384	20.468	<	***
year_5002014	-0.7574	0.2264	0.2285	3.315	0.000916	***
year_5002015	-1.3292	0.2528	0.2552	5.208	2,00E-07	***
year_5002016	0.2378	0.2804	0.2830	0.840	0.400677	
z.SEDI_500	-0.3787	0.1998	0.2017	1.877	0.060507	.
z.SNH_500	-0.6628	0.3406	0.3434	1.930	0.053587	.
year_5002014:z.SNH_500	1.1601	0.4168	0.4204	2.760	0.005786	**
year_5002015:z.SNH_500	0.1402	1.0773	1.0866	0.129	0.897362	
year_5002016:z.SNH_500	-2.2569	1.0085	1.0180	2.217	0.026618	*
z.MPA_500	-0.1242	0.1799	0.1816	0.684	0.494018	

(E)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1345	10	-835.10	1691.91	0.00	0.43
145	9	-836.30	1691.98	0.07	0.41
1245	10	-836.07	1693.85	1.94	0.16

Term codes:

year_500	z.rich_500	z.SEDI_500	z.SNH_500	year_500:z.SNH_500
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	3.353403	0.134471	0.135725	24.707	<0.001	***
year_5002014	-0.000553	0.224122	0.226185	0.002	0.99805	
year_5002015	0.620556	0.243206	0.245465	2.528	0.01147	*
year_5002016	0.416638	0.294610	0.297273	1.402	0.16105	
z.SEDI_500	-0.131734	0.199740	0.200521	0.657	0.51121	
z.SNH_500	-0.382752	0.318662	0.321405	1.191	0.23370	
year_5002014:z.SNH_500	1.261939	0.396039	0.399543	3.158	0.00159	**
year_5002015:z.SNH_500	-2.986946	0.947846	0.955932	3.125	0.00178	**
year_5002016:z.SNH_500	-1.630038	1.036655	1.046242	1.558	0.11923	
z.rich_500	0.023009	0.099321	0.099996	0.230	0.81801	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	3.353403	0.134471	0.135725	24.707	<0.001	***
year_5002014	-0.000553	0.224122	0.226185	0.002	0.99805	
year_5002015	0.620556	0.243206	0.245465	2.528	0.01147	*
year_5002016	0.416638	0.294610	0.297273	1.402	0.16105	
z.SEDI_500	-0.308862	0.197057	0.198909	1.553	0.12048	
z.SNH_500	-0.382752	0.318662	0.321405	1.191	0.23370	
year_5002014:z.SNH_500	1.261939	0.396039	0.399543	3.158	0.00159	**
year_5002015:z.SNH_500	-2.986946	0.947846	0.955932	3.125	0.00178	**
year_5002016:z.SNH_500	-1.630038	1.036655	1.046242	1.558	0.11923	
z.rich_500	0.142031	0.209733	0.211703	0.671	0.50229	

Table S5. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in wheat, at 2000m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
12357	7	-4444.97	8905.97	0.00	0.53
123567	8	-4444.30	8907.26	1.29	0.28
123457	8	-4444.65	8907.97	2.00	0.19

Term codes:

c.year_2000	z.ED_2000	z.rich_2000	z.SEDI_2000	z.SNH_2000	c.year_2000:z.ED_2000	c.year_2000:z.SNH_2000
1	2	3	4	5	6	7

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.63157	0.08877	0.09056	84.268	<0.001	***
c.year_2000	-1.30723	0.23696	0.24191	5.404	<0.001	***
z.ED_2000	-0.39518	0.20904	0.21323	1.853	0.063847	.
z.rich_2000	-0.47886	0.19882	0.20323	2.356	0.018459	*
z.SNH_2000	0.23038	0.19772	0.20189	1.141	0.253840	
c.year_2000:z.SNH_2000	1.38089	0.37369	0.38148	3.620	<0.001	***
c.year_2000:z.ED_2000	0.18977	0.43269	0.43758	0.434	0.664521	
z.SEDI_2000	0.03697	0.12882	0.13074	0.283	0.777317	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	7.63157	0.08877	0.09056	84.268	<0.001	***
c.year_2000	-1.30723	0.23696	0.24191	5.404	<0.001	***
z.ED_2000	-0.39518	0.20904	0.21323	1.853	0.063847	.
z.rich_2000	-0.47886	0.19882	0.20323	2.356	0.018459	*
z.SNH_2000	0.23038	0.19772	0.20189	1.141	0.253840	
c.year_2000:z.SNH_2000	1.38089	0.37369	0.38148	3.620	<0.001	***
c.year_2000:z.ED_2000	0.68377	0.58035	0.59341	1.152	0.249204	
z.SEDI_2000	0.19009	0.23708	0.24242	0.784	0.432960	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
14	4	-121.13	250.94	0.00	0.18
5	3	-122.52	251.45	0.51	0.14
15	4	-121.40	251.49	0.55	0.14
124	5	-120.38	251.80	0.86	0.12
1246	6	-119.37	252.25	1.31	0.10
126	5	-120.65	252.36	1.42	0.09
145	5	-120.70	252.45	1.51	0.09
134	5	-120.84	252.73	1.79	0.08
157	5	-120.94	252.92	1.98	0.07

Term codes:

c.year_2000	z.ED_2000	z.rich_2000	z.SEDI_2000	z.SNH_2000	c.year_2000:z.ED_2000	c.year_2000:z.SNH_2000
1	2	3	4	5	6	7

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.05125	0.27825	0.28369	0.181	0.857
c.year_2000	-1.10353	0.79433	0.80259	1.375	0.169

z.SEDI_2000	-0.53521	0.62536	0.63061	0.849	0.396
z.SNH_2000	0.41832	0.60517	0.60949	0.686	0.492
z.ED_2000	-0.29123	0.55262	0.55593	0.524	0.600
c.year_2000:z.ED_2000	-0.44512	1.13513	1.14267	0.390	0.697
z.rich_2000	0.03110	0.18509	0.18767	0.166	0.868
c.year_2000:z.SNH_2000	0.07022	0.38081	0.38517	0.182	0.855

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.05125	0.27825	0.28369	0.181	0.8566	
c.year_2000	-1.28689	0.70699	0.71778	1.793	0.0730	.
z.SEDI_2000	-0.95638	0.54408	0.55480	1.724	0.0847	.
z.SNH_2000	0.95889	0.56669	0.57722	1.661	0.0967	.
z.ED_2000	-0.95464	0.60640	0.61623	1.549	0.1213	
c.year_2000:z.ED_2000	-2.39605	1.50382	1.53428	1.562	0.1184	
z.rich_2000	0.41446	0.54559	0.55721	0.744	0.4570	
c.year_2000:z.SNH_2000	1.03055	1.06705	1.08978	0.946	0.3443	

Table S6. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in wheat, at 1500m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
1357	6	-4446.68	8906.86	0.00	0.16
12357	7	-4445.51	8907.07	0.20	0.15
13457	7	-4445.63	8907.29	0.42	0.13
157	5	-4448.22	8907.50	0.64	0.12
15	4	-4449.52	8907.73	0.87	0.11
1457	6	-4447.16	8907.82	0.96	0.10
123457	8	-4444.60	8907.87	1.01	0.10
1257	6	-4447.60	8908.70	1.84	0.07
1456	6	-4447.67	8908.83	1.97	0.06

Term codes:

c.year_1500	z.ED_1500	z.rich_1500	z.SEDI_1500	z.SNH_1500	c.year_1500:z.SEDI_1500	c.year_1500:z.SNH_1500
1	2	3	4	5	6	7

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.59904	0.09125	0.09314	81.589	<0.001	***
c.year_1500	-1.30944	0.23760	0.24165	5.419	<0.001	***

z.rich_1500	-0.21818	0.25055	0.25255	0.864	0.38765	
z.SNH_1500	0.59876	0.21779	0.22183	2.699	0.00695	**
c.year_1500:z.SNH_1500	0.72716	0.49094	0.49617	1.466	0.14277	
z.ED_1500	-0.08456	0.16392	0.16542	0.511	0.60922	
z.SEDI_1500	0.11382	0.19236	0.19429	0.586	0.55799	
c.year_1500:z.SEDI_1500	-0.04192	0.18982	0.19087	0.220	0.82619	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	7.59904	0.09125	0.09314	81.589	<0.001	***
c.year_1500	-1.30944	0.23760	0.24165	5.419	<0.001	***
z.rich_1500	-0.40018	0.20569	0.21014	1.904	0.05687	.
z.SNH_1500	0.59876	0.21779	0.22183	2.699	0.00695	**
c.year_1500:z.SNH_1500	0.87398	0.40171	0.40936	2.135	0.03276	*
z.ED_1500	-0.26979	0.18910	0.19321	1.396	0.16261	
z.SEDI_1500	0.28796	0.20850	0.21298	1.352	0.17636	
c.year_1500:z.SEDI_1500	-0.68350	0.38606	0.39443	1.733	0.08312	.

(B)

Component models

	df	logLik	AICc	delta	weight
4	4	-109.60	227.89	0.00	0.12
125	6	-107.25	228.00	0.11	0.11
14	5	-108.54	228.13	0.24	0.11
1	4	-109.85	228.38	0.49	0.09
13	5	-108.71	228.46	0.57	0.09
134	6	-107.50	228.49	0.60	0.09
(Null)	3	-111.12	228.64	0.75	0.08
136	6	-107.63	228.76	0.87	0.08
147	6	-107.70	228.91	1.01	0.07
1235	7	-106.69	229.42	1.53	0.06
12	5	-109.30	229.65	1.76	0.05
1245	7	-106.92	229.88	1.99	0.04

Term codes:

c.year_1500	z.ED_1500	z.rich_1500	z.SNH_1500	c.year_1500:z.ED_1500	c.year_1500:z.rich_1500	c.year_1500:z.SNH_1500
1	2	3	4	5	6	7

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.03908	0.28909	0.29446	0.133	0.894
z.SNH_1500	0.35461	0.54130	0.54606	0.649	0.516

c.year_1500	-1.07080	0.89097	0.89942	1.191	0.234
z.ED_1500	-0.28068	0.57178	0.57526	0.488	0.626
c.year_1500:z.ED_1500	-0.63384	1.41878	1.42715	0.444	0.657
z.rich_1500	0.25942	0.50592	0.51024	0.508	0.611
c.year_1500:z.rich_1500	0.15687	0.67874	0.68421	0.229	0.819
c.year_1500:z.SNH_1500	0.09954	0.45470	0.45856	0.217	0.828

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.03908	0.28909	0.29446	0.133	0.8944	
z.SNH_1500	0.81747	0.54505	0.55589	1.471	0.1414	
c.year_1500	-1.34404	0.79318	0.80507	1.669	0.0950	.
z.ED_1500	-1.05918	0.63965	0.65131	1.626	0.1039	
c.year_1500:z.ED_1500	-2.94863	1.59336	1.62774	1.811	0.0701	.
z.rich_1500	0.82597	0.58906	0.60081	1.375	0.1692	
c.year_1500:z.rich_1500	2.00868	1.47618	1.50819	1.332	0.1829	
c.year_1500:z.SNH_1500	1.37084	1.05108	1.07387	1.277	0.2018	

Table S7. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in wheat, at 1000m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
157	5	-4447.24	8905.54	0.00	0.20
15	4	-4448.45	8905.58	0.04	0.20
1356	6	-4446.59	8906.69	1.15	0.11
1257	6	-4446.67	8906.85	1.31	0.10
12457	7	-4445.41	8906.85	1.32	0.10
125	5	-4447.96	8906.97	1.43	0.10
1357	6	-4446.75	8907.00	1.46	0.10
1457	6	-4446.88	8907.26	1.72	0.09

Term codes:

c.year_1000	z.ED_1000	z.rich_1000	z.SEDI_1000	z.SNH_1000	c.year_1000:z.rich_1000	c.year_1000:z.SNH_1000
1	2	3	4	5	6	7

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.58478	0.09722	0.09905	76.575	<0.001	***
c.year_1000	-1.36750	0.21553	0.21970	6.224	<0.001	***
z.SNH_1000	0.70045	0.20413	0.20813	3.365	<0.001	***

c.year_1000:z.SNH_1000	0.42002	0.46873	0.47296	0.888	0.374509	
z.rich_1000	-0.03606	0.12365	0.12537	0.288	0.773657	
c.year_1000:z.rich_1000	0.08992	0.28465	0.28601	0.314	0.753232	
z.ED_1000	-0.07586	0.16050	0.16203	0.468	0.639647	
z.SEDI_1000	0.05307	0.14986	0.15116	0.351	0.725538	

(conditional average)

	Estimate	Std.	Error	Adjusted	SE	
(Intercept)	7.58478	0.09722	0.09905	76.575	<0.001	***
c.year_1000	-1.36750	0.21553	0.21970	6.224	<0.001	***
z.SNH_1000	0.70045	0.20413	0.20813	3.365	<0.001	***
c.year_1000:z.SNH_1000	0.70979	0.40695	0.41514	1.710	0.087306	.
z.rich_1000	-0.17165	0.22251	0.22705	0.756	0.449652	
c.year_1000:z.rich_1000	0.79477	0.39498	0.40355	1.969	0.048899	*
z.ED_1000	-0.24730	0.20392	0.20781	1.190	0.234049	
z.SEDI_1000	0.28053	0.23432	0.23870	1.175	0.239881	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
136	6	-105.20	223.90	0.00	0.41
13568	8	-102.97	224.60	0.70	0.29
1236	7	-104.91	225.85	1.96	0.15
13467	8	-103.60	225.86	1.96	0.15

Term codes:

c.year_1000	z.ED_1000	z.rich_1000	z.SEDI_1000	z.SNH_1000	c.year_1000:z.rich_1000	c.year_1000:z.SEDI_1000	c.year_1000:z.SNH_1000
1	2	3	4	5	6	7	8

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.63003	0.64470	0.65305	0.965	0.3347	
c.year_1000	-3.25683	1.84735	1.86995	1.742	0.0816	.
z.rich_1000	1.65714	1.08106	1.09425	1.514	0.1299	
c.year_1000:z.rich_1000	4.34345	3.04649	3.08023	1.410	0.1585	
z.SNH_1000	-0.35339	0.72133	0.72790	0.485	0.6273	
c.year_1000:z.SNH_1000	-1.34879	2.48741	2.50253	0.539	0.5899	
z.ED_1000	-0.05019	0.20334	0.20633	0.243	0.8078	
z.SEDI_1000	0.03851	0.24410	0.24883	0.155	0.8770	
c.year_1000:z.SEDI_1000	0.37060	1.04153	1.04854	0.353	0.7238	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.6300	0.6447	0.6531	0.965	0.3347	
c.year_1000	-3.2568	1.8474	1.8699	1.742	0.0816	.
z.rich_1000	1.6571	1.0811	1.0943	1.514	0.1299	
c.year_1000:z.rich_1000	4.3434	3.0465	3.0802	1.410	0.1585	
z.SNH_1000	-1.2331	0.8549	0.8741	1.411	0.1583	
c.year_1000:z.SNH_1000	-4.7064	2.4056	2.4597	1.913	0.0557	.
z.ED_1000	-0.3275	0.4231	0.4324	0.757	0.4489	
z.SEDI_1000	0.2524	0.5801	0.5931	0.425	0.6705	
c.year_1000:z.SEDI_1000	2.4285	1.4529	1.4856	1.635	0.1021	

Table S8. Model averaging results for aphids abundance (A), ladybirds abundance (B), chrysopidae abundance (C), spiders abundance (D) and all natural enemies abundance (E) in wheat, at 2000m. radius.

(A)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
14578	7	-4445.59	8907.21	0.00	0.29
1345678	9	-4443.11	8907.62	0.40	0.24
134578	8	-4444.61	8907.88	0.67	0.21
124578	8	-4445.04	8908.74	1.53	0.13
158	5	-4448.87	8908.80	1.59	0.13

Term codes:

c.year_500	z.ED_500	z.rich_500	z.SEDI_500	z.SNH_500	c.year_500:z.rich_500	c.year_500:z.SEDI_500	c.year_500:z.SNH_500
1	2	3	4	5	6	7	8

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	7.66329	0.08861	0.09052	84.657	<0.001	***
c.year_500	-1.19593	0.20750	0.21171	5.649	<0.001	***
z.SEDI_500	-0.18132	0.20142	0.20502	0.884	0.376484	
z.SNH_500	0.90060	0.23849	0.24280	3.709	0.000208	***
c.year_500:z.SEDI_500	-1.06946	0.57510	0.58120	1.840	0.065753	.
c.year_500:z.SNH_500	2.03893	0.67233	0.68267	2.987	0.002820	**
z.rich_500	-0.14409	0.20606	0.20776	0.694	0.487963	
c.year_500:z.rich_500	0.14819	0.31545	0.31755	0.467	0.640731	
z.ED_500	-0.03456	0.12447	0.12589	0.275	0.783669	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	

(Intercept)	7.66329	0.08861	0.09052	84.657	<0.001	***
c.year_500	-1.19593	0.20750	0.21171	5.649	<0.001	***
z.SEDI_500	-0.20869	0.20244	0.20656	1.010	0.312343	
z.SNH_500	0.90060	0.23849	0.24280	3.709	<0.001	***
c.year_500:z.SEDI_500	-1.23090	0.42656	0.43596	2.823	0.004751	**
c.year_500:z.SNH_500	2.03893	0.67233	0.68267	2.987	0.002820	**
z.rich_500	-0.32437	0.19265	0.19670	1.649	0.099141	.
c.year_500:z.rich_500	0.62544	0.34852	0.35650	1.754	0.079366	.
z.ED_500	-0.25622	0.24094	0.24636	1.040	0.298334	

(B)

Component models:

	df	logLik	AICc	delta	weight
135	6	-106.55	226.59	0.00	0.31
13	5	-107.84	226.73	0.14	0.29
1234	7	-106.06	228.16	1.57	0.14
12345	8	-104.77	228.20	1.61	0.14
1	4	-109.85	228.38	1.79	0.13

Term codes:

c.year_500	z.ED_500	z.rich_500	c.year_500:z.ED_500	c.year_500:z.rich_500
1	2	3	4	5

Model-averaged coefficients (full average):

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.1024	0.2812	0.2858	0.358	0.7201	
c.year_500	-1.5103	0.7236	0.7334	2.059	0.0395	*
z.rich_500	0.7489	0.4853	0.4915	1.524	0.1276	
c.year_500:z.rich_500	0.6929	0.9687	0.9765	0.710	0.4779	
z.ED_500	-0.2308	0.5036	0.5086	0.454	0.6500	
c.year_500:z.ED_500	-0.8667	1.6599	1.6708	0.519	0.6040	

(conditional average)

	Estimate	Std.Error	Adjusted SE	z-value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.1024	0.2812	0.2858	0.358	0.7201	
c.year_500	-1.5103	0.7236	0.7334	2.059	0.0395	*
z.rich_500	0.8567	0.4207	0.4289	1.997	0.0458	*
c.year_500:z.rich_500	1.5541	0.8753	0.8945	1.737	0.0823	.
z.ED_500	-0.8281	0.6444	0.6583	1.258	0.2084	
c.year_500:z.ED_500	-3.1102	1.7057	1.7437	1.784	0.0745	.

Discussion générale

Bilan des connaissances produites

L'agriculture doit faire face aujourd'hui à plusieurs enjeux sociaux, économiques et environnementaux (Tilman et al., 2011 ; Guichard et al., 2017 ; Harwood, 2018). Dans cette thèse, j'ai dirigé mes recherches vers des solutions applicables en agriculture. La lutte biologique par conservation, qui consiste à modifier l'environnement agricole de façon à le rendre plus adapté aux ennemis naturels (Eilenberg et al., 2001), est un levier que j'ai choisi comme axe de recherche. De nombreuses études ont montré que l'augmentation de la diversité végétale était très positive dans l'augmentation du nombre d'ennemis naturels (Cook et al., 2007 ; Letourneau et al., 2011 ; Parker et al., 2013 ; Tschumi et al., 2016 ; Damien, 2018). La manipulation des habitats en paysages agricoles et de la diversité végétale, pour la préservation des ennemis naturels et l'augmentation des services de biocontrôle, peut être réalisé à plusieurs échelles : au champ (Damien, 2018), à l'échelle de l'exploitation (Jeanneret et al., 2012), et à l'échelle du paysage (Schneider et al., 2014). Cette dernière échelle est celle sur laquelle j'ai choisie de me focaliser pour poser ma problématique.

L'effet positif de la proportion d'habitats naturels dans un paysage donné, par opposition aux aires cultivées et quel que soit la culture, sur les arthropodes a beaucoup été étudié ces dernières années (Tscharntke et al., 2005 ; Bianchi et al., 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Veres et al., 2013 ; Karp et al., 2018). Cependant, récemment des études ont montrés que ces effets n'étaient pas systématiques et qu'il arrivait que la présence d'habitats naturels n'était pas nécessairement corrélée à une abondance ou un biocontrôle plus forts (Tscharntke et al., 2016 ; Karp et al., 2018). L'hypothèse émise par certains auteurs est que la manipulation de la diversité végétale apportée par les plantes cultivées, de manière continue dans le temps et l'espace, pourrait potentiellement combler les besoins nécessaires aux ennemis naturels pour s'installer dans un milieu agricole et fournir les services de biocontrôle nécessaires à la réduction du nombre des ravageurs aux champs (Vasseur et al., 2013 ; Schellhorn et al., 2015).

Basées sur des principes similaires, des études plus récentes ont tenté d'évaluer quel était l'effet de la diversité végétale cultivée sur les ennemis naturels (Martin et al., 2016 ; Bosem Baillod et al., 2017 ; Hass et al., 2018 ; Redlich et al., 2018). Diverses études ont abordé la question de l'impact de la diversité cultivée du paysage sur les ennemis naturels et des ravageurs (Rusch et al., 2013 ; Vasseur et al., 2013 ; Schellhorn et al., 2015 ; Liu et al., 2016 ; Bosem Baillod et al., 2017 ; Hass et al., 2018 ; Liu et al., 2018 ; Redlich et al., 2018). Ces études ont relaté divers

effets de la diversité des cultures dans les paysages agricoles : (1) effets positifs sur le parasitisme (Liu et al., 2016), la prédation (Redlich et al., 2018) et l'abondance des ennemis naturels (Liu et al., 2018), (2) effets négatifs sur l'abondance des ravageurs lorsque les cultures ne sont pas hôtes (Bosem Baillod et al., 2017), (3) effets positifs sur la stabilité du contrôle des ravageurs dans la cadre de la diversification des successions culturales (Rusch et al. 2013), et (4) effets négatifs sur l'abondance des abeilles sauvages (Hass et al., 2018), associés à une agriculture intensive. La diversification des paysages agricoles par la manipulation des cultures peut donc avoir un impact positif sur le biocontrôle lorsque la richesse de plantes cultivées est accrue ou lorsque les plantes-hôtes de ravageurs ne sont pas cultivées dans la même zone. Cependant, lorsque les paysages sont gérés de manière intensive (utilisation intensive de pesticides, d'engrais chimiques et de labours profonds) ou lorsque la rotation des cultures induit des changements environnementaux importants, l'effet de la diversification des cultures paysagères peut ne pas être positif. Cependant, dans la plupart de ces études (mais voir Rusch et al., 2013) aucune attention n'a été portée sur la diversification spatiale et temporelle des cultures.

Dans la continuité de ces études, l'objectif principal de ce projet est d'étudier l'effet sur les ennemis naturels de la diversification végétale cultivée sur plusieurs échelles d'études. J'ai fait l'hypothèse que la diversification végétale, dans l'espace et le temps, permettrait aux ennemis naturels de se maintenir dans un milieu donné et d'accroître leur population grâce à un apport continu en sources diverses dont ils ont besoin pour se développer (pollen, nectar, proies et/ou hôtes alternatives) (Landis et al., 2000 ; Gurr et al., 2017). Plusieurs questions découlent de cette hypothèse : 1/ L'augmentation de la diversité des plantes cultivées permettrait aux ennemis naturels d'accéder à des ressources en nourritures diversifiées (pollen, nectar, proies et hôtes alternatives). 2/ La diversité cultivée permettrait aux ennemis naturels de maintenir leur population à un niveau suffisant pour exercer au champ un service de biocontrôle efficace. 3/ La continuité spatiale et temporelle des ressources permettrait aux ennemis naturels de se maintenir dans un espace donné et d'exercer ainsi un biocontrôle efficace sur toute une année culturale. Puisque la question de déplacement dans l'espace et le temps était abordé, j'ai décidé d'appliquer aux ennemis naturels, dans chaque expérimentation, une apparition différenciée dans le temps et dans l'espace des différentes cultures choisies et ravageurs (proies / hôtes) associés. Les mécanismes en jeu dans la réaction des ennemis naturels aux successions culturales imposées aux différentes échelles d'études a également été étudié, via notamment

l'évaluation du déplacement des ennemis naturels (spillover) vers les différents patches de nourriture.

Au préalable de chacune de ces expérimentations, je me suis interrogée sur la faisabilité économique et sociale d'un système basé sur la diversification des cultures à l'échelle du paysage. Dans cet article (Partie 1), le système étudié a été tout d'abord défini comme étant un espace paysager pouvant varier d'environ 80 hectares (500 m de rayon) à 1260 ha (2 km de rayon) dans lequel différentes occupations du sol sont identifiées : urbain, agricole, habitats naturels, eau. Dans cet espace, l'objectif est d'implémenter une haute diversité fonctionnelle de plantes, via la diversification des cultures, afin d'offrir aux ennemis naturels des ressources continues et complémentaires dans l'espace et dans le temps. Cette diversification passerait donc par une diminution des grandes monocultures, au profit de champs plus petits diversifiés à un instant t et en continu dans le temps (Figure 1, Partie 1). L'efficacité d'un tel système agricole passerait également par une continuité spatiale (pas de champs sans cultures) et temporelle (pas de coupure dans le temps) de la fourniture en ressources pour les ennemis naturels, ceci permettant de maintenir leur population stable et haute pour un service de biocontrôle continu sur l'année culturale et les suivantes. Le changement vers une agriculture basée sur un système plus diversifié en cultures doit donc passer par un effort de la part de chaque acteur de la chaîne agricole (agriculteurs, distributeurs, consommateurs, chercheurs et décideurs) et l'acceptabilité du système par les agriculteurs (Bernués et al., 2016 ; Guichard et al., 2017). L'acceptabilité du système doit se faire par (i) des transferts clairs des méthodes à appliquer par l'agriculteur pour une efficacité optimale (Kilpatrick and Rosenblatt, 1998 ; Bernués et al., 2016 ; Bouttes et al., 2019) et la garantie d'une faisabilité technique de la mise en place d'une diversification des cultures (Figure 3, Partie 2), (ii) l'identification des marchés potentiels dans lesquels les agriculteurs pourront vendre les cultures nouvellement introduites (Cranfield and Magnusson, 2003 ; Sharpley and Vass, 2006). Les opportunités de marché sur ce secteur sont grandissantes notamment grâce à l'augmentation de la demande des consommateurs pour des produits de meilleure qualité (Cranfield and Magnusson, 2003), la volonté des distributeurs de créer de nouvelles marques sous des labels propres rentrant dans la catégorie de « lutte intégrée », ou encore grâce à la volonté des Etats Européens de financer des pratiques agricoles respectueuses de l'environnement (verdissement de la PAC). (iii) Après identification des marchés potentiels, la construction d'un business model clair est nécessaire afin de garantir aux agriculteurs les débouchés de vente après adoption d'un système agricole basé sur une diversification des cultures. L'échelle d'implémentation d'un tel système serait

idéalement celui du paysage (Schneider et al., 2014), mais sûrement plus réalisable à l'échelle de l'exploitation (Jeanneret et al., 2012). Enfin, il est important d'établir un tel système dans une situation de gagnant-gagnant où chaque acteur de la filière agricole puisse trouver un bénéfice (Peattie, 2001) (Figure 4, Partie 2).

Les résultats obtenus dans les différentes échelles d'études étaient complémentaires. Dans la première échelle d'étude traitant de l'effet d'une diversification végétale des plantes cultivées (tomate, courge, soja, coton) dans l'espace et le temps sur le prédateur *Harmonia axyridis* et différents pucerons associés aux plantes, la polyculture était le résultat de la somme des effets des monocultures sur la survie des larves et nombre d'œufs pondus par le prédateur. L'effet de chaque plante et puceron associés était donc très fort sur la reproduction et la survie des larves du prédateur (Figures 1, 2 et 3, Chapitre 1, Partie 2). De manière intéressante, le taux de prédation en polyculture correspondait à l'effet de prédation moyen des différentes monocultures, avec un taux de prédation plus important en monocultures de coton et soja. Cet effet montre une synergie entre les plantes mises ensembles sur la capacité de prédation de la coccinelle grâce au transfert des populations augmentées sur courge et tomate vers les plantes moins adaptées à leur développement (Figure 5, Chapitre 1, Partie 2). Nous avons également observé un comportement de recherche plus intense de la femelle coccinelle lorsqu'elle était en polyculture comparé aux monocultures, ce qui peut expliquer en partie un biocontrôle efficace (Figure 6 et figure S2, Chapitre 1, Partie 2). Dans cette expérimentation, le prédateur était dépendant de la plante pour son développement pour deux principales raisons provenant de la morphologie de la plante (Cortesero et al., 2000) : la capacité de la plante à supporter le poids du prédateur pour ses déplacements et donc son efficacité de prédation, et d'une autre part lorsque la plante impactait le développement et l'exposition des proies aux prédateur (Reynolds and Cuddington, 2012a et 2012b). Certaines plantes ont donc un impact positif sur les ennemis naturels, alors que d'autres, pour différentes raisons, impactent négativement son développement et sa capacité à prédater les ravageurs.

Dans la seconde échelle d'étude (serre) le prédateur omnivore, *Nesidocoris tenuis*, a été exposé à des plantes cultivées (courge, tomate, soja) en monocultures ou toutes ensembles en polyculture. Sa capacité de prédation a été testée grâce à des cartes de prédation sur lesquelles étaient collés des œufs d'*Ephestia kuehniella*. De la même manière que pour l'expérimentation en laboratoire, le prédateur a été exposé aux différentes plantes dans une succession culturale différée dans le temps et l'espace. Cette succession nous a permis d'évaluer son déplacement en fonction des ressources disponibles. Similairement à la coccinelle étudiée en laboratoire, le

développement de la punaise prédatrice était très dépendant de la plante à laquelle il était exposé, montrant encore une fois l'impact fort de certaines plantes sur les ennemis naturels. En effet, le nombre d'individus était bien plus important sur tomate et courge comparé au soja (Figure 2, Chapitre 2, Partie 2). La polyculture s'est avérée être l'effet combiné de ces trois cultures. Lorsque la prédation a été évaluée sur la période de temps globale, la prédation d'œufs d'*E. kuehniella* a été globalement plus haute sur monocultures de tomate et courge (Figure 4, Chapitre 2, Partie 2). Cependant, lorsque la prédation par date a été étudiée, à la fin de la succession culturale, la prédation était plus importante en polyculture que sur les monocultures de tomate et courge (Figure 5, Chapitre 2, Partie 2). En polyculture, la tomate et la courge ayant été mises en premier, la population de la punaise prédatrice a pu se développer correctement pour ensuite effectuer un spillover important vers le soja qui était placé en dernier dans la polyculture. Il en a résulté une prédation plus importante dans ce patch de culture que dans les autres patchs. Dans cette expérimentation le prédateur était donc dépendant du type de plante car c'est un prédateur omnivore qui se nourrit de la sève de certaines plantes, et pond ses œufs dans le limbe de la plante (Constant et al. 1996 ; Lundgren et al. 2008). Le soja, avec une matière sèche très importante, n'a sûrement pas permis à la punaise prédatrice de se nourrir correctement de la sève et d'y pondre ses œufs (Sanchez et al., 2008). Cependant, la présence des plantes adaptées au développement de la punaise prédatrice (tomate, courge) au début de la succession culturale en polyculture, a permis aux autres plantes (soja) de bénéficier d'un biocontrôle accru via le spillover massif de la population préalablement établie sur les autres cultures.

Dans l'étude faite au champ, dans une parcelle d'un hectare en Chine, nous avons testé deux design expérimentaux : 1) un premier permettant d'évaluer l'effet de la diversification végétale cultivée sur les ennemis naturels et ravageurs présents naturellement dans les champs, et 2) un deuxième permettant d'évaluer le mouvement des ennemis naturels d'un patch de culture vers un autre grâce à un design où les cultures étaient plantées selon une succession culturale différenciée dans le temps (implantation et récolte des cultures à différentes dates) et l'espace (plusieurs plots de culture adjacents en polyculture) (Figure 1, Chapitre 3, Partie 2). Globalement sur les deux années nous n'avons pas observé d'effet de l'augmentation de la diversité végétale cultivée sur l'abondance des ennemis naturels (Figure 3, Chapitre 3, Partie 2). L'effet était plus fort sur les ravageurs, qui étaient plus abondants en polyculture lorsqu'il s'agissait de polyphages et plus abondants en monoculture lorsqu'il s'agissait de monophages (Figure 2, Chapitre 3, Partie 2) (Root, 1973 ; Andow, 1991). De manière similaire aux

observations faites avec les expérimentations en laboratoire et en serre, le nombre d'ennemis naturels était très fortement corrélé au type fonctionnel des plantes plus qu'à leur diversité. En effet, la coccinelle était très présente sur maïs les deux années expérimentales, les carabes étaient très abondants sur soja et les parasitoïdes étaient très abondants sur choux. L'effet hétérogène des cultures sur l'abondance des ennemis naturels pourrait être dû à plusieurs facteurs : soit une augmentation des ressources complémentaires comme le pollen du maïs pour les coccinelles (Cottrell et Yeorgan, 1998; Lundgren et al., 2004), soit une modification du microclimat avec le soja pour les carabes (une couverture du feuillage très importante) (Clark et al., 1993 ; Honek and Jarošík, 2000), soit à la présence plus importante des pucerons sur choux pour les parasitoïdes (Pareja et al., 2008). L'abondance des ennemis naturels, particulièrement celle des coccinelles, était également fortement corrélée à celle des pucerons (Figure 4, Chapitre 3, Partie 2). Cependant, nous avons observé que le spillover des coccinelles vers les cultures de coton en polyculture était important (Figure 5, Chapitre 3, Partie 2). En effet, les coccinelles étaient en quantité plus importante sur coton lorsque les premiers relevés ont été fait, alors qu'aucunes n'avaient été observées en monoculture aux mêmes dates. Cependant, cette apparition précoce n'a pas permis de diminuer plus fortement les pucerons en polyculture qu'en monoculture. Afin de vérifier à quel point notre design expérimental pouvait être proche de la réalité, et donc de l'échelle du paysage, nous avons comparé sur les mêmes années, le nombre de pucerons et coccinelles dans notre expérimentation, à des monocultures de cotons sans traitements pesticides dans la même région d'étude et dont les champs faisaient en moyenne 2 hectares. Les résultats ont montré que le nombre de coccinelles était plus important sur les cotons dans notre champ expérimental, que sur les cotons en grands champs de monocultures de coton. Ce résultat montre que la polyculture, qui est représentée par notre champ expérimental (1 ha) pourrait en réalité avoir un effet positif sur les coccinelles et sur le biocontrôle.

Enfin, dans la dernière étude, j'ai testé l'effet de la diversité en composition (richesse et équi-répartition) et configuration (nombre de patches, densité de bordures et taille des patches) à l'échelle du paysage. Nous avons pour cela étudié un total de 68 paysages de 2km de rayon (1260 ha) chacun, situés dans la région de Hebei (Chine), où le nombre de pucerons et ennemis naturels associés ont été échantillonnés sur coton et blé (Figure 1, Chapitre 4, Partie 2). La diversité des cultures avait un effet positif sur l'abondance des coccinelles et un effet négatif sur les pucerons lorsque le paysage était étudié dans un rayon de 500m autour du point d'échantillonnage des arthropodes (Figure 4 et Figure 5, Chapitre 4, Partie 2). Ce résultat

montre donc que l'augmentation de la diversité cultivée à petite échelle peut permettre d'augmenter le service de biocontrôle des pucerons. D'autre part, nous avons mis en évidence que l'augmentation de la taille des champs cultivés avait un impact négatif sur l'abondance des chrysopes (Figure 3, Chapitre 4, Partie 2). L'implantation de champs de petite taille et diversifiés pourrait donc permettre de maintenir les ennemis naturels des pucerons dans les paysages agricoles et augmenter le biocontrôle. Dans cette étude cependant aucune notion de continuité temporelle n'a pu être établie dû au fait que les récoltes de données ont été faites sur une relativement courte période.

Nous avons donc vu avec nos différentes échelles d'études que la polyculture ne semble être qu'un effet cumulé de l'effet de chaque culture testée en monoculture, l'impact des traits fonctionnels des plantes cultivées étant très fort sur les ennemis naturels. D'autre part, nous avons observé un effet positif de la polyculture sur le spillover des ennemis naturels, résultant parfois en un biocontrôle plus fort. A ce stade, plusieurs questions se posent. Tout d'abord, quel a été le bénéfice apporté par l'étude de chacune des échelles au cours de ma thèse ? Quelle sont les réponses apportées par ma thèse aux questionnement de départ et comment ces résultats pourraient permettre d'aider à construire un système agricole plus efficace pour le maintien des ennemis naturels dans un paysage agricole ? Enfin, quels seraient les différents points qu'il faudrait approfondir dans de futures recherches pour potentiellement optimiser la compréhension des mécanismes à prendre en compte pour une diversification des cultures optimale ?

Mécanismes sous-jacents aux effets de la diversité végétale cultivée sur la régulation naturelle des ravageurs

1/ L'augmentation de la diversité des plantes cultivées permettrait aux ennemis naturels d'accéder à des ressources en nourriture diversifiées (pollen, nectar, proies et hôtes alternatives). Et 2/ La diversité cultivée permettrait aux ennemis naturels de maintenir leur population à un niveau suffisant pour exercer au champ un service de biocontrôle efficace.

Il est intéressant de comprendre les mécanismes sous-jacents à l'adéquation des plantes testées aux différents ennemis naturels, c.à.d. la capacité de certaines plantes à satisfaire les besoins nutritionnels des ennemis naturels de façon directe ou indirecte, afin d'intégrer les ennemis ceux-ci dans la construction d'un système agricole basé sur la diversité des plantes cultivées. Les différents mécanismes potentiels derrière l'adéquation des différentes plantes aux guildes d'ennemis naturels pourraient provenir de plusieurs éléments. En effet, la fourniture en nourritures alternatives n'expliquait pas entièrement les effets positifs ou négatifs de

l'adéquation des plantes cultivées aux ennemis naturels, comme j'en avais fait l'hypothèse et comme cela a été le cas pour les coccinelles sur maïs (Chapitre 3, Partie 2). Les plantes pourraient également avoir un effet direct sur le microclimat créé en champs, sur la capacité de prédation des ennemis naturels dû à une morphologie particulière de la plante, sur l'accessibilité des ressources fournies par la plante et disponibles aux ennemis naturels ou encore un effet indirect sur les ennemis naturels en fournissant une source importante d'hôtes.

Au champ, le biocontrôle en polyculture était identique à celui trouvé en monoculture, l'abondance des ennemis naturels n'étant pas augmentée et celle des ravageurs pas diminuée. Cependant, lorsque l'abondance de coccinelles et pucerons était comparée aux abondances de ces mêmes arthropodes dans un champ, sans traitements pesticides, de monoculture de coton (2 ha), l'abondance de coccinelles était plus importante et celle des pucerons plus faible que celle trouvée en champ de monoculture de coton. Ajouté à cela, l'étude du paysage montrait également une abondance plus forte en coccinelles et moins forte en pucerons lorsque la diversité des cultures était plus importante. Ces deux résultats suggèrent donc le potentiel d'une diversification végétale à l'échelle du paysage sur le pouvoir de biocontrôle des coccinelles sur pucerons. De manière intéressante, si la polyculture, à l'échelle du champ, n'entraînait aucune augmentation des ennemis naturels comme espéré, un effet très important des plantes a été noté. L'augmentation de la diversité cultivée pourrait donc avoir des effets positifs sur les services de biocontrôle à condition de mieux comprendre les effets des plantes sur les ennemis naturels.

Grâce aux études faites en laboratoire et en serre, l'hypothèse que la fonctionnalité de chaque plante impacte de manière spécifique les types d'ennemis naturels, a été vérifié. Plusieurs aspects sont sous-jacents aux effets spécifiques des plantes sur les différentes guildes d'ennemis naturels : l'architecture, la morphologie, la texture des plantes, ainsi que le microclimat engendré par la plante et l'accessibilité aux ressources ont des effets indirects sur le service de biocontrôle en réduisant ou augmentant la capacité de prédation des ennemis naturels.

L'architecture, la morphologie et la texture des plantes impacte fortement la capacité des prédateurs à trouver leurs proies (Grevstad and Klepetka, 1992 ; Cortesero et al., 2000 ; Honek and Jarošík, 2000 ; Jankowska, 2005 ; Uyttenbroeck et al., 2015). La coccinelle sur soja jeune (dans le cas de notre expérimentation en laboratoire) n'était pas en capacité de prédateur correctement les pucerons sur les feuilles, sûrement dû au fait qu'elles soient trop fines pour supporter le poids du prédateur adulte ou aux derniers stades larvaires. Au champ, la coccinelle était en très faible quantité sur les choux même dans les périodes où il y avait beaucoup de pucerons sur choux, leur source de nourriture principale. Les feuilles cireuses des choux ont

sûrement réduit la capacité des coccinelles à se déplacer sur cette plante et à trouver les pucerons cachés sur la face inférieure des feuilles (Grevstad and Klepetka, 1992). Cependant il est important de noter que les traits morphologiques de certaines espèces de choux ont été favorables à l'accroissement des populations de prédateurs tels que les chrysopes et Cecidomyiidae (Jankowska, 2005), et que certaines coccinelles peuvent être trouvées sur crucifères (Francis et al., 2000 ; Khan et al., 2009).

Un autre effet potentiel indirect de l'architecture des plantes cultivées est celui d'engendrer un microclimat particulier, pouvant être adapté aux besoins des ennemis naturels comme cela a été le cas des carabes en cultures de soja (Honek and Jarošík, 2000). En effet, le changement du microclimat a déjà été prouvé comme étant important dans le maintien des carabes dans les champs cultivés (Clark et al., 1993). Il est possible que le couvert important de la culture de soja ait profité au carabe pour s'abriter des stressés thermiques, tout en n'étant pas déranger dans leurs mouvements au sol grâce au fait que les plants de soja aient des tiges simples et fines au contraire du blé par exemple.

La plante peut également avoir un effet sur la possibilité d'accéder aux ressources par les ennemis naturels (Han et al., 2015 ; Biondi et al., 2016 ; Van Rijn et Wäckers, 2016). La pénétrabilité des tissus de la plante par les punaises prédatrices (Miridae), qui dépendent fortement de la sève des plantes pour s'hydrater (Sanchez, 2008), est en effet primordiale dans la survie des Miridae. Le soja, s'est avéré très peu adapté au développement du prédateur et n'a donc pas permis à celui-ci de survivre sur cette plante lorsqu'elle était en monoculture. L'aspect nutritionnel de la plante a également impacté les coccinelles qui se nourrissent du pollen du maïs (Cottrell et Yeagan, 1998 ; Lundgren et al., 2004). Cet apport complémentaire en nourriture permet à l'ennemi naturel de maintenir un certain niveau de population lorsque la source de nourriture principale, les pucerons, est rare comme cela a été le cas en 2017 à la station expérimentale de Langfang (Province de Hebei, Chine).

Le biocontrôle, lorsqu'il était évalué de manière globale sur les polycultures comparativement aux monocultures, ne montrait aucune différence en conditions contrôlées (laboratoire et serre). Cependant, dans les deux systèmes, le biocontrôle a été augmenté sur les cultures où, en monoculture, la prédation était très faible. A l'échelle d'une population d'ennemis naturels (serre), le potentiel de biocontrôle des individus sur soja a été augmenté grâce à la présence, en amont de la succession culturale, de plantes adaptés aux besoins des prédateurs omnivores (tomate et courge) les rendant ainsi plus performants sur le biocontrôle en soja. Ce biocontrôle a même été supérieur à celui relevé en monocultures de tomates et courges, montrant un effet

synergique entre les différentes cultures en polyculture. A l'échelle de l'individu (laboratoire), la présence de tomate et de courge, sur lesquelles en monocultures le prédateur se développait de manière optimale, a permis au prédateur d'effectuer un biocontrôle similaire à celui trouvé en monocultures de tomates et courges, malgré la présence dans la polyculture de soja et coton, sur lesquels le prédateur avait un mauvais développement.

Il existe donc des associations de plantes cultivées et d'ennemis naturels plus fonctionnelles que d'autres. Introduire de la diversité cultivée dans les schémas cultureux ne suffit donc pas. Pour un système efficace en termes de mobilisation d'ennemis naturels, il est donc important de prendre en considération les spécificités d'interactions entre plantes cultivées et groupes d'ennemis naturels (Jeanneret et al., 2003) ainsi que les mécanismes en jeu. La diversité fonctionnelle des cultures est donc souhaitable pour l'accroissement des services de biocontrôle.

3/ La continuité spatiale et temporelle des ressources permettrait aux ennemis naturels de se maintenir dans un espace donné et d'exercer ainsi un biocontrôle efficace sur toute l'année culturale. Ce service de biocontrôle réduisant ainsi la pression des ravageurs sur les cultures.

L'observation des services de biocontrôle des coccinelles sur les pucerons, à l'échelle du paysage seulement, peut être une conséquence de la capacité qu'ont les coccinelles à parcourir de longues distances pour trouver de la nourriture (Evans, 2003). De ce fait, sur notre champ expérimental d'un hectare seulement, ce type de prédateur n'a probablement pas eu de difficultés à trouver toutes les sources de nourriture dont il avait besoin dans chacun de nos traitements (i.e. pollen sur maïs et pucerons sur coton pour le cas de la coccinelle). A plus petite échelle, le fait que les plantes et proies associées en monoculture soient fournies de manière continue dans le temps ne reflétait pas nécessairement le fait qu'en monoculture il est fréquent qu'après la culture principale il y ait une période sans source de nourriture disponible (Schellhorn et al., 2015). Ainsi, lorsque toutes les cultures étaient présentes, notre champ expérimental a pu être perçu par les prédateurs comme un champ de polyculture où chaque ressource de nourriture était facilement accessible. Il est donc très important de tester l'effet d'interruption de ressources sur la population de prédateurs pour mieux prendre en compte la discontinuité temporelle des ressources (Gurr et al., 2017).

La question de temps et d'espace a été abordée par l'analyse du mouvement des prédateurs en fonction des ressources mises à leur disposition. Les designs élaborés dans les trois expérimentations (laboratoire, serre et champ) ont permis de mettre en avant un comportement

marqué de spillover des ennemis naturels, particulièrement des coccinelles, lorsqu'elles se trouvaient en polyculture. La diversité végétale a un effet important sur le comportement de spillover des prédateurs (Rand et al., 2006 ; Lu et al., 2012). Grâce au comportement de recherche induit par la polyculture, le spillover a pu induire à l'échelle du laboratoire un biocontrôle équivalent à celui trouvé en « monocultures » où le prédateur se développait de manière optimale (dans les conditions en laboratoire où la source de nourriture était continue contrairement à la réalité). En serre, la polyculture a permis un transfert de la population des prédateurs et augmenté drastiquement le biocontrôle dans des cultures où habituellement le prédateur ne se développait pas. En champ, cependant, le transfère précoce des coccinelles du maïs vers le coton n'a pas engendré une diminution de l'abondance des pucerons quand cela a été comparé aux monocultures de coton.

Dans le chapitre introductif, j'ai évoqué la complexité des réseaux tri-trophiques en agriculture, et l'importance de les comprendre afin de mieux les manipuler (Figure 6, section 2.3.1.1. Les réseaux trophiques en agriculture). Après avoir observé les relations que pouvaient entretenir les différents niveaux trophiques testés dans mes expérimentations, j'ai réalisé un schéma global de ces interactions afin de mieux comprendre comment les utiliser dans un schéma agricole appliqué. Ces interactions, résumées dans la figure 5, mettent en valeur l'importance de diversifier les cultures pour mobiliser des ennemis naturels complémentaires dans la prédation de différentes sortes de ravageurs. L'association à l'échelle d'un paysage agricole de maïs, coton, courge (ou plus largement Cucurbitaceae), choux et tomate pourrait avoir des effets bénéfiques sur plusieurs guildes d'ennemis naturels et sur le biocontrôle des aleurodes, des pucerons et des lépidoptères. D'une part, la présence de choux sur une période étendue pourrait permettre le maintien des parasitoïdes, et potentiellement de certains autres ennemis naturels (Jankowska, 2005), dans le paysage agricole. L'implantation de maïs au milieu de la période culturale permettrait d'attirer les coccinelles, qui pourraient ensuite effectuer un biocontrôle sur les cotons plantés plus tard dans la saison culturale (Ouyang et al., 2012). La présence de courge en milieu de période culturale pourrait également permettre d'augmenter la population de coccinelles et celle de punaises prédatrices, qui exercerait une pression de prédation sur les ravageurs de type lépidoptères (Urbaneja et al., 2009). Les lépidoptères sur tomate pourraient être contrôlés grâce à la présence de coccinelles et punaises prédatrices. La présence de soja ne s'est avérée positive que pour les carabes, qui n'exerçaient pas de contrôle particulier sur les populations de ravageurs. Cependant, d'après la littérature, les coccinelles sont retrouvées régulièrement en champs de soja (Hesler, 2014 ; Liere et al., 2015 ; Roy et al., 2016) et les

carabes sont capables d'exercer un biocontrôle efficace sur les populations de ravageurs (Lang, 2003 ; Winder et al., 2005). Les effets bénéfiques de l'implantation de cultures de soja dans un schéma polyculturel diversifié dans le temps et l'espace reste donc à vérifier mais pourrait être potentiellement bénéfique pour le biocontrôle. Enfin, l'implantation de blé en début de période culturale serait également un moyen efficace d'augmenter les populations de coccinelles, les larves étant très présentes dans ces cultures (Lami et al., 2016). L'enchaînement temporel de ces différentes cultures est représenté dans la figure 6.

Complémentarité des quatre échelles d'études

Une des caractéristiques intéressantes de cette thèse est le fait d'avoir testé les effets de la diversification végétale sur plusieurs échelles d'études qui se sont révélées complémentaires dans la possibilité de répondre aux différentes questions de ma thèse.

La première échelle d'étude, celle du laboratoire a permis de mettre en avant la forte dépendance d'un type de prédateur, la coccinelle *H. axyridis*, au type de plante auquel il est exposé, soit par les effets directs de la plante (morphologie), soit par les effets indirects impactant l'adéquation des pucerons au prédateur. Ce qui est intéressant dans cette étude est que le prédateur ne dépend pas de la plante pour survivre, il ne dépend en principe que du nombre et de la qualité des pucerons qu'il a à disposition pour se reproduire et se multiplier. Comme le montre notre étude, il dépend en revanche de la plante pour se déplacer et trouver ses proies (soja), ou encore indirectement, lorsque la plante n'engendre pas un développement des pucerons optimal qui les rend peut-être moins nutritifs (coton). L'avantage d'un tel design est que j'ai pu suivre l'effet du système, auquel étaient exposés les prédateurs, sur une génération complète de coccinelles (25 jours de l'adulte mature à la puppe, voire au jeune adulte). Cela m'a permis de suivre exactement les mouvements des individus adultes et larves au travers du système en fonction des nouvelles plantes et pucerons associés et d'obtenir une appréciation assez fine de leur comportement de déplacement dans le dispositif multi-cages. Ce système est donc un moyen efficace de comprendre l'effet d'une diversification dans l'espace et le temps. En revanche l'échelle de temps considérée (une seule génération de prédateur) ne m'a pas permis d'estimer les effets d'une nourriture diversifiée sur les générations suivantes. Or la coccinelle, et plus particulièrement la coccinelle *Harmonia axyridis*, est une espèce multivoltine ayant en moyenne deux générations par saison culturale (Roy et Brown, 2015). La nutrition des larves durant la première génération impacte la capacité de ponte des femelles à

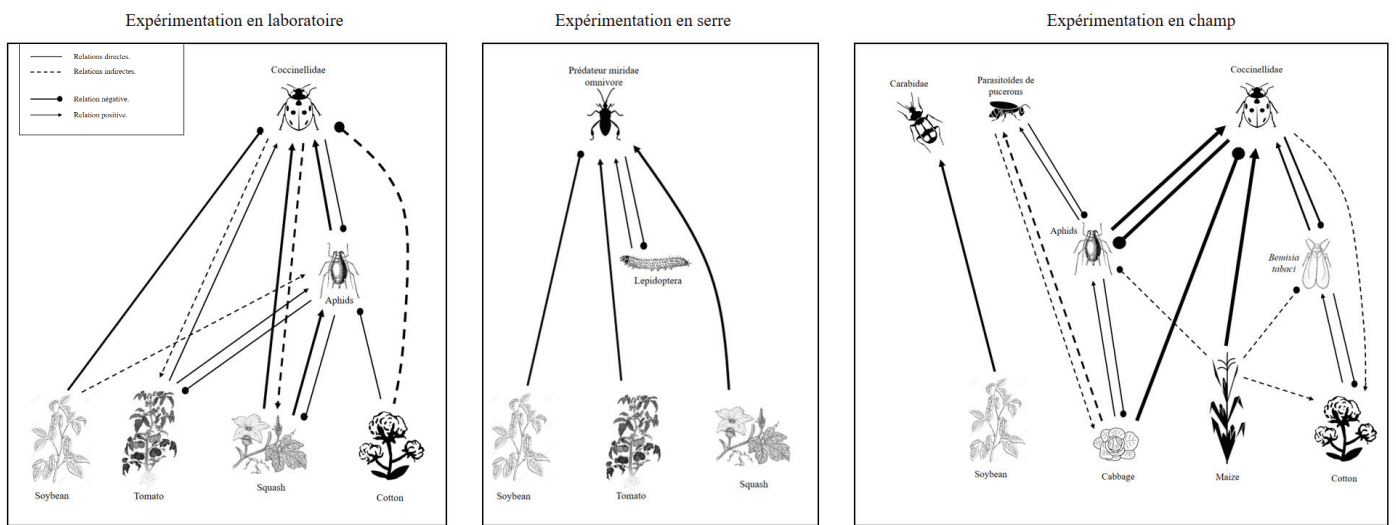


Figure 5. Réseau tri-trophique issu des observations faites dans chaque échelle expérimentale. Le réseau comporte les cultures testées (en bas), les ravageurs trouvés en plus grande abondance ou testés dans les expérimentations (au centre) et les ennemis naturels testés ou trouvés en plus grande abondance (en haut).

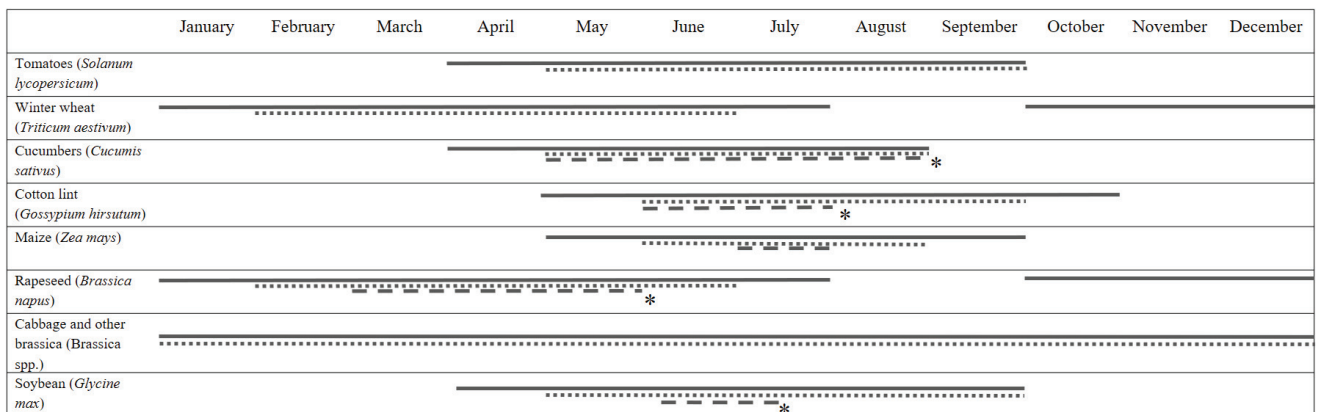


Figure 6. Enchaînement cultural de cultures possiblement complémentaires pour l’approvisionnement de ressources disponibles aux ennemis naturels, dans un schéma de diversification culturale à l’échelle du paysage, dans un climat continental. Les traits pleins correspondent à la période culturale (semence – récolte), les pointillés correspondent à la disponibilité en biomasse, les tirets correspondent à une disponibilité en ressources florales, et les étoiles correspondent à une disponibilité en nectar. Le coton produit également du nectar extra-floral disponible aux arthropodes.

la génération suivante (Agarwala et al., 2008 ; Ware et al., 2008) et potentiellement sur le potentiel de biocontrôle de celles-ci (Agarwala et al., 2008).

L'expérimentation en serre m'a permis d'appréhender cette question à l'échelle de plusieurs générations. L'étude de la population de *N. tenuis* sur 50 jours m'a permis en effet de suivre 3 générations du prédateur. Un autre aspect complémentaire de cette expérimentation est qu'elle a été faite sur un prédateur qui dépend largement du type de plante auquel il est exposé pour survivre. En effet, *N. tenuis* se nourrit de ravageurs (Calvo et al., 2009 ; Urbaneja et al., 2009), mais également des plantes pour les apports hydriques et sucrés (Sanchez, 2008). Mais de manière plus importante, le mirid a besoin des plantes pour se reproduire, celui-ci pondant ses œufs uniquement dans le tissu des plantes (De Puyseleir et al., 2013). De façon donc très logique, le mirid a réagi fortement au type de plante auquel il a été exposé lors de l'expérimentation, celui-ci se développant très bien sur courge et tomate et très mal sur soja, similairement à la coccinelle lorsque le soja testé était trop jeune pour permettre des mouvements adaptés de la coccinelle. Malgré le fait que nos objets d'études, ainsi que nos échelles, étaient différents, la réaction des prédateurs a été similaire en terme de développement de population. Le spillover du mirid a été légèrement différent de celui de la coccinelle, montrant une attente plus longue sur courge avant de se transférer en soja, alors que la coccinelle se déplaçait de manière régulière dans les différentes cages.

Ces deux systèmes contrôlés ont des limites qui ont pu être complétées par les échelles d'études supérieures. Une première limite est que dans nos systèmes, nous sommes dans une situation de non-choix car nous exposons les individus à des systèmes fermés. Il est possible que les prédateurs aient eu des comportements d'adaptation face aux systèmes dans le cas où ceux-ci n'étaient pas adaptés, et que donc l'adéquation de certains systèmes aient été surestimés par rapport à la réalité (Davis et Stamps, 2004 ; Barratt et al., 2010). C'est le cas notamment des traitements que nous avons considérés comme étant des monocultures. Dans nos expérimentations, il n'y a eu aucune interruption d'apport en ressources au contraire des monocultures à échelle réelle où généralement il ne reste qu'un sol nu après récolte (Hossain et al., 2002). Enfin, dans nos expérimentations en conditions contrôlées, nous avons pu tester les effets sur des types de prédateurs en particulier. Or les paysages agricoles sont composés d'une multitudes d'arthropodes, ennemis naturels et ravageurs, tous en interaction permanente, positive (facilitation) (Cardinale et al., 2003 ; Chailleux et al., 2013) ou négative (prédation intra-guildes) (Müller et Brodeur, 2002 ; Snyder et Ives, 2003 ; Pochubay et Grieshop, 2012 ; Fu et al., 2017).

Ces deux biais ont été en partie corrigé par l'utilisation des deux autres échelles d'études qui ont permis d'une part, d'exposer tous les arthropodes spontanément présents dans le lieu de l'expérimentation aux designs expérimentaux mis en place, et d'autre part d'évaluer le choix réel des arthropodes face aux situations auxquelles on les exposait (plusieurs cultures, ou une seule culture, disponibles de manière différente dans le temps et dans l'espace). Au champ, on a en effet testé l'effet des monocultures et polycultures sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs spontanément présents dans l'environnement expérimental (champ d'un hectare dans la province de Hebei en Chine). De manière intéressante, et similairement aux résultats trouvés en conditions contrôlées, les ennemis naturels étaient plus dépendants à un type de plante en particulier, plus qu'à leur diversité, et/ou à la présence de ravageurs lorsque ceux-ci étaient présents en grande quantité. De plus, chaque type d'ennemis naturels était affecté de manière différente par les plantes. Un autre résultat venant confirmer ce qui a été observé au laboratoire, lorsque les pucerons n'étaient pas adaptés à la nutrition des coccinelles sur coton, est que, lorsque les pucerons n'étaient pas en quantité suffisante pour la coccinelle (Partie « Discussion », Chapitre 3, Partie 2), celle-ci pouvait survivre grâce à la présence d'autres plantes dans le système polyculturel. Enfin, la polyculture, comme l'a montré chaque résultat quelle que soit l'échelle étudiée, stimule le comportement de recherche des prédateurs lorsque celui-ci n'a pas suffisamment de nourriture, particulièrement des coccinelles et des punaises prédatrices. Au champ cependant, bien que le transfert des coccinelles vers le coton soit plus précoce en polyculture qu'en monoculture, aucun effet notable sur la population de pucerons n'a été relevé. La similarité du comportement de spillover sur les différentes échelles étudiées nous permet également de faire l'hypothèse forte que la population de coccinelles observée plus tôt en coton en polyculture au champ provenait très probablement du maïs et non de l'extérieur de la zone de polyculture. Une des limites de l'essai en champ, qui a pu être complétée par l'étude à l'échelle du paysage, est le fait que la taille du champ, et donc des surfaces représentant la monoculture, n'était pas représentative de la taille des champs en monocultures habituelles (supérieure à 1 ha). La taille réduite du champ expérimental a permis aux ennemis naturels de circuler facilement entre les différents traitements ce qui a sûrement annulé l'effet de contraste entre polyculture et monoculture. Ce résultat a en effet été prouvé par la comparaison au champ de monoculture de coton (Partie « Results, 3. Influence of spatial scale of cultivated diversity », Chapitre 3, Partie 2).

L'étude à l'échelle du paysage a donc permis de connaître l'effet de tailles réelles de champs sur l'abondance des ennemis naturels et ravageurs spontanément présents dans les champs

échantillonnés. En effet, plus les champs étaient de petite taille (n'excédant pas les 7 hectares) plus le nombre de chrysopes était important. Ainsi, pour maintenir les ennemis naturels en champs cultivés, la réduction de la taille des champs serait un levier important à utiliser pour le biocontrôle (Bianchi et al., 2006 ; Kebede et al., 2018). D'autre part cette étude a montré que la diversité des cultures avait un effet positif sur les coccinelles et un effet négatif sur les pucerons. L'intérêt d'avoir étudié la question de la diversité cultivée sur une échelle réelle (paysage) était donc nécessaire pour compléter nos observations sur les autres échelles. Cependant, dans cette dernière échelle la question de temporalité n'a pas pu être abordée. Ce biais peut être compensé par l'étude au champ qui avait une échelle temporelle très réaliste, les cultures ayant été plantées et récoltées selon les itinéraires techniques utilisés dans la région.

Afin de confirmer l'effet positif de la diversification des cultures différenciées dans le temps et l'espace, il serait intéressant de faire des relevés à l'échelle du paysage, où l'effet positif de la diversité des cultures a déjà été observé (Chapitre 4, Partie 2), ciblés sur un aspect « variation des cultures dans l'espace et le temps ». Cela demanderait un temps suffisamment long (5 à 10 ans), afin de s'extraire de l'effet année qui est très fort, comme montré dans notre étude aux champs et à l'échelle du paysage, mais permettrait néanmoins de répondre clairement à la question de temporalité et d'espace à une échelle où la gestion des habitats par l'humain sur le déplacement des ennemis naturels a un impact fort (Gurr et al., 2017). Il est possible également que l'échelle de temps que nous avons observé (maximum une saison culturale) ne soit pas représentative de l'échelle de temps à observer pour comprendre, dans toute sa complexité, la régulation biologique des phytophages.

Les différentes échelles d'études ont donc été nécessaires à une compréhension complète des mécanismes d'action en jeu dans les systèmes étudiés, chacune de ces échelles étant très complémentaires. Les études, du laboratoire aux champs, ont permis de comprendre les effets de diversification des cultures sur une génération (laboratoire), trois générations (serre) et une année culturale (champ). Elles ont également permis de comprendre comment les ennemis naturels ont été impactés par une diversification à l'échelle de quelques mètres, un hectare et un paysage entier. Certains effets de la diversification des cultures dans les études en conditions contrôlées ont pu être vérifiés aux échelles du champ et du paysage, qui elles-mêmes ne permettent pas de comprendre les mécanismes sous-jacents aux relations entre ennemis naturels et fonctionnalité des plantes. De plus, l'observation de résultats similaires sur les différentes échelles nous a permis d'émettre des hypothèses quant à l'effet d'une succession différenciée dans le temps et l'espace sur les ennemis naturels, les ravageurs et le biocontrôle.

Conclusion générale et perspectives

Implications et limites du travail

La diversité des cultures à de petites échelles d'études a permis un biocontrôle accru lorsque les cultures précédentes (d'un point de vu temporel) ont permis aux prédateurs de se développer et de se transférer vers les cultures moins adaptées à leur développement (vers le soja pour le prédateur omnivore *N. tenuis* (cf Chapitre 2, Partie 2) et vers le soja et le coton pour le prédateur *H. axyridis* (cf Chapitre 1, Partie 2)). Ce transfert vers les cultures moins adaptées leur a permis de se nourrir de ravageurs et donc d'exercer un biocontrôle soit égale à celui dans les bonnes cultures (sur coton et soja grâce à la présence de courge et tomate pour *H. axyridis* (Chapitre 1, Partie 2)) soit plus important (sur soja grâce à la présence de courge et tomate pour *N. tenuis* (Chapitre 2, Partie 2)). Ce résultat montre la possibilité d'implémenter des « *bridge-crops* » dans les polycultures pour plus d'efficacité en biocontrôle. En effet, si plusieurs cultures sont implantées à proximité les unes des autres, l'augmentation de la population d'ennemis naturels engendrée par la présence d'une culture adéquate (par exemple, présence de maïs pour augmenter la présence de coccinelles) pourrait profiter à une culture moins adaptée en proximité de la « bonne » culture (par exemple, le coton pour la coccinelle). En revanche, il faudra prendre en compte le fait que la morphologie de certaine culture n'est pas adaptée au déplacement des ennemis naturels et ne pourra donc pas profiter du biocontrôle de ceux-ci malgré une présence à proximité de la « bonne » culture (par exemple, le chou pour la coccinelle (Chapitre 3, Partie 2)). Le biocontrôle doit alors être exercé par d'autres ennemis naturels, comme par exemple les parasitoïdes sur choux (Chapitre 3, Partie 2), d'où l'importance de maintenir leur diversité pour un biocontrôle plus efficace (Cardinale et al., 2003).

Il serait intéressant de reproduire ces expérimentations en conditions contrôlées sur d'autres types d'ennemis naturels afin de parfaire notre compréhension de la dépendance des ennemis naturels aux types de plantes. Cette compréhension plus poussée des besoins des ennemis naturels par rapport aux différents traits fonctionnels des cultures serait important afin de maximiser l'adéquation d'un milieu agricole à un plus grand nombre d'ennemis naturels. En effet, la diversité des ennemis naturels fait que le biocontrôle peut être plus efficace grâce à leur complémentarité trophique (Poisot et al., 2013) ou à leur complémentarité de niche (Straub et al., 2008), à condition que la prédation intraguilde soit faible ou contrôlée (Cardinale et al., 2003 ; Snyder et Ives, 2003). Ainsi, puisqu'il existe plusieurs cultures potentiellement bénéfiques pour plusieurs types d'ennemis naturels, il faudrait faire en sorte que ces types de

cultures s'enchainent dans le temps et l'espace afin qu'il y ait un biocontrôle toujours assuré par au moins un type d'ennemi naturel. Le fait que différentes plantes soient cultivées à proximité (contact entre chaque bordure de champs) et non dans le même espace, au contraire des cultures compagnes par exemple, permettrait également de limiter la prédation intraguilde (Chailleux et al., 2014).

Nos résultats ont montré la complémentarité des cultures dans les systèmes polycultureaux pour les ennemis naturels, mais également l'effet de spillover accru en polyculture. Comme vu sur l'expérimentation en champ avec le spillover de la coccinelle du maïs vers le coton en proximité (Chapitre 3, Partie 2), il est vraisemblable que la proximité spatiale et l'enchaînement temporel continu des cultures permettrait d'augmenter la présence anticipée des ennemis naturels dans les cultures adjacentes (Schellhorn et al., 2015). Cette présence anticipée des ennemis naturels dans les cultures permettrait un service de biocontrôle sur toute l'année culturale grâce au maintien des ravageurs au-dessous de leur seuil de nuisibilité économique. Ce même mécanisme de ce transfert, ou spillover, des ennemis naturels d'un patch de nourriture vers un autre tôt dans la saison culturale a en effet été déjà observé avec les zones naturelles adjacentes aux cultures. L'effet de la présence de zones naturelles en proximité des champs cultivés permet aussi d'engendrer une apparition des ennemis naturels plus précoce dans les champs adjacents résultant en un biocontrôle plus efficace plus tôt qu'en paysages agricoles exempts de zones naturelles (Rand et al., 2006 ; Chaplin-Kramer et Kremen, 2012).

Perspectives

Des études restent à faire concernant l'impact de la taille des champs afin d'optimiser le mouvement des ennemis naturels d'un patch de culture à un autre. D'après l'étude faite à l'échelle du paysage, des champs de petite taille, n'excédant pas les 7 hectares, seraient sûrement plus adaptés aux mouvements des ennemis naturels, particulièrement le mouvement des chrysopes. Cependant il est important de noter que les chrysopes ne semblaient pas effectuer un biocontrôle important sur les populations de pucerons ou autres ravageurs, et les coccinelles ne semblaient pas être affectées par la configuration des cultures. Il faudrait donc compléter les études existantes sur le sujet afin de mieux comprendre l'effet de différentes tailles de champs sur les guildes d'ennemis naturels (Megan Woltz et Landis, 2014 ; Puech et al., 2015) celles-ci pouvant répondre différemment à la structure du paysage (Martin et al., 2016). Une approche basée sur l'étude des traits des plantes cultivées, des insectes phytophages et des ennemis naturels semble être la voie à privilégier pour comprendre la variabilité des réponses ainsi que

les effets positifs et négatifs des plantes sur les interactions entre chaque branche du réseau trophique en agriculture.

La taille de champ suggérée, 7 hectares, est une taille de champs raisonnable dans le sens où celle-ci n'augmenterait pas la complexité de gestion de parcelles de différentes cultures (cf Partie 1). En effet, l'itinéraire technique, défini comme une combinaison logique de techniques mises en place par l'agriculteur dans le but de contrôler la parcelle agricole et d'en tirer un bénéfice optimal, est un point très important à prendre en compte dans l'étude de faisabilité du système basé sur la diversification végétale. Certains systèmes, où la diversification végétale se fait au champ, n'ont pas eu de franc succès dû au « verrouillage sociotechnique » dans lequel se trouvent les agriculteurs aujourd'hui (verrouillage de filière, dépendance aux produits pesticides, manque de connaissances techniques, manque d'accompagnement, etc.) (Meynard et Messéan, 2014 ; Thoyer et al., 2014 ; Guichard et al., 2017).

Pour prolonger l'analyse des effets de la diversité des cultures sur la régulation naturelle des insectes phytophages, je réalise actuellement une étude qui combine des données d'abondances d'arthropodes (ennemis naturels et ravageurs), collectés à l'échelle globale (10 pays : Etats-Unis, Chili, Argentine, France, Suisse, Allemagne, Suède, Chine, Corée du Sud et Australie). Elle regroupe un total de 556 sites de relevés, 11365 observations d'abondance de ravageurs, 33334 observations d'abondance d'ennemis naturels et 3726 données d'évaluation du service de biocontrôle. L'identification de l'effet de la composition et de la configuration des parcelles cultivées sur les arthropodes et le biocontrôle à une échelle plus globale permettra ainsi d'éviter les possibles biais dus au climat et aux pratiques agricoles en fonction des régions (Karp et al., 2018). L'étude de la configuration des champs sur un grand nombre d'ennemis naturels de guildes différentes permettra également d'émettre des conclusions plus claires sur la taille de champ adéquate pour un biocontrôle optimal.

L'objectif final de l'élaboration d'un système agricole basé sur la diversification des cultures à l'échelle du paysage est de maintenir des services écosystémiques importants et permettre ainsi aux agriculteurs d'être moins dépendant des pesticides et engrais de synthèse. Il sera donc important dans les études futures menées à l'échelle du paysage et sur de longues périodes, de mesurer les rendements associés à une diversification des cultures à l'échelle du paysage afin de vérifier la viabilité économique du système proposé (Partie 1). En effet, mesurer la diversité des arthropodes utiles est un bon indicateur concernant la richesse écologique d'un milieu, mais ne garantit pas l'efficacité sur la performance en termes de rendements agricoles (Straub et al., 2008). C'est pourquoi de nombreuses études paysagères aujourd'hui incluent également le

rendement dans l'évaluation de l'efficacité de la lutte biologique par conservation (Cardinale et al., 2003 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Liere et al., 2015 ; Karp et al., 2018).

Potentiels conférés à l'apport d'une diversité végétale cultivée et complémentarité avec d'autres leviers.

Implémenter de la diversité cultivée dans les paysages agricoles semble être un levier à haut potentiel (Chapitre 1, Partie 1 et Chapitres 2, 3 et 4, Partie 2), qui devra être confirmé par des études complémentaires avant implémentation. La diversité végétale cultivée devrait pouvoir augmenter le nombre d'ennemis naturels dans un paysage agricole (Chapitres 3 et 4, Partie 2), à conditions que la complémentarité fonctionnelle des cultures soit adaptée aux besoins des ennemis naturels dans leur diversité (Figure 5). La proximité des cultures dans l'espace et leur continuité dans le temps (Figure 6) pourrait permettre un transfert des ennemis naturels des cultures adaptées à leur développement vers les autres cultures (Chapitres 1, 2 et 3, Partie 2), et garantir ainsi un biocontrôle dans les cultures où généralement les ennemis naturels ne seraient pas présents (Chapitres 1 et 2, Partie 2).

La diversification des cultures à l'échelle du paysage pourrait être associée à de nombreux services écosystémiques autre que l'augmentation des services de biocontrôle. La diversité des cultures aurait des avantages agronomiques, mais pourrait également engendrer une augmentation du potentiel de pollinisation des cultures de manière globale et un enrichissement de la diversité végétale globale (Deguine et Ferron, 2006). Une succession végétale diversifiée peut en effet briser le cycle des ravageurs, pathogènes et adventices (Meynard et Messéan, 2014) et permet d'éviter l'épuisement du sol par l'alternance des cultures, par exemple avec des légumineuses capables d'apporter de l'azote au sol (Schneider et al., 2010) ou avec d'autres types de cultures pour enrichir le sol en carbone (Jat et al., 2019). L'enrichissement du sol en azote via l'implantation de cultures légumineuses permettrait également de réduire le recours aux intrants (Schneider et al., 2010). Dans le contexte actuel de réchauffement climatique, les événements climatiques sont amenés à s'intensifier et ont déjà pour conséquence de réduire les rendements agricoles dans plusieurs parties du monde (Lobell et al., 2011). La diversification des cultures permettrait aux systèmes agricoles d'être plus résilients face aux différents chocs climatiques (inondation ou sécheresse extrême) (Birthal et Hazrana, 2019).

De surcroît, la diversification des cultures pourrait également être associée à d'autres techniques connues pour leurs nombreux services écosystémiques (enrichissement en pollinisateurs et ennemis naturels, préservation de la biodiversité, limite de l'érosion et des dérives de produits

pesticides, etc.) telles que l'implantation de plantes non-cultivées en bordures de champ afin d'attirer plus d'ennemis naturels et pollinisateurs (Landis et al., 2000 ; Gurr et al., 2017 ; Damien, 2018). Ces structures permettraient également de constituer un abri aux ennemis naturels dans le cas où la diversification végétale ne peut pas se faire sur une année complète (Rand et al., 2006 ; Blitzer et al., 2012). Une diversification des plantes cultivées et non cultivées permettrait également d'augmenter l'abondance et la diversité des pollinisateurs (Isbell et al., 2017 ; Lichtenberg et al., 2017), qui profiteraient aux cultures de manière plus globale. On peut penser que l'effet de spillover observé sur les ennemis naturels lors de cette thèse, pourrait s'appliquer également aux pollinisateurs qui pourraient polliniser des cultures dans lesquelles ils n'iraient pas ou peu habituellement. La présence de plantes non-cultivées bénéfiques aux pollinisateurs aux abords des champs permettrait également la préservation des populations de pollinisateurs dans le cas où les cultures en place n'apportent pas les besoins nécessaires aux pollinisateurs. La présence de cultures, ou de plantes non-cultivées, attractives en proximité des cultures moins attractives pourrait ainsi augmenter la pollinisation de ces cultures et augmenter ainsi le rendement global du système agricole (Lichtenberg et al., 2017). La continuité temporelle des cultures pourrait également permettre un maintien des pollinisateurs dans un milieu et augmenter leur potentiel de survie grâce à une provision continue en ressources de pollen et nectar.

Comme étudié dans la première partie de ma thèse, les intérêts économique et sociologiques de l'adoption de telles pratiques, pour tous les acteurs de la chaîne agricole, doivent être intégrés dans la réflexion et la mise en place de systèmes agricoles nouveaux (Partie 1). L'augmentation des services écosystémiques engendrés par l'adoption d'un tel système pourrait permettre aux agriculteurs de réduire l'utilisation de produits phytosanitaires et engrais de synthèse avec pour conséquence positive une diminution des risques de santé liés à l'utilisation de produits pesticides (Partie 1) (Jokanovic, 2018 ; Wahlang et al., 2018 ; Zhang et al., 2019). Les techniques alternatives et respectueuses de l'environnement choisies par les agriculteurs pourront être valorisées grâce au soutien de l'Etat (paiement verts par exemple) mais également grâce à l'augmentation des prix de vente ou grâce à la fidélisation des consommateurs (Partie 1). Ajouté à cela, la réduction de la dépendance des agriculteurs à de tels produits les rendrait moins dépendant des fluctuations des prix des matières premières à l'origine de la fabrication des engrais et pesticides de synthèse (Partie 1) (Natalia et Robert, 2016). Enfin, il est possible de faire l'hypothèse que si la pollinisation est augmentée (ainsi que le service de biocontrôle), les rendements pourraient être maintenus voire augmentés (Cardinale et al., 2003 ; Hoehn et

al., 2008), apportant ainsi un bénéfice économique supplémentaire aux agriculteurs. La demande des consommateurs et dirigeants pour des systèmes plus respectueux de l'environnement étant grandissante (Partie 1) (Meynard et Messéan, 2014), l'ouverture de filières de vente des cultures nouvellement implantées par les agriculteurs pourrait soutenir également le changement d'un système d'agriculture conventionnelle vers un système d'agriculture intégré, plus respectueux de l'environnement, basé, pour parti, sur la diversification végétale.

Références

- Aartsma, Y., Leroy, B., van der Werf, W., Dicke, M., Poelman, E. H., & Bianchi, F. J. (2019). Intraspecific variation in herbivore-induced plant volatiles influences the spatial range of plant–parasitoid interactions. *Oikos*, *128*(1), 77-86.
- Abhijit, G. (2018). Mode of action of insecticides. *Applied Entomology and Zoology*, *1*, 1-17.
- Adler, P. R., Del Grosso, S. J., & Parton, W. J. (2007). Life-cycle assessment of net greenhouse-gas flux for bioenergy cropping systems. *Ecological applications*, *17*(3), 675-691.
- Agrawal, A. A. (2000). Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current opinion in plant biology*, *3*(4), 329-335.
- Agarwala, B. K., Yasuda, H., & Kajita, Y. (2003). Effect of conspecific and heterospecific feces on foraging and oviposition of two predatory ladybirds: role of fecal cues in predator avoidance. *Journal of Chemical Ecology*, *29*(2), 357-376.
- Agarwala, B. K., Yasuda, H., & Sato, S. (2008). Life history response of a predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas)(Coleoptera: Coccinellidae), to food stress. *Applied Entomology and Zoology*, *43*(2), 183-189.
- Agreste. (2006). Résultats économiques de l'agriculture. Dans <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/Gaf08p054-057.pdf>
- Ali, N., Khan, S., Rahman, I., & Muhammad, S. (2018). Human Health Risk Assessment Through Consumption of Organophosphate Pesticide-Contaminated Water of Peshawar Basin, Pakistan. *Exposure and Health*, *10*(4), 259-272.
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.P., Vialatte, A. & Ouin, A. (2014.) The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological control*, *77*, 76-82.

Almohamad, R., Verheggen, F. J., Francis, F., & Haubruge, E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(1), 13-21.

Amery, F., & Schoumans, O. F. (2014). *Agricultural phosphorus legislation in Europe*. Institute for Agricultural and Fisheries Research (ILVO).

Andow, D. A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual review of entomology*, 36(1), 561-586.

Avilés, L., & Guevara, J. (2017). *Sociality in spiders*. In D. R. Rubenstein & P. Abbott (Eds.), *Comparative social evolution* (pp. 188–223). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Babalola, O. O. (2010). Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnology letters*, 32(11), 1559-1570.

Babu, K.N., Sastry, E.V.D., Saji, K.V., Divakaran, M., Akshitha, H.J., Aarthi, S., Sharon, A., Ravindran, P.N. & Peter, K.V. (2015.) *Diversity and Erosion in Genetic Resources of Spices*. In *Genetic Diversity and Erosion in Plants* (pp. 225-261). Springer, Cham.

Bach, C. E., & Tabashnik, B. E. (1990). Effects of nonhost plant neighbors on population densities and parasitism rates of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environmental Entomology*, 19(4), 987-994.

Badenhausser, I., & Cordeau, S. (2012). Sown grass strip—a stable habitat for grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, ecosystems & environment*, 159, 105-111.

Baggen, L. R., Gurr, G. M., & Meats, A. (1999). Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. In *Proceedings of the 10th International Symposium on Insect-Plant Relationships* (pp. 155-161). Springer, Dordrecht.

Bailey, D., Schmidt-Entling, M. H., Eberhart, P., Herrmann, J. D., Hofer, G., Kormann, U., & Herzog, F. (2010). Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of applied ecology*, 47(5), 1003-1013.

Balzan, M. V., Bocci, G., & Moonen, A. C. (2016). Utilisation of plant functional diversity in wildflower strips for the delivery of multiple agroecosystem services. *Entomologia experimentalis et applicata*, 158(3), 304-319.

Barratt, B. I. P., Howarth, F. G., Withers, T. M., Kean, J. M., & Ridley, G. S. (2010). Progress in risk assessment for classical biological control. *Biological control*, 52(3), 245-254.

Barratt, B. I. P., Moran, V. C., Bigler, F., & Van Lenteren, J. C. (2018). The status of biological control and recommendations for improving uptake for the future. *BioControl*, 63(1), 155-167.

Barthel, S., Crumley, C., & Svedin, U. (2013). Biocultural Refugia: Combating the Erosion of Diversity in Landscapes of Food Production. *Ecology & society*, 18(4), UNSP-71.

Baudry, J., & Burel, F. (2019). Multi-scale control of carabid assemblages in hedgerow network landscapes. *The Ecology of Hedgerows and Field Margins*, 147.

Becker, C., Desneux, N., Monticelli, L., Fernandez, X., Michel, T., & Lavoie, A. V. (2015). Effects of abiotic factors on HIPV-mediated interactions between plants and parasitoids. *BioMed research international*, 2015.

Bengtsson, J., Ahnström, J., & Weibull, A. C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of applied ecology*, 42(2), 261-269.

Benítez, T., Rincón, A. M., Limón, M. C., & Codon, A. C. (2004). Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International microbiology*, 7(4), 249-260.

Benoit, M., Tchamitchian, M., Penvern, S., Savini, I., & Bellon, S. (2017). Potentialités, questionnements et besoins de recherche de l'Agriculture Biologique face aux enjeux sociétaux. *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, (361), 49-69.

Berling, M., Blachere-Lopez, C., Soubabere, O., Lery, X., Bonhomme, A., Sauphanor, B., & Lopez-Ferber, M. (2009). *Cydia pomonella* granulovirus genotypes overcome virus resistance in the codling moth and improve virus efficiency by selection against resistant hosts. *Appl. Environ. Microbiol.*, 75(4), 925-930.

Berndt, L. A., Wratten, S. D., & Hassan, P. G. (2002). Effects of buckwheat flowers on leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a New Zealand vineyard. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(1), 39-45.

Bernués, A., Tello-García, E., Rodríguez-Ortega, T., Ripoll-Bosch, R. & Casasús, I. (2016). Agricultural practices, ecosystem services and sustainability in High Nature Value farmland: Unraveling the perceptions of farmers and nonfarmers. *Land Use Policy* 59: 130-142.

Best, R. L., Beegle, C. C., Owens, J. C., & Ortiz, M. (1981). Population density, dispersion, and dispersal estimates for *Scarites substriatus*, *Pterostichus chalcites*, and *Harpalus pennsylvanicus* (Carabidae) in an Iowa cornfield. *Environmental Entomology*, 10(6), 847-856.

Bianchi, F. J., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.

Biondi, A., Zappalà, L., Di Mauro, A., Garzia, G. T., Russo, A., Desneux, N., & Siscaro, G. (2016). Can alternative host plant and prey affect phytophagy and biological control by the zoophytophagous mirid *Nesidiocoris tenuis*?. *BioControl*, 61(1), 79-90.

Biondi, A., Guedes, R. N. C., Wan, F. H., & Desneux, N. (2018). Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: past, present, and future. *Annual Review of Entomology*, 63, 239-258.

Birkhofer, K., Diekötter, T., Boch, S., Fischer, M., Müller, J., Socher, S., & Wolters, V. (2011). Soil fauna feeding activity in temperate grassland soils increases with legume and grass species richness. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2200-2207.

- Birthal, P. S., & Hazrana, J. (2019). Crop diversification and resilience of agriculture to climatic shocks: Evidence from India. *Agricultural Systems*, 173, 345-354.
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. M., Rand, T. A., & Tscharntke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43.
- Bonnaud, L. (2019). Le commerce des insectes auxiliaires. Point de vue de Joop C. van Lenteren. Dans <https://ritme.hypotheses.org/1960>
- Bortolotto, O. C., Júnior, M., de Oliveira, A., Hoshino, A. T., & Campos, T. A. (2016). Distance from the edge of forest fragments influence the abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wheat fields. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 38(2), 157-164.
- Bosem Baillod, A., Tscharntke, T., Clough, Y., & Batáry, P. (2017). Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal of applied ecology*, 54(6), 1804-1813.
- Botha, J., Hardie, D., & Casella, F. (2004). Sawflies: the wheat stem sawfly *Cephus cinctus* and relatives. *Sawflies: the wheat stem sawfly Cephus cinctus and relatives*, (12).
- Boutin, C., Strandberg, B., Carpenter, D., Mathiassen, S. K., & Thomas, P. J. (2014). Herbicide impact on non-target plant reproduction: what are the toxicological and ecological implications?. *Environmental Pollution*, 185, 295-306.
- Bouttes M., Darnhofer I., & Martin G. (2019). Converting to organic farming as a way to enhance adaptive capacity. *Organic Agriculture*, 9(2), 235-247.
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891-909.
- Brodtschneider, R. & Crailsheim, K. (2010). Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41, 278-294.

- Brown, V. A., de Torrez, E. B., & McCracken, G. F. (2015). Crop pests eaten by bats in organic pecan orchards. *Crop protection*, 67, 66-71.
- Brown, L. R., Gardner, G., & Halweil, B. (2014). *Beyond Malthus: The Nineteen Dimensions of the Population Challenge*. Routledge.
- Bryant, A., Coudron, T., Brainard, D., & Szendrei, Z. (2014). Cover crop mulches influence biological control of the imported cabbageworm (*Pieris rapae* L., Lepidoptera: Pieridae) in cabbage. *Biological control*, 73, 75-83.
- Bhukuth, A., Bazin, D., Khraief, N., & Terrany, B. (2019). The economics of farmers' suicide in developing countries. *Economics & Sociology*, 12(1), 143-367.
- Buttimer, C., McAuliffe, O., Ross, R. P., Hill, C., O'Mahony, J., & Coffey, A. (2017). Bacteriophages and bacterial plant diseases. *Frontiers in microbiology*, 8, 34.
- CABI. (2019a). *Helicoverpa armigera* (cotton bollworm). In *Invasive Species Compendium*. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/26757>
- CABI. (2019b). *Liriomyza sativae* (vegetable leaf miner). In *Invasive Species Compendium*. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/30960>
- Calvo, J., Bolckmans, K., Stansly, P. A., & Urbaneja, A. (2009). Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl*, 54(2), 237-246.
- Camacho-Cervantes, M., Ortega-Iturriaga, A., & del-Val, E. (2017). From effective biocontrol agent to successful invader: the harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) as an example of good ideas that could go wrong. *PeerJ*, 5, e3296.
- Campan, E., & Benrey, B. (2004). Behavior and performance of a specialist and a generalist parasitoid of bruchids on wild and cultivated beans. *Biological Control*, 30(2), 220-228.

Campbell, A. J., Biesmeijer, J. C., Varma, V., & Wäckers, F. L. (2012). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic and Applied Ecology*, 13(4), 363-370.

Campbell, A. J., Wilby, A., Sutton, P., & Wäckers, F. L. (2017). Do sown flower strips boost wild pollinator abundance and pollination services in a spring-flowering crop? A case study from UK cider apple orchards. *Agriculture, ecosystems & environment*, 239, 20-29.

Caquet, T., Gascuel-Oudou, C., Tixier-Boichard, M., Dedieu, B., Detang-Dessendre, C., Dupraz, P., Faverdin, P., Hazard, L., Hinsinger, P., Litrico-Chiarelli, I., Medale, F., Monod, H., Petit-Michaud, S., Reboud, X., Thomas, A., Lescourret, F., Roques, L., de Vries, H., Soussana, J.-F. (2019). Réflexion prospective interdisciplinaire pour l'agroécologie. Rapport de synthèse. 108 pp.

Castex, V., Beniston, M., Calanca, P., Fleury, D., & Moreau, J. (2018). Pest management under climate change: The importance of understanding tritrophic relations. *Science of The Total Environment*, 616, 397-407.

Carazo-Rojas, E., Pérez-Rojas, G., Pérez-Villanueva, M., Chinchilla-Soto, C., Chin-Pampillo, J.S., Aguilar-Mora, P., Alpízar-Marín, M., Masís-Mora, M., Rodríguez-Rodríguez, C.E. & Vryzas, Z. (2018). Pesticide monitoring and ecotoxicological risk assessment in surface water bodies and sediments of a tropical agro-ecosystem. *Environmental pollution*, 241, 800-809.

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(9), 857-865.

Cayrol, J.-C., Djian-Caporalino, C., Panchaud-Mattei, E. (1992). La lutte biologique contre les Nématodes phytoparasites. *Courrier Environ.*, 17, 31-44.

Ceccarelli, S., Grando, S., Maatougui, M., Michael, M., Slash, M., Haghparast, R., Rahmanian, M., Taheri, A., Al-Yassin, A., Benbelkacem, A. and Labdi, M. (2010). Plant breeding and climate changes. *The Journal of Agricultural Science*, 148(6), 627-637.

Chailleux, A., Bearez, P., Pizzol, J., Amiens-Desneux, E., Ramirez-Romero, R., & Desneux, N. (2013). Potential for combined use of parasitoids and generalist predators for biological control of the key invasive tomato pest *Tuta absoluta*. *Journal of Pest Science*, *86*(3), 533-541.

Chailleux, A., Mohl, E. K., Teixeira Alves, M., Messelink, G. J., & Desneux, N. (2014). Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest management science*, *70*(12), 1769-1779.

Chambres d'agriculture France. (2019). Plan Ecophyto 2. Dans <https://chambres-agriculture.fr/agriculteur-et-politiques/ecophyto/plan-ecophyto-2/>

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. *Ecology letters*, *14*(9), 922-932.

Chaplin-Kramer, R., & Kremen, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, *22*(7), 1936-1948.

Chifflet, R., Klein, E. K., Lavigne, C., Le Féon, V., Ricroch, A. E., Lecomte, J., & Vaissiere, B. E. (2011). Spatial scale of insect-mediated pollen dispersal in oilseed rape in an open agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, *48*(3), 689-696.

Cisneros, J. J., & Godfrey, L. D. (2001). Midseason Pest Status of the Cotton Aphid (Homoptera: Aphididae) in California Cotton-Is Nitrogen a Key Factor?. *Environmental Entomology*, *30*(3), 501-510.

Cividanes, F. J., dos Santos-Cividanes, T. M., Ferraudo, A. S., & da Matta, D. H. (2018). Edge effects on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) between forest fragments and agricultural fields in south-east Brazil. *Austral Entomology*, *57*(1), 9-16.

Clark, M. S., Luna, J. M., Stone, N. D., & Youngman, R. R. (1993). Habitat preferences of generalist predators in reduced-tillage corn. *Journal of Entomological Science*, *28*(4), 404-416.

- Cock, M. J., Murphy, S. T., Kairo, M. T., Thompson, E., Murphy, R. J., & Francis, A. W. (2016). Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database. *BioControl*, 61(4), 349-363.
- Colella, T., Candido, V., Campanelli, G., Camele, I., & Battaglia, D. (2014). Effect of irrigation regimes and artificial mycorrhization on insect pest infestations and yield in tomato crop. *Phytoparasitica*, 42(2), 235-246.
- Constant, B., Grenier, S., Febvay, G., & Bonnot, G. (1996). Host plant hardness in oviposition of *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). *Journal of economic entomology*, 89(6), 1446-1452.
- Cook, S. M., Khan, Z. R., & Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 375-400.
- Cortesero, A. M., Stapel, J. O., & Lewis, W. J. (2000). Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biological control*, 17(1), 35-49.
- Cour des comptes européenne. (2017). Le verdissement : complexité accrue du régime d'aide au revenu et encore aucun bénéfice pour l'environnement. *Rapport spécial*, 21.
- Craddock, H. A., Huang, D., Turner, P. C., Quirós-Alcalá, L., & Payne-Sturges, D. C. (2019). Trends in neonicotinoid pesticide residues in food and water in the United States, 1999–2015. *Environmental Health*, 18(1), 7.
- Cranfield J. A., Magnusson E. (2003). Canadian consumers' willingness to pay for pesticide-free food products: An ordered probit analysis. *International Food and Agribusiness Management Review* 6(4): 13-30.
- Crisol, E., Wormington, K. R., & Brown, P. H. (2014). Birds and bats as biological control agents in macadamia: how distant we are? Implications of the shift in arthropod communities across a spatial gradient. In *XXIX International Horticultural Congress on Horticulture: Sustaining Lives, Livelihoods and Landscapes (IHC2014): 1109* (pp. 223-230).

- Cottrell, T. E., & Yeargan, K. V. (1998). Effect of pollen on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. *Environmental Entomology*, 27(6), 1402-1410.
- Cumming G. S., Spiesman B. J. (2006). Regional problems need integrated solutions: pest management and conservation biology in agroecosystems. *Biological Conservation*, 131(4): 533-543.
- Cushman, S. A., Mc Garigal, K., & Neel, M. C. (2008). Parsimony in landscape metrics: strength, universality, and consistency. *Ecological indicators*, 8(5), 691-703.
- Daane, K. M., & Williams, L. E. (2003). Manipulating vineyard irrigation amounts to reduce insect pest damage. *Ecological Applications*, 13(6), 1650-1666.
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., & Marini, L. (2017a). High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 380-388.
- Dainese, M., Schneider, G., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2017b). Complementarity among natural enemies enhances pest suppression. *Scientific reports*, 7(1), 8172.
- Damien, M., Le Lann, C., Desneux, N., Alford, L., Al Hassan, D., Georges, R., & Van Baaren, J. (2017). Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity. *Agriculture, ecosystems & environment*, 247, 418-425.
- Damien, M. (2018). *Favoriser les ennemis naturels de ravageurs par la diversité végétale dans un contexte hivernal* (Doctoral dissertation, Rennes 1).
- Davis, J. M., & Stamps, J. A. (2004). The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in ecology & evolution*, 19(8), 411-416.
- De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D. and da Silva, P.M. (2010). Towards an assessment

- of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893.
- Delattre, T., Collard, B., & Lavigne, C. (2019). Keep your enemies closer: enhancing biological control through individual movement rules to retain natural enemies inside the field. *Web Ecology*, 19(1), 15-26.
- Delettre, A. (2019). Le biocontrôle, utilisé par 44 % des agriculteurs français. Dans <https://campagnesetenvironnement.fr/le-biocontrole-utilise-par-44-des-agriculteurs-francais/>
- Deguine, J. P., & Ferron, P. (2006). Protection des cultures, préservation de la biodiversité, respect de l'environnement. *Cahiers Agricultures* 15(3), 307-311.
- De Puyseleir, V., De Man, S., Höfte, M., & De Clercq, P. (2013). Plantless rearing of the zoophytophagous bug *Nesidiocoris tenuis*. *BioControl*, 58(2), 205-213.
- Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J. M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 81-106.
- Desneux, N., Wajnberg, E., Wyckhuys, K.A., Burgio, G., Arpaia, S., Narváez-Vasquez, C.A., González-Cabrera, J., Ruescas, D.C., Tabone, E., Frandon, J. & Pizzol, J. (2010). Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of pest science*, 83(3), 197-215.
- Dhar, B. (2002). Sui generis systems for plant variety protection. *Quaker United Nations Office, Geneva*.
- Didier, B. (2006). Le temps des insectes. *Insectes*, 142(3), 15 – 18.
- Di Legge, M. J., Manter, D. K., & Vivanco, J. M. (2019). A novel approach to determine generalist nematophagous microbes reveals *Mortierella globalpina* as a new biocontrol agent against *Meloidogyne* spp. nematodes. *Scientific reports*, 9(1), 7521.

Donahoe, M. (2016). Controlling rats and mice around the farm. In <https://nwdistrict.ifas.ufl.edu/phag/2016/01/29/controlling-rats-and-mice-around-the-farm/>

Dumke, M., Herberstein, M. E., & Schneider, J. M. (2018). Advantages of social foraging in crab spiders: Groups capture more and larger prey despite the absence of a web. *Ethology*, *124*(10), 695-705.

Duraimurugan, P., & Regupathy, A. (2005). Push-pull strategy with trap crops, neem and nuclear polyhedrosis virus for insecticide resistance management in *Helicoverpa armigera* (Hubner) in cotton. *Am. J. Appl. Sci*, *2*, 1042-1048.

Earnshaw, S. (2004). Hedgerows for California agriculture. *Community Alliance for Family Farmers: Davis, CA, USA*.

Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* *46*(4): 387-400.

Evans, E. W. (2003). Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology*, *100*(1), 1-10.

Evans, E. W. (1993). Indirect interactions among phytophagous insects: aphids, honeydew, and natural enemies. *Individuals, Population, and Patterns in Ecology*.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M. & Martin, J.L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, *14*(2), 101-112.

Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S. and Tischendorf, L. (2015). Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *200*, 219-234.

FAO. (2016). Situation des forêts du monde – Forêts et agriculture : défis et possibilités concernant l'utilisation des terres.

FAO. (2012). Pertes et gaspillages alimentaires dans le monde – Ampleur, causes et prévention. Rome.

FAO. (2002). La biodiversité au service de l'humanité. Dans <http://www.fao.org/3/V1430F/V1430F04.htm>

FAO. (1996). La lutte contre les ravageurs. Dans <http://www.fao.org/FOCUS/F/SpeclPr/spro12-f.htm>

Field, R. G., Gardiner, T., Mason, C. F., & Hill, J. (2005). Agri-environment schemes and butterflies: the utilisation of 6 m grass margins. *Biodiversity & Conservation*, 14(8), 1969-1976.

Firle, S., Bommarco, R., Ekbom, B., & Natiello, M. (1998). The influence of movement and resting behavior on the range of three carabid beetles. *Ecology*, 79(6), 2113-2122.

Fischbein, D., Jofré, N., & Corley, J. C. (2016). A comparative analysis of host feeding and life-history traits in parasitoid wasps. *Entomologia experimentalis et applicata*, 159(2), 172-180.

Fischer, J., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2006). Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(2), 80-86.

Fischer, J., Brittain, C., Klein, A.M. (2013). Biodiversity-friendly farming. In *Encyclopedia of biodiversity*, pp. 418-429

Fournier, E., & Loreau, M. (2002). Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill. in field margin habitats. *Agriculture, ecosystems & environment*, 89(3), 253-259.

Forkuoh, F., Boadi, N.O., Borquaye, L.S., & Afful, S. (2018). Risk of human dietary exposure to organochlorine pesticide residues in fruits from Ghana. *Scientific Reports* 8:16686
DOI:10.1038/s41598-018-35205-w.

Francis, F., Haubruge, E., & Gaspar, C. (2000). Influence of host plants on specialist/generalist aphids and on the development of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 97(4), 481-486.

Fraval, A., Silvy, C. (dir.), (1999). La lutte biologique (II). *Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, 19, 274 p.

Fravel, D. R. (2005). Commercialization and implementation of biocontrol. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43, 337-359.

French, B. W., Elliott, N. C., Kindler, S. D., & Arnold, D. C. (2001). Seasonal occurrence of aphids and natural enemies in wheat and associated crops. *Southwestern Entomologist*, 26(1), 49-62.

Fu, W., Yu, X., Ahmed, N., Zhang, S., & Liu, T. (2017). Intraguild predation on the aphid parasitoid *Aphelinus asychis* by the ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 62(1), 61-70.

Gage, S. H., & Mukerji, M. K. (1978). Crop losses associated with grasshoppers in relation to economics of crop production. *Journal of Economic Entomology*, 71(3), 487-498.

Gámez-Virués, S., Bonifacio, R. S., Gurr, G. M., Kinross, C., Raman, A., & Nicol, H. I. (2007). Arthropod prey of shelterbelt-associated birds: linking faecal samples with biological control of agricultural pests. *Australian journal of entomology*, 46(4), 325-331.

Gaston, K. J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation biology*, 5(3), 283-296.

Glaszmann, J. C., Kilian, B., Upadhyaya, H. D., & Varshney, R. K. (2010). Accessing genetic diversity for crop improvement. *Current opinion in plant biology*, 13(2), 167-173.

Geiger, F., Wäckers, F. L., & Bianchi, F. J. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, 54(4), 529-535.

Gellings, C. W., & Parmenter, K. E. (2016). Energy efficiency in fertilizer production and use. Efficient Use and Conservation of Energy; Gellings, CW, Ed.; *Encyclopedia of Life Support Systems*, 123-136

Gilbert, C. L., & Morgan, C. W. (2010). Food price volatility. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1554), 3023-3034.

Godfray, H. C. J., Blacquiere, T., Field, L. M., Hails, R. S., Petrokofsky, G., Potts, S. G., et al. (2014). A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1786), 20140558.

Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.

Grafius, E. (1997). Economic impact of insecticide resistance in the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) on the Michigan potato industry. *Journal of Economic Entomology*, 90(5), 1144-1151.

Grangeon, R., & Laliberté, J. F. (2013). Remodelage cellulaire par les Phytovirus. *Virologie*, 17(5), 355-368.

Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., & Clough, Y. (2016). How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 953-963.

Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596.

- 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*(8), 1771-1782.
- Grevstad, F. S., & Klepetka, B. W. (1992). The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, *92*(3), 399-404.
- Griffiths, G. J., Holland, J. M., Bailey, A., & Thomas, M. B. (2008). Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological control*, *45*(2), 200-209.
- Guenther, A., Hewitt, C.N., Erickson, D., Fall, R., Geron, C., Graedel, T., Harley, P., Klinger, L., Lerdau, M., McKay, W.A. & Pierce, T. (1995). A global model of natural volatile organic compound emissions. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *100*(D5), 8873-8892.
- Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M. H., Meynard, J. M., Reau, R., & Savini, I. (2017). Ecophyto, the French action plan to reduce pesticide use: a failure analyses and reasons for hoping. *Cahiers Agricultures*, *26*(1).
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Barbosa, P. (2000). Success in conservation biological control of arthropods. In *Biological control: Measures of success* (pp. 105-132). Springer, Dordrecht.
- Gurr, G.M., Lu, Z., Zheng, X., Xu, H., Zhu, P., Chen, G., Yao, X., Cheng, J., Zhu, Z., Catindig, J.L. and Villareal, S., 2016. Multi-country evidence that crop diversification promotes ecological intensification of agriculture. *Nature Plants*, *2*(3), p.16014.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & You, M. (2017). Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual review of entomology*, *62*, 91-109.
- Gutiérrez, D., & Menéndez, R. (1997). Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of biogeography*, *24*(6), 903-914.

Hallmann, C. A., Foppen, R. P., van Turnhout, C. A., de Kroon, H., & Jongejans, E. (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature*, 511(7509), 341.

Han, P., Dong, Y., Lavoie, A. V., Adamowicz, S., Bearez, P., Wajnberg, E., & Desneux, N. (2015). Effect of plant nitrogen and water status on the foraging behavior and fitness of an omnivorous arthropod. *Ecology and evolution*, 5(23), 5468-5477.

Harmon, J. P., Losey, J. E., & Ives, A. R. (1998). The role of vision and color in the close proximity foraging behavior of four coccinellid species. *Oecologia*, 115(1-2), 287-292.

Harwood, J. (2018). The green revolution as a process of global circulation: plants, people and practices. *Historia Agraria*, 7-31. DOI 10.26882/histagrar.075e01h.

Haslett, J. R. (1989). Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia*, 81(3), 361-363.

Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardt, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.L., Baudry, J., Bertrand, C. & Bosch, J. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872):.20172242.

Hassanali, A., Herren, H., Khan, Z. R., Pickett, J. A., & Woodcock, C. M. (2007). Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 611-621.

Haubruge, É., & Amichot, M. (1998). Les mécanismes responsables de la résistance aux insecticides chez les insectes et les acariens. *Biotechnologie, agronomie, société et environnement*, 2(3), 161-174.

- Hayward, R. S., & Margraf, F. J. (1987). Eutrophication effects on prey size and food available to yellow perch in Lake Erie. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116(2), 210-223.
- He, Y., Zhao, J., Zheng, Y., Desneux, N., & Wu, K. (2012). Lethal effect of imidacloprid on the coccinellid predator *Serangium japonicum* and sublethal effects on predator voracity and on functional response to the whitefly *Bemisia tabaci*. *Ecotoxicology*, 21(5), 1291-1300.
- Headey, D., & Fan, S. (2008). Anatomy of a crisis: the causes and consequences of surging food prices. *Agricultural economics*, 39, 375-391.
- Hebrail, V. (2016). Tendances du recours aux produits phytopharmaceutiques de 2009 à 2014. 20160301 Note de suivi 2015 Ecophyto.
- Heil, M., & Karban, R. (2010). Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in ecology & evolution*, 25(3), 137-144.
- Heimbach, F., Schmuck, R., Grünewald, B., Campbell, P., Sappington, K., Steeger, T., & Davies, L. P. (2017). The Challenge: Assessment of risks posed by systemic insecticides to hymenopteran pollinators: New perception when we move from laboratory via (semi-) field to landscape scale testing?. *Environmental toxicology and chemistry*, 36(1), 17-24.
- Heimpel, G. E., & Collier, T. R. (1996). The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Reviews*, 71(3), 373-400.
- Hermelin, B. (2006). Libéralisation agricole, quelles implications pour les pays du Sud ? *Organisation mondiale du commerce et libéralisation*.
- Hesler, L. S. (2014). Inventory and assessment of foliar natural enemies of the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in South Dakota. *Environmental entomology*, 43(3), 577-588.
- Hodek, I., Ipert, G. A. E. L., & Hodkova, M. (1993). Long-distance flights in Coccinellidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 90(4), 403-414.

- Hodge, M. A. (1999). The implications of intraguild predation for the role of spiders in biological control. *Journal of Arachnology*, 351-362.
- Hoefler, C. D., Chen, A., & Jakob, E. M. (2006). The potential of a jumping spider, *Phidippus clarus*, as a biocontrol agent. *Journal of economic entomology*, 99(2), 432-436.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283-2291.
- Holland, J. M., Bianchi, F. J., Entling, M. H., Moonen, A. C., Smith, B. M., & Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest management science*, 72(9), 1638-1651.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500.
- Honek, A., Jarošík, A. H. V. (2000). The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 97, 517-525.
- Hossain, Z., Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Raman, A. (2002). Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and 'refuge' crop strips. *Journal of Applied Ecology*, 39(3), 445-454.
- Howarth, R. W., Sharpley, A., & Walker, D. (2002). Sources of nutrient pollution to coastal waters in the United States: Implications for achieving coastal water quality goals. *Estuaries*, 25(4), 656-676.
- Hulot, N., Travert, S. (2018). Note de suivi 2017 du plan Ecophyto.

Ilea, R. C. (2009). Intensive livestock farming: Global trends, increased environmental concerns, and ethical solutions. *Journal of agricultural and environmental ethics*, 22(2), 153-167.

Ingwell, L. L., Avila-Ruiz, D. A., Foster, R., & Kaplan, I. (2018). Tailoring insect biocontrol for high tunnels. *Biological control*, 123, 76-86.

IPBES. (2016). Résumé à l'intention des décideurs du rapport d'évaluation de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques concernant les pollinisateurs, la pollinisation et la production alimentaire.

Isbell, F., Adler, P.R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D.K., Liebman, M., Polley, H.W., Quijas, S. & Scherer-Lorenzen, M. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, 105(4), 871-879.

Jactel, H., Verheggen, F., Thiéry, D., Escobar-Gutiérrez, A. J., Gachet, E., Desneux, N., & Neonicotinoids Working Group. (2019). Alternatives to neonicotinoids. *Environment international*, 129, 423-429.

Jankowska, B. (2005). The effect of cruciferous vegetables on occurrence of Cecidomyiidae, Coccinellidae and Chrysopidae predators in colonies of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.). *Journal of Plant Protection Research*, 45(4), 301-308.

Jat, H.S., Datta, A., Choudhary, M., Yadav, A.K., Choudhary, V., Sharma, P.C., Gathala, M.K., Jat, M.L. & McDonald, A. (2019). Effects of tillage, crop establishment and diversification on soil organic carbon, aggregation, aggregate associated carbon and productivity in cereal systems of semi-arid Northwest India. *Soil and Tillage Research*, 190, 128-138.

Jeanneret, P., Schüpbach, B., & Luka, H. (2003). Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1-3), 311-320.

Jeanneret, P., Lüscher, G., & Herzog, F. (2012). Methods for assessing biodiversity indicators at farm scale. *Biodiversity Indicators for European Farming Systems*, 25.

Jeffries, D. L., Chapman, J., Roy, H. E., Humphries, S., Harrington, R., Brown, P. M., & Handley, L. J. L. (2013). Characteristics and drivers of high-altitude ladybird flight: insights from vertical-looking entomological radar. *PloS one*, 8(12), e82278.

Jervis, M. A., & Kidd, N. A. C. (1986). Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews*, 61(4), 395-434.

Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T. & Dawah, H. A. (1993). Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History* 27: 67–105.

Jokanovic, M. (2018). Neurotoxic effects of organophosphorus pesticides and possible association with neurodegenerative diseases in man: A review. *Toxicology* 410: 125 – 131.

Jönsson, A. M., Ekroos, J., Dänhardt, J., Andersson, G. K., Olsson, O., & Smith, H. G. (2015). Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape. *Biological Conservation*, 184, 51-58.

Jonsson, M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & Gurr, G. M. (2008). Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biological control* 45(2), 172-175.

Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry systems*, 76(1), 1-10.

Kaplan, I. (2012). Attracting carnivorous arthropods with plant volatiles: the future of biocontrol or playing with fire?. *Biological control*, 60(2), 77-89.

Karamaouna, F., Kati, V., Volakakis, N., Varikou, K., Garantonakis, N., Economou, L., Birouraki, A., Markellou, E., Liberopoulou, S. and Edwards, M. (2019). Ground cover management with mixtures of flowering plants to enhance insect pollinators and natural enemies of pests in olive groves. *Agriculture, ecosystems & environment*, 274, 76-89.

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. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33), .E7863-E7870.

Kebede, Y., Baudron, F., Bianchi, F., & Tiftonell, P. (2018). Unpacking the push-pull system: Assessing the contribution of companion crops along a gradient of landscape complexity. *Agriculture, ecosystems & environment*, 268, 115-123.

Khan, A. A., Zaki, F. A., Khan, Z. H., & Mir, R. A. (2009). Biodiversity of predacious ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in Kashmir. *Journal of Biological Control*, 23(1), 43-47.

Khan, Z., Midega, C., Pittchar, J., Pickett, J., & Bruce, T. (2011). Push—pull technology: a conservation agriculture approach for integrated management of insect pests, weeds and soil health in Africa: UK government's Foresight Food and Farming Futures project. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 9(1), 162-170.

Khan, M., & Pervez, A. (2018). Biocontrol: an ecofriendly pest management technique. *Everymans science*, 53(3), 160-164.

Kawai, A. (1997). Prospect for integrated pest management in tea cultivation in Japan. *Jpn. Agric. Res. Quart.*, 31, 213-217.

Kiss, L. (2003). A review of fungal antagonists of powdery mildews and their potential as biocontrol agents. *Pest Management Science: formerly Pesticide Science*, 59(4), 475-483.

Kilpatrick S., & Rosenblatt T. (1998). Information vs training: issues in farmer learning. *The Journal of Agricultural Education and Extension* 5(1), 39-51.

King, R. A., Symondson, W. O. C., & Thomas, R. J. (2015). Molecular analysis of faecal samples from birds to identify potential crop pests and useful biocontrol agents in natural areas. *Bulletin of entomological research*, 105(3), 261-272.

Kovács-Hostyánszki, A., Földesi, R., Báldi, A., Endrédi, A., & Jordán, F. (2019). The vulnerability of plant-pollinator communities to honeybee decline: A comparative network analysis in different habitat types. *Ecological indicators*, 97, 35-50.

Lacey, L. A., Frutos, R., Kaya, H. K., & Vail, P. (2001). Insect pathogens as biological control agents: do they have a future? *Biological control* 21(3), 230-248.

Lami, F., Masetti, A., Neri, U., Lener, M., Staiano, G., Arpaia, S., & Burgio, G. (2016). Diversity of Coccinellidae in ecological compensation areas of Italy and overlap with maize pollen shedding period. *Bulletin of Insectology*, 69(1), 49-57.

Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18, 1-12.

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(1), 175-201.

Lang, A. (2003). Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*, 134(1), 144-153.

Lang, A., & Barthel, J. (2008). *Spiders (Araneae) in Arable land: species community, influence of land use on diversity, and biocontrol significance*. In Perspectives for Agroecosystem Management (pp. 307-326). Elsevier.

Laubertie, E. A., Wratten, S. D., & Hemptinne, J. L. (2012). The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biological Control*, 61(1), 1-6.

Leather, S. R., Walters, K. F., & Bale, J. S. (1995). *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press.

Lee, R. (2011). The outlook for population growth. *Science*, 333(6042), 569-573.

Legrand, A., & Barbosa, P. (2003). Plant morphological complexity impacts foraging efficiency of adult *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 32(5), 1219-1226.

Letourneau D. K., Armbrrecht I., Salguero Rivera B., Lerma J. M., Carmona E. J., Daza M. C., Escobar S., Galindo V., Gutierrez C., Lopez S. D., Mejia J. L., Acosta Rangel A. M., Herrera Rangel J., Rivera L., Saavedra C. A., Torres A. M., & Truillo A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological application*, 21, 9 – 21.

Lew, S., Lew, M., Szarek, J., & Mieszczynski, T. (2009). Effect of pesticides on soil and aquatic environmental microorganisms—a short review. *Fresenius Environmental Bulletin*, 18(8), 1390-1395.

Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batary, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A., Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E., Williams, N.M. & Winfree, R. (2017). A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global change biology*, 23(11), 4946-4957.

Liere, H., Kim, T. N., Werling, B. P., Meehan, T. D., Landis, D. A., & Gratton, C. (2015). Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield. *Ecological Applications*, 25(3), 652-661.

Lipper, L., Anderson, C. L., & Dalton, T. J. (Eds.). (2010). *Seed trade in rural markets: implications for crop diversity and agricultural development*. Earthscan.

Liu B., Yang L., Yang Y., Lu Y. (2016). Influence of landscape diversity and composition on the parasitism of cotton bollworm eggs in maize. *PloS one* 11(2).

Liu, J., Yan, Y., Ali, A., Wang, N., Zhao, Z., & Yu, M. (2017). Effects of Wheat-Maize Intercropping on Population Dynamics of Wheat Aphids and Their Natural Enemies. *Sustainability*, 9(8), 1390.

- Liu B., Yang L., Zeng Y., Yang F., Yang Y. & Lu Y. (2018). Secondary crops and non-crop habitats within landscapes enhance the abundance and diversity of generalist predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 258, 30-39.
- Lobell, D. B., Schlenker, W., & Costa-Roberts, J. (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333(6042), 616-620.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology*, 41(1), 231-256.
- Lu, Y., Wu, K., Jiang, Y., Guo, Y., & Desneux, N. (2012). Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature*, 487(7407), 362.
- Lucas, É. (2013). Intraguild predation among aphidophagous predators. *EJE*, 102(3), 351-364.
- Lundgren, J. G., Razzak, A. A., & Wiedenmann, R. N. (2004). Population responses and food consumption by predators *Coleomegilla maculata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) during anthesis in an Illinois cornfield. *Environmental Entomology*, 33(4), 958-963.
- Lundgren, J. G., Fergen, J. K., & Riedell, W. E. (2008). The influence of plant anatomy on oviposition and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behaviour*, 75(4), 1495-1502.
- Lundgren, J. G. (2009). Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, 51(2), 294-305.
- Lundgren, J. G., Wyckhuys, K. A., & Desneux, N. (2009). Population responses by *Orius insidiosus* to vegetational diversity. *BioControl*, 54(1), 135.
- Lundgren, J. G., & Fergen, J. K. (2010). The effects of a winter cover crop on *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) populations and beneficial arthropod communities in no-till maize. *Environmental entomology*, 39(6), 1816-1828.

- Lundgren, J. G., Hesler, L. S., Clay, S. A., & Fausti, S. F. (2013). Insect communities in soybeans of eastern South Dakota: The effects of vegetation management and pesticides on soybean aphids, bean leaf beetles, and their natural enemies. *Crop Protection*, 43, 104-118.
- Marshall, E. J. P., West, T. M., & Kleijn, D. (2006). Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, ecosystems & environment*, 113(1-4), 36-44.
- Marshall, E. J. P. (2001). Biodiversity, herbicides and non-target plants. In *Brighton Crop Protection Conference Weeds* (Vol. 2, pp. 855-862).
- Martin, E. A., Seo, B., Park, C. R., Reineking, B., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological Applications*, 26(2), 448-462.
- Mauro, I. J., McLachlan, S. M., & Van Acker, R. C. (2009). Farmer knowledge and a priori risk analysis: pre-release evaluation of genetically modified Roundup Ready wheat across the Canadian prairies. *Environmental Science and Pollution Research*, 16(6), 689-701.
- Macfadyen, S., & Muller, W. (2013). Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies. *PloS one*, 8(3), e59659.
- Mc Donnell, R. J., Paine, T. D., Mulkeen, C. J., & Gormally, M. J. (2014). Effects of temperature and prey availability on the malacophagous larval stage of *Sepedon spinipes* (Scopoli)(Diptera: Sciomyzidae): Potential biocontrol for gastropod vectors of parasitic diseases. *Biological control*, 70, 42-47.
- Mc Garigal, K. (2014). Landscape pattern metrics. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*.
- Mc Kinley, J. D., Sparks, A. H., Pede, V. O., & Duff, B. (2012). An economic assessment of the impact of mango pulp weevil on the agricultural sector of Palawan, Philippines. *Philippine Agricultural Scientist*, 95(3), 286-292.

- Mc Pherson, J. E., & Mc Pherson, R. (2000). *Stink bugs of economic importance in America north of Mexico*. CRC Press.
- Megan Woltz, J., & Landis, D. A. (2014). Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4), 341-349.
- Meissle, M., Romeis, J., & Bigler, F. (2011). Bt maize and integrated pest management—a European perspective. *Pest Management Science*, 67(9), 1049-1058.
- Metcalf, R. L. (1989). Insect resistance to insecticides. *Pesticide science*, 26(4), 333-358.
- Meynard, J. M., Messéan, A., Charlier, A., Charrier, F., 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(4), D403.
- Messéan, A., & Meynard, J. M. (2014). La diversification des cultures : lever les obstacles agronomiques et économiques. *Quae*.
- Miller, G. L., & Footitt, R. G. (2009). The taxonomy of crop pests: the aphids. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Wiley-Blackwell Publishing, UK, 463-473.
- Mochiah, M. B., & Baidoo, P. K. (2012). Effects of mulching materials on agronomic characteristics, pests of pepper (*Capsicum annuum* L.) and their natural enemies population. *Agriculture and biology journal of North America*, 3(6): 253 – 261.
- Monagan Jr, I. V., Morris, J. R., Davis Rabosky, A. R., Perfecto, I., & Vandermeer, J. (2017). Anolis lizards as biocontrol agents in mainland and island agroecosystems. *Ecology and evolution*, 7(7), 2193-2203.
- Monticelli, L. S., Outreman, Y., Frago, E., & Desneux, N. (2018). Impact of host endosymbionts on parasitoid host range—From mechanisms to communities. *Current opinion in insect science*, 32, 77-82.

Monticelli, L. S., Nguyen, L. T. H., Amiens-Desneux, E., Luo, C., Lavoie, A. V., Gatti, J. L., & Desneux, N. (2019). The preference-performance relationship as a means of classifying parasitoids according to their specialization degree. *Evolutionary Applications*, 1–15.

Morandin, L. A., & Kremen, C. (2013). Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications*, 23(4), 829-839.

Morandin, L. A., Long, R. F., & Kremen, C. (2016). Pest control and pollination cost–benefit analysis of hedgerow restoration in a simplified agricultural landscape. *Journal of Economic Entomology*, 109(3), 1020-1027.

Morris, M. A., Croft, B. A., & Berry, R. E. (1996). Overwintering and effects of autumn habitat manipulation and carbofuran on *Neoseiulus fallacis* and *Tetranychus urticae* in peppermint. *Experimental & applied acarology*, 20(5), 249-257.

Mota, M. S., Gomes, C. B., Souza Júnior, I. T., & Moura, A. B. (2017). Bacterial selection for biological control of plant disease: criterion determination and validation. *Brazilian journal of microbiology*, 48(1), 62-70.

Müller, C. B., & Brodeur, J. (2002). Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control*, 25(3), 216-223.

Muller, A., Schader, C., Scialabba, N. E. H., Brüggemann, J., Isensee, A., Erb, K. H., et al. (2017). Strategies for feeding the world more sustainably with organic agriculture. *Nature communications*, 8(1), 1290.

Muneret, L., Mitchell, M., Seufert, V., Aviron, S., Pétilion, J., Plantegenest, M., Thiéry, D. and Rusch, A., 2018. Evidence that organic farming promotes pest control. *Nature sustainability*, 1(7), p.361.

Natalia, T. G., & Robert, M. H. (2016). Life-Cycle Assessment of Neonicotinoid Pesticides. *J Fertil Pestic*, 7(165), 2.

Ninkovic, V., Al Abassi, S., & Pettersson, J. (2001). The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological control*, 21(2), 191-195.

Norris, R. F., & Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48(1), 94-158.

Oerke, E. C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43.

Oliveira, F. A., da Silva, D. J. H., Leite, G. L. D., Jham, G. N., & Picanço, M. (2009). Resistance of 57 greenhouse-grown accessions of *Lycopersicon esculentum* and three cultivars to *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae*, 119(2), 182-187.

OMS. (2018). Global hunger continues to rise, new UN report says. In <https://www.who.int/news-room/detail/11-09-2018-global-hunger-continues-to-rise---new-un-report-says>

Otto, S., Lazzaro, L., Finizio, A., & Zanin, G. (2009). Estimating ecotoxicological effects of pesticide drift on nontarget arthropods in field hedgerows. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, 28(4), 853-863.

Ouyang, F., Men, X., Yang, B., Su, J., Zhang, Y., Zhao, Z., & Ge, F. (2012). Maize benefits the predatory beetle, *Propylea japonica* (Thunberg), to provide potential to enhance biological control for aphids in cotton. *PloS one*, 7(9), e44379.

Paini, D. R., Sheppard, A. W., Cook, D. C., De Barro, P. J., Worner, S. P., & Thomas, M. B. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), 7575-7579.

Pancaldi, F. (2017). Exploiting indirect defences of plants in biocontrol via plant breeding: achievements and opportunities for the future. *Fundamental and Applied Biology of Insects* (ENT-30806).

- Pareja, M., Brown, V. K., & Powell, W. (2008). Aggregation of parasitism risk in an aphid-parasitoid system: Effects of plant patch size and aphid density. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 701-708.
- Parker, J. E., Snyder, W. E., Hamilton, G. C., & Rodriguez-Saona, C. (2013). Companion planting and insect pest control. In *Weed and Pest Control-Conventional and New Challenges*. IntechOpen.
- Parker, W. E., & Howard, J. J. (2001). The biology and management of wireworms (*Agriotes* spp.) on potato with particular reference to the UK. *Agricultural and Forest Entomology*, 3(2), 85-98.
- Pierucci, B., Ridel, A., Nicot, P. C. (2015). Des micro-organismes bénéfiques pour le biocontrôle des maladies des plantes. *INRA/Portail actus/Grand public/Dossier Biocontrôle (17/02/2015)*.
- Peattie, K. (2001). Towards sustainability: the third age of green marketing. *The Marketing Review*, 2(2), 129-146.
- Pellissier, M. E., & Jabbour, R. (2018). Herbivore and parasitoid insects respond differently to annual and perennial floral strips in an alfalfa ecosystem. *Biological control*, 123, 28-35.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tschardt, T. & Westphal, C. (2015). Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 505-513.
- Pfiffner, L., & Luka, H. (2000). Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78(3), 215-222.
- Piccirillo, V. J., & Piccirillo, A. L. (2010). *Methyl Bromide*. In Hayes' Handbook of Pesticide Toxicology (pp. 2267-2279). Academic Press.

- Pickett, C. H., & Bugg, R. L. (Eds.). (1998). *Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*. Univ of California Press.
- Pingali, P. L. (2012). Green revolution: impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(31), 12302-12308.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, *52*(3), 273-288.
- Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T. & Cliff, B. (1997). Economic and environmental benefits of biodiversity. *BioScience*, *47*(11), 747-757.
- Pochubay, E. A., & Grieshop, M. J. (2012). Intraguild predation of *Neoseiulus cucumeris* by *Stratiolaelaps miles* and *Atheta coriaria* in greenhouse open rearing systems. *Biological Control*, *63*(2), 195-200.
- Poisot, T., Mouquet, N., & Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity–ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology letters*, *16*(7), 853-861.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, *20*(1), 297-330.
- Pollard, K. A., & Holland, J. M. (2006). Arthropods within the woody element of hedgerows and their distribution pattern. *Agricultural and Forest Entomology*, *8*(3), 203-211.
- Polston, J. E., & Anderson, P. K. (1997). The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the western hemisphere. *Plant disease*, *81*(12), 1358-1369.
- Prabhakar, M., Prasad, Y. G., Thirupathi, M., Sreedevi, G., Dharajothi, B., & Venkateswarlu, B. (2011). Use of ground based hyperspectral remote sensing for detection of stress in cotton

caused by leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae). *Computers and Electronics in Agriculture*, 79(2), 189-198.

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., & Aviron, S. (2015). Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale?. *Landscape ecology*, 30(1), 125-140.

Purtauf, T., Dauber, J., & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142(3), 458-464.

Pywell, R. F., James, K. L., Herbert, I., Meek, W. R., Carvell, C., Bell, D., & Sparks, T. H. (2005). Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation*, 123(1), 79-90.

Quintanilla-Tornel, M. A., Wang, K. H., Tavares, J., & Hooks, C. R. (2016). Effects of mulching on above and below ground pests and beneficials in a green onion agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 224, 75-85.

Raki, A., Verheggen, F. J., & Haubruge, É. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3), 467-481.

Rand, T. A., Tylianakis, J. M., & Tscharntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters*, 9(5), 603-614.

Rand, T. A., & Tscharntke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8), 1353-1362.

Ranjan, R. (2006). Economic impacts of pink hibiscus mealybug in Florida and the United States. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 20(5), 353.

Rehman, A., & Powell, W. (2010). Host selection behaviour of aphid parasitoids (Aphidiidae: Hymenoptera). *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 2(10), 299-311.

- Redlich, S., Martin, E. A., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of applied ecology*, 55(5), 2419-2428.
- Reynolds, P. G., & Cuddington, K. (2012a). Effects of plant gross morphology on predator consumption rates. *Environmental entomology*, 41(3), 508-515.
- Reynolds, P. G., & Cuddington, K. (2012b). Effects of plant gross morphology on predator searching behaviour. *Environmental entomology*, 41(3), 516-522.
- Rodewald, A. D., & Yahner, R. H. (2001). Influence of landscape composition on avian community structure and associated mechanisms. *Ecology*, 82(12), 3493-3504.
- Roh, C. (2013). How do spider move? Cornell University's naturalist outreach. In <https://cpb-us-e1.wpmucdn.com/blogs.cornell.edu/dist/7/3643/files/2013/09/How-Do-Spiders-Move-1bpzbvb.pdf>
- Roland, J., & Taylor, P. D. (1997). Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386(6626), 710.
- Roland, J., & Taylor, P. D. (1995). Herbivore-natural enemy interactions in fragmented and continuous forests. *Population dynamics: new approaches and synthesis*, 195-208.
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological monographs*, 43(1), 95-124.
- Rose, D. C., Sutherland, W. J., Barnes, A. P., Borthwick, F., Ffoulkes, C., Hall, C., et al. (2019). Integrated farm management for sustainable agriculture: Lessons for knowledge exchange and policy. *Land Use Policy*, 81, 834-842.
- Roy, H. E., & Brown, P. M. (2015). Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas)(Coleoptera: Coccinellidae) in Britain. *Ecological Entomology*, 40(4), 336-348.
- Roy, H.E., Brown, P.M., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella-Trullas, S., Comont, R.F., De Clercq, P., Eschen, R., Estoup, A. and Evans, E.W. (2016). The harlequin ladybird,

Harmonia axyridis: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions*, 18(4): 997-1044.

Rulli, M. C., Savori, A., & D'Odorico, P. (2013). Global land and water grabbing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(3), 892-897.

Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 345-354.

Rypstra, A. L., Carter, P. E., Balfour, R. A., & Marshall, S. D. (1999). Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *Journal of Arachnology*, 371-377.

Sabbahi, R. (2008). *Utilisation du champignon entomopathogène Beauveria bassiana dans une stratégie de gestion phytosanitaire des principaux insectes ravageurs en fraiseraies* (Doctoral dissertation, Université du Québec, Institut National de la Recherche Scientifique).

Saint-Cyr, J. F., & Cloutier, C. (1996). Prey preference by the stinkbug *Perillus bioculatus*, a predator of the Colorado potato beetle. *Biological control*, 7(3), 251-258.

Salamanca, J., Pareja, M., Rodriguez-Saona, C., Resende, A. L. S., & Souza, B. (2015). Behavioral responses of adult lacewings, *Chrysoperla externa*, to a rose-aphid-coriander complex. *Biological Control*, 80, 103-112.

Sanchez, J. A. (2008). Zoophytophagy in the plantbug *Nesidiocoris tenuis*. *Agricultural and Forest Entomology*, 10(2), 75-80.

Sarkar, S., Wang, E., Wu, S., & Lei, Z. (2018). Application of trap cropping as companion plants for the management of agricultural pests: a review. *Insects*, 9(4), 128.

Saska, P. (2008). Effect of diet on the fecundity of three carabid beetles. *Physiological Entomology*, 33(3), 188-192.

Schaller, N. (2012). La diversification des assolements en France : intérêts, freins et enjeux.

Schellhorn, N. A., Bianchi, F. J. J. A., & Hsu, C. L. (2014). Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology*, 59, 559-581.

Schellhorn, N. A., Gagic, V., & Bommarco, R. (2015). Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in ecology & evolution*, 30(9), 524-530.

Schirmel, J., Thiele, J., Entling, M. H., & Buchholz, S. (2016). Trait composition and functional diversity of spiders and carabids in linear landscape elements. *Agriculture, ecosystems & environment*, 235, 318-328.

Schneider, A., Flénet, F., Dumans, P., Bonnin, E., De Chezelles, E., Jeuffroy, M.H., Hayer, F., Nemecek, T. & Carrouée, B. (2010). Diversifier les rotations céréalières notamment avec du pois et du colza—Données récentes d’expérimentations et d’études. *Oléagineux, Corps gras, Lipides*, 17(5), 301-311.

Schneider, M.K., Lüscher, G., Jeanneret, P., Arndorfer, M., Ammari, Y., Bailey, D., Balázs, K., Báldi, A., Choisis, J.P., Dennis, P. & Eiter, S. (2014). Gains to species diversity in organically farmed fields are not propagated at the farm level. *Nature communications*, 5, 4151.

Schneider, G., Krauss, J., Boetzi, F. A., Fritze, M. A., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Spillover from adjacent crop and forest habitats shapes carabid beetle assemblages in fragmented semi-natural grasslands. *Oecologia*, 182(4), 1141-1150.

Schmidt, M. H., & Tschardtke, T. (2005). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32(3), 467-473.

Sharpley, R., & Vass, A. (2006). Tourism, farming and diversification: An attitudinal study. *Tourism management*, 27(5), 1040-1052.

- Shepard, D., & Anuradha, M. (2009). *The great land grab. Rush for world's farmland threatens food security for the poor*. The Oakland Institute.
- Skovgård, H., & Päts, P. (1996). Effects of intercropping on maize stemborers and their natural enemies. *Bulletin of Entomological Research*, 86(5), 599-607.
- Smart Jr, G. C. (1995). Entomopathogenic nematodes for the biological control of insects. *Journal of nematology*, 27(4S), 529.
- Snyder, W. E., & Ives, A. R. (2003). Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology*, 84(1), 91-107.
- Staley, J.T., Sparks, T.H., Croxton, P.J., Baldock, K.C., Heard, M.S., Hulmes, S., Hulmes, L., Peyton, J., Amy, S.R., & Pywell, R.F. (2012). Long-term effects of hedgerow management policies on resource provision for wildlife. *Biological Conservation*, 145(1), 24-29.
- Stapel, J. O., Cortesero, A. M., De Moraes, C. M., Tumlinson, J. H., & Joe Lewis, W. (1997). Extrafloral nectar, honeydew, and sucrose effects on searching behavior and efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in cotton. *Environmental Entomology*, 26(3), 617-623.
- Stavriniades, M. C., & Mills, N. J. (2009). Demographic effects of pesticides on biological control of Pacific spider mite (*Tetranychus pacificus*) by the western predatory mite (*Galendromus occidentalis*). *Biological Control*, 48(3), 267-273.
- Stiling, P., Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological control*, 34(3): 236-246.
- Straub, C. S., Finke, D. L., & Snyder, W. E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals?. *Biological control*, 45(2), 225-237.
- Sullivan, D. J. (2009). *Hyperparasitism*. In *Encyclopedia of Insects* (pp. 486-488). Academic Press.

Sun, X., Gao, Y., & Chen, Z. (2012). Behavior regulation of herbivores by herbivore induced plant volatiles (HIPVs). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6), 1413-1422.

Sutherland, J. P., Sullivan, M. S., & Poppy, G. M. (1999). The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93(2), 157-164.

Sutter, L., Albrecht, M., & Jeanneret, P. (2018). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *Journal of applied ecology*, 55(2), 612-620.

Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents?. *Annual review of entomology*, 47(1), 561-594.

Tan, X. L., & Liu, T. X. (2014). Aphid-induced plant volatiles affect the attractiveness of tomato plants to *Bemisia tabaci* and associated natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 151(3), 259-269.

Tapia, D. H., Morales, F., & Grez, A. A. (2010). Olfactory cues mediating prey-searching behaviour in interacting aphidophagous predators: are semiochemicals key factors in predator-facilitation?. *Entomologia experimentalis et applicata*, 137(1), 28-35.

Tauber, M. J., Tauber, C. A., Daane, K. M., & Hagen, K. S. (2000). Commercialization of predators: recent lessons from green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Chrosoperla). *American Entomologist*, 46(1), 26-38.

Tejada, M., García, C., Hernández, T., & Gómez, I. (2015). Response of soil microbial activity and biodiversity in soils polluted with different concentrations of cypermethrin insecticide. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 69(1), 8-19.

Thiele-Bruhn, S., Bloem, J., de Vries, F. T., Kalbitz, K., & Wagg, C. (2012). Linking soil biodiversity and agricultural soil management. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(5), 523-528.

Thiéry, D., Louâpre, P., Muneret, L., Rusch, A., Sentenac, G., Vogelweith, F., Iltis, C. & Moreau, J. (2018). Biological protection against grape berry moths. A review. *Agronomy for sustainable development*, 38(2), 15.

Thorbek, P., & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 526-538.

Thornton, P. K. (2010). Livestock production: recent trends, future prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1554), 2853-2867.

Thoyer, S., Després, C., Le Bail, M., Meynard, J. M., & Messean, A. (2014). *La diversification des cultures pour limiter les impacts environnementaux : freins et leviers agronomiques et économiques en France. Quelques propositions pour les exploitations, les filières et la PAC* (No. hal-01198249).

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20260-20264.

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. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control—Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, 449-458.

Tscharntke, T., Rand, T. A., & Bianchi, F. J. (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop—noncrop interface. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 421-432). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsy, V., Entling, M. H., Najar-Rodriguez, A. J., & Jacot, K. (2016). Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *Journal of applied ecology*, 53(4), 1169-1176.

Turner, M. G., Gardner, R. H., O'Neill, R. V., & O'Neill, R. V. (2001). *Landscape ecology in theory and practice* (Vol. 401). New York: Springer.

- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., & Wratten, S. D. (2004). Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology*, 85(3), 658-666.
- Uetz, G. W. (1992). Foraging strategies of spiders. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(5), 155-159.
- Urbaneja, A., Montón, H., & Mollá, O. (2009). Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology*, 133, 292–296.
- Uyttenbroeck, R., Piqueray, J., Hatt, S., Mahy, G., & Monty, A. (2017). Increasing plant functional diversity is not the key for supporting pollinators in wildflower strips. *Agriculture, ecosystems & environment*, 249, 144-155.
- Uyttenbroeck, R., Hatt, S., Piqueray, J., Paul, A., Bodson, B., Francis, F., & Monty, A. (2015). Creating perennial flower strips: think functional!. *Agriculture and Agricultural Science Procedia*, 6, 95-101.
- Van der Valk, H., Koomen, I., Blacquiere, T., van der Steen, J. J. M., & Roessink, I. (2011). Aspects determining the risk of pesticides to wild bees: risk profiles for focal crops on three continents. Wageningen Agricultural University and Research Centre.
- Van Horen, L. G. J. (1998). Economic analysis of the introduction of resistant cucumber varieties (*Cucumis sativus* sp.) to Western Flower Thrips (*Frankliniella occidentalis*). In *XXV International Horticultural Congress, Part 14: Horticultural Economics at Micro and Macro Level, International Trade and 524* (pp. 57-64).
- Van Rijn, P. C., Kooijman, J., & Wäckers, F. L. (2013). The contribution of floral resources and honeydew to the performance of predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Biological Control*, 67(1), 32-38.
- Van Rijn, P. C., & Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933.

Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J. M., & Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?. *Agriculture, ecosystems & environment*, 166, 3-14.

Vattala, H. D., Wratten, S. D., Phillips, C. B., & Wäckers, F. L. (2006). The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biological control*, 39(2), 179-185.

Velki, M., Weltmeyer, A., Seiler, T. B., & Hollert, H. (2019). Acute toxicities and effects on multixenobiotic resistance activity of eight pesticides to the earthworm *Eisenia andrei*. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(5), 4821-4832.

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.

Vet, L. E. M., Lewis, W. J., Papaj, D. R., & Van Lenteren, J. C. (1990). A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *Journal of Insect Behavior*, 3(4), 471-490.

Vet, L. E., & Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual review of entomology*, 37(1), 141-172.

Villenave-Chasset, J. (2006). *Etude de la Bio-écologie des Névroptères dans une perspective de lutte biologique par conservation* (Doctoral dissertation).

Wäckers, F. L., & Van Rijn, P. C. (2012). Pick and mix: selecting flowering plants to meet the requirements of target biological control insects. *Biodiversity and insect pests: key issues for sustainable management*, 9, 139-165.

Wahlang, B. (2018). Exposure to persistent organic pollutants: impact on women's health. *Reviews on Environmental Health*, 33(4), 331-348.

- Wang, X. G., & Keller, M. A. (2003). Patch time allocation by the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Effect of interpatch distance. *Journal of insect behavior*, 16(2), 279-293.
- Ware, R. L., Yguel, B., & Majerus, M. E. (2008). Effects of larval diet on female reproductive output of the European coccinellid *Adalia bipunctata* and the invasive species *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 105(3), 437.
- War, A. R., Sharma, H. C., Paulraj, M. G., War, M. Y., & Ignacimuthu, S. (2011). Herbivore induced plant volatiles: their role in plant defense for pest management. *Plant signaling & behavior*, 6(12), 1973-1978.
- Weisser, W. W., & Völkl, W. (1997). Dispersal in the aphid parasitoid, *Lysiphlebus cardui* (Marshall) (Hym., Aphidiidae). *Journal of Applied Entomology*, 121(1-5), 23-28.
- Welch, K. D., & Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy–pest interactions in a changing environment. *Biological control*, 75, 18-27.
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J. F., Ferrer, A., & Peigné, J. (2014). Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for sustainable development*, 34(1), 1-20.
- White, A. J., Wratten, S. D., Berry, N. A., & Weigmann, U. (1995). Habitat manipulation to enhance biological control of Brassica pests by hover flies (Diptera: Syrphidae). *Journal of Economic Entomology*, 88(5), 1171-1176.
- Williams, S.D., Boehm, M.J. & Peduto Hand, F. (2017). Bacterial Diseases of Plants. Agriculture and Natural Resources. In <https://ohioline.osu.edu/factsheet/plpath-gen-6>
- Wilson, C., & Tisdell, C. (2001). Why farmers continue to use pesticides despite environmental, health and sustainability costs. *Ecological economics*, 39(3), 449-462.

Winder, L., Alexander, C. J., Holland, J. M., Symondson, W. O., Perry, J. N., & Woolley, C. (2005). Predatory activity and spatial pattern: the response of generalist carabids to their aphid prey. *Journal of Animal Ecology*, 74(3), 443-454.

Withers, P., Neal, C., Jarvie, H., & Doody, D. (2014). Agriculture and eutrophication: where do we go from here?. *Sustainability*, 6(9), 5853-5875.

Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Shore, R.F., Heard, M.S., Pereira, M.G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P. & Peyton, J. (2017). Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science*, 356(6345), 1393-1395.

Wu, J. (2013). Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape ecology*, 28(1), 1-11.

Zhang, L., Rana, I., Taioli, E., Shaffer, R. M., & Sheppard, L. (2019). Exposure to glyphosate-based herbicides and risk for non-Hodgkin lymphoma: a meta-analysis and supporting evidence. *Mutation Research/Reviews in Mutation Research*.
doi.org/10.1016/j.mrrev.201916/j.mr.