



HAL
open science

Stratégies de diversification végétale et interactions entre insectes bénéfiques floricoles : quels impacts sur les communautés d'ennemis naturels et de pollinisateurs et sur le contrôle biologique des phytophages ?

Emma Jeavons

► To cite this version:

Emma Jeavons. Stratégies de diversification végétale et interactions entre insectes bénéfiques floricoles : quels impacts sur les communautés d'ennemis naturels et de pollinisateurs et sur le contrôle biologique des phytophages ?. Sciences agricoles. Université de Rennes, 2020. Français. NNT : 2020REN1B037 . tel-03212545

HAL Id: tel-03212545

<https://theses.hal.science/tel-03212545>

Submitted on 29 Apr 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.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1

ECOLE DOCTORALE N° 600

Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : *Ecologie et évolution*

Par

Emma JEAVONS

Stratégies de diversification végétale et interactions entre insectes bénéfiques floricoles : quels impacts sur les communautés d'ennemis naturels et de pollinisateurs et sur le contrôle biologique des phytophages ?

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 08/12/2020

Unité de recherche : ECOBIO UMR 6553 CNRS-Université de Rennes 1

Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher

Rapporteurs avant soutenance :

Sandrine PETIT-MICHAUT Directrice de recherche, INRAE, UMR 1347 Agroécologie, Dijon, France
Philippe JEANNERET Senior Researcher, Agroscope, Paysage Agricole et Biodiversité, Switzerland

Composition du Jury :

Présidente :	Sandrine PETIT-MICHAUT	Directrice de recherche, INRAE, UMR 1347 Agroécologie, Dijon, France
Examineurs :	Mathilde BAUDE	Maître de conférence, Université d'Orléans, LBLGC, Orléans, France
	Adrien RUSCH	Chargé de recherche, INRAE, UMR 1065 SAV, Bordeaux, France
	Sandrine PETIT-MICHAUT	Directrice de recherche, INRAE, UMR 1347 Agroécologie, Dijon
	Philippe JEANNERET	Senior Researcher, Agroscope, Paysage Agricole et Biodiversité
Dir. de thèse :	Joan VAN BAAREN	Professeur, Université de Rennes 1, UMR 6553 ECOBIO
Co-dir :	Cécile LE LANN	Maître de conférence, Université de Rennes 1, UMR 6553 ECOBIO

Invités

Cécile L'HARIDON	Directrice de l'Herbier, Yves Rocher
Valérie TERRIEN	Responsable Pôle Biodiversité, Pédagogie du vivant, l'Herbier, Yves Rocher
Ophélie BAZIN	Responsable Pôle Recherche et Innovation, l'Herbier, Yves Rocher
Eléonor GERMAIN	Responsable Pôle Production, l'Herbier, Yves Rocher

« Tout le savoir abstrait, le savoir aride, prévient-on, doit être abandonné à l'esprit industriel de l'homme ».

Susan Griffin, 1978

D'après les mots d'Emmanuel Kant

A toutes ces femmes au savoir
abstrait qui luttent pour un monde
moins industriel...

Table des matières

Cadre institutionnel et financement.....	9
Remerciements.....	11
INTRODUCTION GENERALE.....	17
1. La biodiversité en crise : causes et conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes.....	19
1.1. La sixième crise de la biodiversité.....	19
1.1.1. <i>Les chiffres</i>	19
1.1.2. <i>Les causes</i>	20
1.2. Les règles d'assemblage en communautés.....	20
1.2.1. <i>La théorie des filtres et théorie des niches</i>	20
1.2.2. <i>Les interactions interspécifiques, ou « architecture de la biodiversité »</i>	22
1.2.3. <i>La compétition comme mécanisme structurant des guildes</i>	23
1.3. La structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes...	24
1.3.1. Les interactions trophiques et les processus écosystémiques....	25
1.3.2. Les interactions de guildes et la complémentarité des fonctions.	25
1.3.3. Liens diversité – fonctionnement des écosystèmes.....	26
1.4. Conséquences de la perte de la biodiversité sur les fonctions et les services écosystémiques.....	27
1.4.1. Les services écosystémiques.....	27
1.4.2. Impact de la baisse de la biodiversité.....	27
2. La biodiversité agricole : rôle dans la production agricole et méthodes de conservation.....	29
2.1. Les services écosystémiques fournis par les insectes en agriculture.....	29
2.1.1. <i>Les ennemis naturels et le service de régulation des ravageurs de culture</i>	29
2.1.2. <i>Les pollinisateurs et le service de pollinisation des cultures</i>	29
2.2. Importance de la biodiversité agricole sur la production et la stabilité des services associés.....	30
2.2.1. <i>Effet de la diversité d'ennemis naturels sur le contrôle biologique</i>	31
2.2.1. <i>Effet de la diversité de pollinisateurs sur la pollinisation des cultures</i>	31
2.3. Diversifier les systèmes agricoles pour favoriser les services écosystémiques : de la théorie à la pratique.....	33
2.3.1. <i>Rôles de la diversité végétale dans les systèmes agricoles</i>	33
2.3.2. <i>Les méthodes de diversification des systèmes agricoles : de l'échelle locale à l'échelle paysagère</i>	35
2.3.3. <i>Effets sur les insectes bénéfiques et les services écosystémiques</i>	37
2.3.4. <i>Vers des stratégies de diversification multi-services ?</i>	38

3. Revue bibliographique : Interactions among beneficial arthropods : combining ecological theory with agroecological management.....	39
Résumé.....	39
Abstract.....	41
Introduction.....	41
1. Intra-guild ecological interactions among beneficial insects and its effects on ecosystem service provision.....	44
1.1. <i>Interactions among natural enemies</i>	44
1.2. <i>Interactions among pollinators</i>	49
2. Inter-guild ecological interactions among beneficial insects and its effects on ecosystem service provision.....	54
2.1. <i>Predation of pollinators by natural enemies</i>	54
2.2. <i>Competition between pollinators and natural enemies for floral resources</i>	55
2.3. <i>Facilitative interactions</i>	57
3. Research perspectives and implications for agroecological management..	58
References.....	61
4. Objectifs et problématique de la thèse.....	79
MATERIELS ET METHODES.....	83
1. Organismes étudiés.....	84
1.1. Les pucerons des céréales.....	84
1.2. La guildes des parasitoïdes des pucerons des céréales.....	85
1.3. La guildes des abeilles.....	87
1.4. Les syrphes.....	89
2. Sites d'études.....	90
2.1. Zone d'étude autour de la Gacilly, Morbihan.....	90
2.2. L'observatoire Zone Atelier Armorique Sud.....	90
3. Acquisition des données biologiques.....	92
3.1. Les réseaux trophiques pucerons – parasitoïdes – hyperparasitoïdes.....	92
3.2. Les pollinisateurs.....	95
PARTIE I: Effet des stratégies de diversification sur l'utilisation des ressources et les interactions intra-guildes.....	97
Chapitre 1: Intra- and inter-guild interactions in an aphid-parasitoid-hyperparasitoid trophic foodweb hinder the effect of resource diversification	99
Résumé.....	99
Abstract.....	102
1. Introduction.....	102
2. Material and methods.....	104
3. Results.....	110
4. Discussion.....	116

5. Conclusion.....	120
References.....	122
Supporting Information.....	129
Chapitre 2 : Resource partitioning among a pollinator guild: a case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure.....	131
Contexte de l'étude.....	131
Résumé.....	133
Abstract.....	133
1. Introduction.....	134
2. Material and methods.....	138
3. Results.....	143
4. Discussion.....	149
5. Conclusion.....	155
References.....	157
Supporting Information.....	163
Chapitre 3 : Etude de la répartition spatio-temporelle des pollinisateurs au sein de parcelles de céréales sur la flore cultivée ou spontanée.....	165
Questions et hypothèses.....	165
Matériels et méthodes.....	166
Résultats préliminaires.....	167
Discussion préliminaire.....	170
Perspectives.....	171
PARTIE II: Effet des stratégies de diversification sur l'utilisation des ressources et les interactions inter-guildes.....	173
Chapitre 4 : Multi-functional vegetation scheme causes antagonistic effects on natural enemy and pollinator enhancement: a multi-spatial scale study...	175
Résumé.....	175
1. Introduction.....	177
2. Material and methods.....	180
3. Results.....	184
4. Discussion.....	188
References.....	192
Supporting information.....	197
Chapitre 5 : Physiological and behavioural responses of two natural enemies to exploitative competition for floral resources.....	201
Résumé.....	201
Abstract.....	203
1. Introduction.....	204
2. Material and methods.....	206
3. Results.....	215
4. Discussion.....	222

References.....	226
DISCUSSION GENERALE.....	231
1. Approche multi-échelle de l'utilisation des ressources par différents groupes.....	235
1.1. Des réponses contrastées des différents groupes à plusieurs échelles spatiales.....	235
1.1.1. <i>Echelle du paysage</i>	235
1.1.2. <i>Echelle de la parcelle</i>	236
1.1.3. <i>Echelle de la plante</i>	237
1.2. Vers une étude temporelle des assemblages des communautés.....	238
2. Effet de la diversification des ressources sur les interactions entre insectes bénéfiques.....	239
2.1. Interactions trophiques.....	239
2.2. Interactions de compétition.....	240
2.2.1. <i>Au sein d'une même guilda</i>	240
2.2.2. <i>Entre guildes</i>	242
3. Perspectives des gestion agro-écologique.....	245
3.1. Aménagement de la parcelle au paysage.....	245
3.2. Vers une approche fonctionnelle des paysages.....	248
Conclusion.....	249
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	251
ANNEXES.....	267
Liste des productions scientifiques.....	268
Activités scientifiques complémentaires.....	273

Cadre institutionnel et financement

Les travaux présentés dans ce manuscrit sont le résultat d'une thèse CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche), dispositif financé par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche et l'ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie) pour renforcer les liens entre le secteur privé et secteur public de la recherche. La thèse a été réalisée au sein de l'entreprise Yves Rocher (et plus particulièrement le Service Agronomique du Pôle Cosmétique Végétale, La Gacilly) avec un encadrement scientifique réalisé au sein du laboratoire de recherche ECOBIO (UMR 6553 CNRS-Université de Rennes 1).

Cette thèse est aussi le résultat de collaborations avec d'autres laboratoires de recherche. L'étude des réseaux trophiques pucerons-parasitoïdes-hyperparasitoïdes, et en particulier l'identification des insectes par méthodes morphologiques et moléculaires, a été possible grâce à une collaboration avec l'UMR IGEPP de l'INRAE – Agrocampus Ouest, financé par le projet FLEUR. L'échantillonnage des pollinisateurs dans la Zone Atelier Armorique (ZAAR) et les analyses paysagères qui ont suivies sont le fruit de deux projets avec l'UMR BAGAP de l'INRAE, DIVAG (Effet de la DIVERSIFICATION Végétale non cultivée et cultivée, à l'échelle locale et du paysAGE, sur les communautés d'insectes impliqués dans la pollinisation et le contrôle biologique) en 2019, financé par la ZAAR, suivi de FLORAG (cartographies fonctionnelles des ressources FLORales locales et paysAGères : quels effets sur les communautés d'insectes pollinisateurs ?) en 2020, financé par l'OSUR (Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes).

La réalisation des expériences, la participation à des formations, des colloques nationaux ou internationaux, le financement de stagiaires, etc... ont été financés par Yves Rocher, l'Université de Rennes 1, l'UMR ECOBIO, ainsi que le Groupement De Recherche Pollinéco, la Fondation Yves Rocher et l'école doctorale EGAAL.



Remerciements

Cette thèse parle d'interactions. Interactions entre insectes d'une même guildes, de guildes différentes, de niveaux trophiques différents, interactions entre plantes et insectes, interactions positives et interactions négatives, BREF cette thèse parle de la complexité des liens entre êtres vivants qui est la base du fonctionnement des écosystèmes. Au-delà de son sujet, cette thèse est aussi le fruit d'interactions multiples et pour le coup positives. J'ai été plongée au cœur d'un réseau complexe qui m'a permis de vivre trois années riches, tant scientifiquement qu'humainement. Merci à chacun des membres de ce réseau de m'avoir fourni les ressources essentielles à l'écriture de cette thèse, chacun à sa manière, chacun à son échelle.

Je voudrais tout d'abord remercier **Cécile** et **Joan**, mes mentores, mais surtout mes modèles de wonder women scientifiques. Vous m'avez fourni la matière, la connaissance, la passion de la recherche, mais surtout un soutien humain que je n'oublierai pas. Vos traits de caractères complémentaires me remotivent en toutes circonstances. Un petit tour dans ton bureau, Cécile, et mon sujet de thèse faisait des étincelles. Un petit mail de toi, Joan, et je repartais au quart de tour ! Et vos qualités scientifiques, redondantes (oui, parce que vous étiez quand même souvent d'accord), ont assuré la disponibilité de l'une de vous même dans les moments les plus perturbés ! Merci encore d'avoir cru en moi, d'avoir essayé de me faire croire en moi et de m'avoir poussée à aller chercher toujours plus loin !

A l'Herbier, vous m'avez fourni l'optimisme, la conviction qu'avec une poignée de personnes motivées, on peut changer le monde... Je ne vous le dirai jamais assez, bravo, bravo pour toutes ces innovations humaines et écologiques, bravo de vouloir transmettre vos convictions et vos passions, et surtout bravo car vous y arrivez ! **Cécile**, merci pour ta douceur, ton empathie et ton optimisme ! **Valérie**, merci pour ta gentillesse, ta motivation et ses heures de bavardages dans la voiture ! **Eléonor** et **Ophélie**, merci pour ces moments partagés (même si pas assez nombreux à mon goût), les histoires les plus drôles, et juste pour être les meilleures witches de Hogwarts ! **Violaine**, **Thierry**, **Daniel**, **Isabelle**, **Isabelle**, **Britta**, **Joël**, **Céline**, **Louise**, **Lise**, et à tout l'**Herbier**, merci pour cette bonne humeur dans ce bureau et cette dynamique toujours positive ! A toutes ces personnes au sein du Pôle Cosmétique Végétale et de la Fondation avec qui j'ai interagis, merci à toutes pour votre intérêt réel pour mon travail, vos points de vus extérieurs, et

pour toutes ces opportunités pour vulgariser ma recherche auprès du grand public ! C'était plus que formateur.

A **Sandrine Petit-Michaut, Philippe Jeanneret, Mathilde Baude** et **Adrien Rusch**, qui avaient généreusement accepté d'évaluer mon travail, merci ! Dans l'attente d'interactions fructueuses prochaines !

Thank you to the members of my PhD committee, **Anne Le Ralec, Matthias Albrecht, Audrey Alignier** and **Aude Vialatte**. Thank you for your help, advice and enlightening interactions.

Evidemment, merci à tous **les agriculteurs** qui ont permis à nos petites mains de venir récolter des données dans leurs champs ! Merci pour votre confiance, pour votre intérêt et votre implication. Merci pour le beau métier que vous réalisez.

Anne, merci aussi pour cette opportunité de formation à la biologie moléculaire ! **Franck** et **Estelle**, ce fut un plaisir de partager ces moments derrière une pipette avec vous. Vous avez été une solide (enfin presque Franck ;)) aide pour à mon esprit tête en l'air ! **Stéphanie, Christelle**, pour votre aide absolument irremplaçable dans l'identification de nos petites bêtes favorites, merci !

Stéphanie et **Audrey**, merci pour cette belle motivation et ces abondances d'idées qui font que nos projets continuent les uns après les autres ! Stéphanie, un grand merci pour tes cours particuliers de cartographie des paysages !

Merci à **Maël**, pour identifier mes abeilles, m'avoir appris à identifier les syrphes, entre autres ! Merci à **Patrick** pour m'avoir transmis ta passion des abeilles. Merci au GDR Pollineco, et en particulier **Bertrand Schatz** et **David Genoud** pour ces opportunités merveilleusement bien situées pour apprendre à identifier les abeilles ! **Romuald**, pour la montagne de travail que je te donne, même après la fin de ma thèse !! J'espère que tu ne seras pas trop dégoûté des abeilles ! Merci 1000 fois (soit à peu près le nombre d'abeilles que tu étales !).

Rémi et **Thierry** ! Merci merci merci, sans vous beaucoup d'expériences n'auraient pas été possibles ! Merci pour tous les petits soins que vous apportez aux plantes, et à tous les petits soins apportés à nous ! **Romain** et **Olivier**, merci pour l'aide de terrain, la bonne

humeur, et tous les dépannages de matériels ;). Encore merci à **Stéphanie** (tu étais sur tous les fronts), à **Benoît**, et plus généralement à ECOLEX pour l'aide sur le terrain.

Un immeeeeense merci à vous, **Patricia** et **Bertrand**, pour la patience dont vous avez fait preuve envers mes capacités administratives limitées... Je crois que mes projets t'en ont fait voir de toutes les couleurs Patricia (mais parfois, parfois seulement, c'était vraiment de la malchance ;) ! Merci **Valérie**, merci **Isabelle**, et merci **Mariette**, sans qui la recherche ne pourrait se faire !

A mon « armée de stagiaires ». C'est vrai que vous étiez nombreux, mais j'espère vous avoir apporté autant de connaissances/compétences que vous m'en avez apportées, et que cette relation était mutualiste plus que parasitaire ;) j'ai en tout cas l'impression d'avoir beaucoup grandi en essayant de vous encadrer, et je vous remercie pour le travail de qualité et la bonne humeur que vous avez fourni ! Dans l'ordre d'apparition, je remercie : **Benjamin** (oui oui, j'essaie encore d'apprendre à reconnaître les arbres !), **Maximilien** (pour les heures de labo que tu as faites sans nous...), **Thomas N.** (malgré « la pire semaine de ta vie » ;), moi j'ai bien aimé le terrain avec toi !), **Caroline** (pour ce bel enthousiasme et cette curiosité scientifique, ne les change pas !), **Maëva** (pour ton énergie contaminante !), **Ludovic** (ouiiii tu as été à la hauteur de nos attentes, et plus encore!), **Thomas B.** (pour ton autonomie et ta passion de la recherche), **Morgane** (pour tes yeux de lynx à la recherche des pucerons), **Clara** (pour ces très agréables moments passés sur le terrain), **Julien** (très heureuse de t'avoir fait découvrir ce monde des insectes !), **Ondine** (pour ton enthousiasme débordant et ton organisation impressionnante), **Nathan** (même si nos interactions sont restées devant un écran, elles étaient des plus enrichissantes !).

Merci aux membres de l'équipe PAYSACLIM et ESDD, pour l'environnement scientifique stimulant, et plus généralement avec tous les membres d'ECOBIO avec qui j'ai eu la chance d'interagir.

Aux doctorants d'ECOBIO, parce que se serrer les coudes, ça fait du bien ! **Morgane**, **Claire**, **Mickaël**, **Léa**, **Julien**, **Benjamin**, **Gbenga**, **Tomas** ! Nos rencontres ont été plutôt rares, mais n'en restent pas moins riches et je ne doute pas qu'on restera en contact. **Sacha**, **Rémi**, à tous ces bars que nous n'avons finalement pas faits ! Mais que nous ferons ! **Victor**, merci pour ton aide, ton humour (bien qu'un peu lourd parfois hein, ne prends pas

la grosse tête ;) et ta bonne humeur qui n'ont pas été de trop par moments ! Ah oui, et pour la musique bien sûr ;). **Soumen**, thank you for your edifying presence in our office and outside (and your delicious Biryani). I am so happy we met!

Aux anciens, car un laboratoire de recherche n'est-il pas le siège du turn-over perpétuel de la communauté des doctorants ? **Youn, Thomas, Maxime Dah**, merci d'avoir été les premiers à interagir avec le mini moi toute timide ! Merci pour les conversations multi-sujets, les jeux, et bien sûr les gâteaux !! **Kevin**, pour avoir mis la barre haute et attrayante. We took care of ourselves! **Maxime Dam**, mon plus-que-collègue, co-doctorant, ami. On a commencé à quatre pattes dans les champs en hiver, et voilà comment ça finit ! ;) On se revoit vite !

Gorenka, Alexander, for these awesome, colourful, plenty and yummy moments. Love you! **Julie** and **Matthias**, for your AMAZING optimism, miss you already, and little **Alex. Lucy**, thank you for those great moments, your help and amazing music tastes! Enjoy your new life! **Manuele** – the – wise, thank you for sharing your wisdom. **Marta**, thank you for your joyfulness, your precious advice, and just for being the nicest person ever. Thanks to you both for this amazing time together.

A mes amis, parfois loin géographiquement mais toujours proches émotionnellement. **Mélanie, Lucile**, que dire de plus ? Vous m'avez soutenues tout au long de cette thèse, comme vous m'aviez soutenue avant, et comme vous le ferez encore pendant longtemps je n'en doute pas ! Mais comme c'est quand même mieux de se voir en vrai, attendez-vous à me voir débarquer bientôt ! **Axelle** ! (Dr) On se voit plus maintenant que tu es loin que quand on était à une h de route ! Que veux-tu, avec nos emplois du temps de ministres ! Mais regarde où on en est maintenant !!! :D On n'aurait jamais cru ça dans notre petite chambre de prépa ! **Eva**, pour m'avoir montré le chemin de la recherche avec brio, tout en devenant mon amie ! **Emilie, Caro, Lucile, Ewen, Amaury, Auria, Adrien, Flavie, Florian, Théo, Camielsa, Leo**, c'est bien vrai que je ne suis pas la meilleure pour garder contact, mais c'est toujours un immense bonheur de vous revoir !

Parce que l'aspect temporel des interactions n'est pas à négliger ! A **Victor**, pour le bon, le moins bon, pour le soutien que tu m'as apporté pendant un temps (long) et pour la confiance en moi que tu m'as fait acquérir.

Et bien sûr, à tous mes fabuleux amis rennais qui m'ont supporté (angliscisme ?) au quotidien, durant cette dernière ligne droite ! Je vous ai finalement tous rencontrés très récemment, mais ces interactions n'en sont pas moins profondes, au contraire. Vous avez tous eu un rôle important sur mon développement de ces derniers mois, et ma capacité à appréhender la fin de la thèse ! Merci énormément pour ça, j'espère vous rendre un minimum la pareille ! **Lorène**, peut-être aura-t'il été le bienvenu ce confinement finalement ? Je ne peux en tout cas pas regretter ces deux mois passés avec toi ! Et pour tous les autres qui ont suivis ! Pour un soutien H24 (sans rire), adapté à toutes les circonstances (boost pour travailler, réconfort, regain de confiance en soi et j'en passe), appelez Lorène ! **Laura**, ma maman-colloc, j'écris ces lignes pendant que tu m'encourages à côté de moi ;) Merci encore, il me tarde d'avoir le temps de réaliser tous nos projets artistiques ! **Mathilde** ! C'était magnifique de faire ta rencontre en marchant. A quand la prochaine ? **Marie Anne**, pour ton humeur toujours au top ! **Bérengère**, pour nos futures prouesses musicales ! **Kaïna**, pour ces discussions sur la vie toujours plus enrichissantes, ces beaux moments et ton soutien ! Pour votre dynamisme, pour ces week-ends à la mer tellement bénéfiques, ces massages, ces projets manuels et artistiques, tout ce chocolaaaaat (et cookies), merci les fiiiiilles !!!!! **Yacine**, pour m'avoir remis une demi-tête dans les problématiques agronomiques ! Merci pour ta présence et ta patience, et bien sûr pour avoir été mon dictionnaire :) ! Et bien entendu, **Tinatine**, un grand merci à toi, pour m'avoir sorti la tête de là ! M'avoir refait découvrir le plaisir de chanter, danser, flâner dans les rues, ou de se porter comme ses débiles sur la plage ! Et pour me faire sortir de ma zone de confort, mais en me mettant des coussins partout ;). Prends soin de toi.

Enfin, à ma famille, qui a toujours cru en moi. Sif, déjà, pour me faire rire tous les jours ! Maman, Papa, pour m'avoir toujours soutenu dans mes objectifs, et m'avoir poussé à aller toujours plus loin. Louison, Simon, pour être les meilleurs ! Mamie, pour ton écoute et tes conseils ! Papi, je crois que tu es celui qui m'a initié aux curiosités de la nature, et je sais que tu aurais été très fier de me voir dans cette voie. Mamy, Papy, thank you for your constant belief in my capabilities, your proximity despite the distance. Love you all !

Merci à tous, et bonne lecture.

INTRODUCTION

GENERALE

L'une des questions fondamentales de l'écologie des communautés est de comprendre comment les espèces s'assemblent, se distribuent et interagissent (Leibold *et al.*, 2004) et comment cela impacte le fonctionnement des écosystèmes. Ces questions sont d'autant plus importantes dans le contexte actuel de perte de la biodiversité, suivie de la perte des fonctions et services que fournit cette biodiversité. Ces concepts sont présentés en première partie de l'introduction, puis sont appliqués dans le contexte des systèmes agricoles en deuxième partie se terminant sur les stratégies de diversification végétale pour soutenir la biodiversité agricole. La troisième partie fait un focus sur les interactions entre insectes bénéfiques en agriculture et leurs effets sur les services écosystémiques associés, avec une ouverture sur des perspectives de gestion agroécologique. Cette troisième partie fait l'objet d'une revue bibliographique en cours de préparation. Enfin, cette introduction se termine par la problématique de thèse et les questions de recherche qui en découlent.

1. La biodiversité en crise : causes et conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes

1.1. La sixième crise d'extinction de la biodiversité

1.1.1. Les chiffres

L'avènement du livre « Silent Spring » (Rachel Carson, 1962), liant disparition des oiseaux dans les milieux agricoles occidentaux et facteurs anthropiques, a joué un rôle phare dans la prise en compte de la perte de la biodiversité par le monde scientifique, politique, ainsi que par la société. Depuis, des chiffres alarmants sortent dans les publications scientifiques comme dans les médias grand public, tels qu'une diminution de 75% de la biomasse en insectes durant ces 27 dernières années (Hallmann *et al.*, 2017). Cette « sixième crise d'extinction de la biodiversité » (Thomas, 2004) toucherait tous les groupes taxonomiques et tous les écosystèmes, terrestres ou marins (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Pereira *et al.*, 2012; Pimm and Raven, 2000). En particulier, la biodiversité végétale (Baessler and Klotz, 2006; Fried *et al.*, 2009; Luoto *et al.*, 2003; Robinson and Sutherland, 2002) et animale (Biesmeijer, 2006; Potts *et al.*, 2010; Tscharntke *et al.*, 2012) paraît particulièrement concernée dans les milieux anthropisés. La synthèse sur la biodiversité du Millenium Ecosystem Assessment (2005) montre un impact sur les diverses composantes de la biodiversité, que ce soit aux niveaux écosystémique, taxonomique ou génétique. D'après ce rapport, la majorité des espèces connaissent une diminution majeure de la taille de leur population et de leur distribution. Le taux d'extinction d'espèces est estimé avoir été multiplié par 1000 par rapport aux données fossiles, et les modèles prédisent une accélération de ce processus. Dans les groupes taxonomiques les plus étudiés, entre 10 et 50% des espèces sont classées en voie d'extinction. De plus, du fait de la disparition d'espèces inféodées à des milieux naturels et à l'introduction d'espèces invasives, les assemblages d'espèces semblent être plus homogènes entre les différentes zones géographiques. Enfin, une diminution de la diversité génétique est aussi observée au sein des espèces et/ou populations. Cette baisse de variabilité génétique limite directement la résilience et l'adaptabilité des espèces/populations, ce qui augmente leur risque d'extinction.

1.1.2. Les causes

On estime les causes de la diminution de la biodiversité comme étant multifactorielles et majoritairement anthropiques (Benton *et al.*, 2003; Pimm and Raven, 2000). Tous les écosystèmes ont connu, de façon plus ou moins poussée, des transformations liées aux activités humaines, en particulier depuis la « révolution verte », période correspondant à une intensification profonde des pratiques agricoles pour répondre aux besoins croissants des populations (Foley *et al.*, 2005; Robinson and Sutherland, 2002; Tilman, 1999). L'impact majeur de cette intensification a été la destruction d'habitats naturels et leur fragmentation pour augmenter les surfaces agricoles (Foley *et al.*, 2005). En plus de la perte directe des biotopes, les pratiques agricoles en elles-mêmes ont entraîné une homogénéisation des paysages, avec un remembrement des parcelles, l'utilisation d'un nombre de plus en plus restreint d'espèces cultivées et de variétés génétiquement homogènes, entraînant une perte de la biodiversité végétale cultivée et spontanée (Baessler and Klotz, 2006). L'utilisation du labour, d'intrants chimiques (fertilisants, pesticides...) et l'émission de polluants dans le sol, l'air et l'eau ont des effets létaux ou sub-létaux sur la biodiversité agricole, mais aussi non-agricole, en particulier dans les écosystèmes aquatiques (Desneux *et al.*, 2007; Tilman, 1999). De plus, le changement climatique, lié à l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre dues aux activités anthropiques, se traduit par une augmentation moyenne des températures et des événements climatiques extrêmes (IPCC, 2013). De tels changements abiotiques ont un impact sur la survie de certaines espèces, leur distribution et leur phénologie (Willis and Bhagwat, 2009), ainsi que sur les interactions entre espèces (Uelmen *et al.*, 2016).

C'est l'ensemble de ces facteurs, appelés « changements globaux », qui impactent les abondances, diversités et distributions des espèces. Ces changements d'assemblage d'espèces vont modifier le fonctionnement des écosystèmes. Pour comprendre ce point, nous présentons les principales règles d'assemblage des communautés, et le lien avec la fonctionnalité des écosystèmes.

1.2. Les règles d'assemblage en communautés

1.2.1. La théorie des filtres et théorie des niches

Comprendre comment les espèces s'assemblent en **communauté**, c'est-à-dire un ensemble d'organismes vivant dans un même espace-temps (Vellend, 2010), a fait l'objet

d'une conceptualisation sous la forme du **modèle des filtres** (Fig. 1). Cette théorie prédit que la présence des espèces dans un habitat donné est le résultat d'une succession de filtres agissants à différentes échelles spatio-temporelles, chaque filtre excluant des espèces ne possédant pas une combinaison spécifique de **traits biologiques ou fonctionnels** à partir d'un pool d'espèces global (Keddy, 1992). Un trait fonctionnel est une caractéristique morphologique, physiologique, comportementale ou phénologique, mesurée à l'échelle de l'individu, qui affecte sa performance individuelle (Cadotte *et al.*, 2011; Violle *et al.*, 2007). Ces attributs représentent la capacité de l'organisme à répondre à des changements de l'environnement (**trait de réponse**) ou à modifier les propriétés de son environnement (**trait d'effet**, voir 1.3) (Lavorel and Garnier, 2002). Les facteurs filtrant du pool total d'espèces au pool réel d'espèces ont été organisés en trois principaux filtres, agissant successivement : les contraintes de dispersion, les contraintes environnementales, et enfin les interactions biotiques (Belyea and Lancaster, 1999).

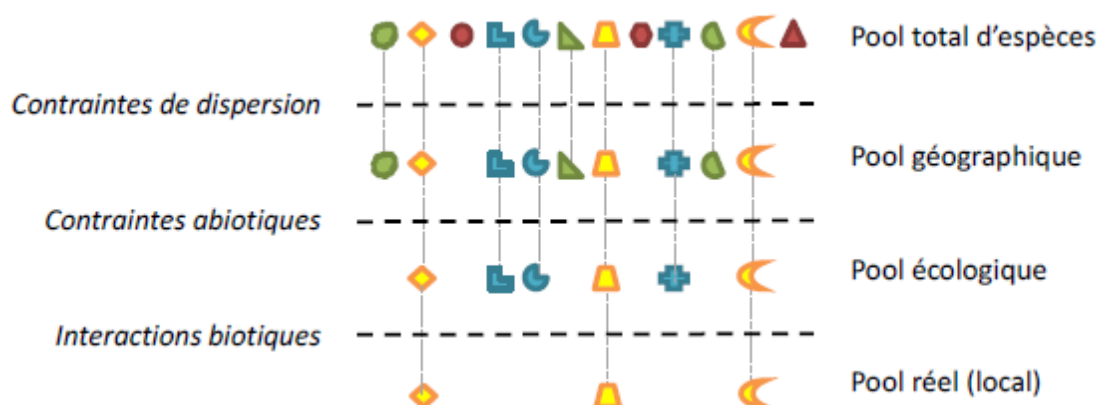


Figure 1: Schématisation de la théorie des filtres, représentée par les traits horizontaux, excluant des espèces (polygones) en fonction de leurs traits de réponses (couleur des polygones). Source : Carrié, 2016

Ainsi, comprendre les conditions de coexistence des espèces revient à comprendre comment chaque espèce répond aux contraintes abiotiques et biotiques de son environnement. Chaque espèce est caractérisée par sa **niche écologique** qui a été définie par Hutchinson (1959) comme étant un espace à n dimensions, chaque dimension correspondant à une ressource exploitée par cette espèce ou à une condition environnementale nécessaire au développement de sa population. On distingue la **niche écologique fondamentale**, qui contient toutes les ressources et conditions environnementales permettant potentiellement l'existence d'une espèce ; et la **niche**

écologique réalisée, qui contient les dimensions réellement utilisées par cette espèce dans un milieu donné. Le passage de la niche fondamentale à la niche réalisée se fait par la prise en compte des interactions biotiques avec d'autres espèces.

1.2.2. Les interactions interspécifiques, ou « architecture de la biodiversité »

Cet élégant qualificatif a été utilisé par certains auteurs pour mettre en avant l'importance des interactions interspécifiques dans le maintien de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Bartomeus *et al.*, 2016; Bascompte and Jordano, 2007). L'interaction écologique entre deux individus d'espèces différentes peut être vue comme l'unité fondamentale de réseaux complexes d'interdépendances entre espèces qui va avoir un rôle structurant sur les communautés (Tylianakis and Binzer, 2014; Tylianakis *et al.*, 2008).

Les interactions avec les autres espèces sont un facteur majeur de modification de la taille des niches : les interactions négatives vont diminuer la taille des niches écologiques des espèces (par exemple via un processus de spécialisation), alors que certaines interactions positives (i.e. de facilitation) peuvent agrandir la taille de la niche réalisée en améliorant les conditions environnementales ou en facilitant l'accès aux ressources par exemple (Bruno *et al.*, 2003). Elles peuvent être **trophiques** ou **non-trophiques** et ont des effets variés sur **la fitness** de chacun des protagonistes, i.e. leur capacité à survivre et produire des descendants.

Les interactions trophiques correspondent à des interactions de consommation qui vont permettre un transfert d'énergie du consommé vers le consommateur. Cette interaction a donc un effet positif sur la fitness du consommateur et peut avoir soit un effet négatif sur la fitness du consommé (+/-, avec par exemple les interactions de prédation, parasitisme, herbivorie, etc...), soit positif lorsque cette interaction participe à l'augmentation de la reproduction du consommé (cas par exemple des plantes visitées par les nectarivores qui les pollinisent ; on parle alors de mutualisme (+/+)).

Les interactions non-trophiques sont d'autres mécanismes par lesquels les espèces peuvent influencer les unes sur les autres, par exemple en affectant la nutrition, la reproduction, la survie ou le comportement d'autres espèces (Kéfi *et al.*, 2012). Les interactions non-trophiques peuvent avoir des conséquences très diverses sur la fitness des protagonistes. Par exemple, on peut citer la compétition (-/-), l'amensalisme (-/0), le

neutralisme (0/0), l'antagonisme (+/-) et la facilitation (qui regroupe le commensalisme (+/0) et le mutualisme (+/+)).

En 1967, Root a défini la **guilde écologique** comme étant un groupe d'individus utilisant le même type de ressources d'une manière similaire, sans être particulièrement proches taxonomiquement (Simberloff and Dayan, 1991). Ainsi, une guilde est une communauté particulière, dont les membres vont avoir des niches écologiques proches et leurs interactions vont être centrées autour de ces ressources communes : ce sont les **interactions de guilde**, qui peuvent être trophiques (e.g. la prédation intra-guilde) ou non-trophique (e.g. la compétition). La compétition pour la ressource (nutritive, d'habitat, etc...) est l'interaction de guilde par excellence ; elle peut être considérée comme l'un des mécanismes fondamentaux du maintien de la diversité et du fonctionnement des écosystèmes via des phénomènes de partage de niche (Walter, 1991).

1.2.3. La compétition comme mécanisme structurant des guildes

La compétition pour les ressources (nutritives, habitat, etc...) est particulièrement étudiée dans le contexte de coexistence d'espèces d'une même guilde. On s'attend à ce que les membres d'une même guilde soient plus sujets à des interactions de compétition que des organismes de guildes différentes (Pianka, 1980), suite au chevauchement important de leurs niches écologiques. Les organismes partageant une même niche vont s'affecter mutuellement en réduisant l'accès de chacun aux ressources de cette niche. Cette réduction d'accès peut être soit physique (par exemple par combat, blocage...) : on parle alors de compétition par interférence ; soit se faire via la diminution de la quantité et/ou qualité de la ressource disponible, définie comme la compétition par exploitation (Tilman, 1982).

La théorie des niches (Hutchinson, 1959) prédit que des espèces partageant strictement la même niche écologique ne peuvent pas coexister, la compétition entre elles finissant par induire une exclusion compétitive. Au sein d'une guilde, la coexistence ne serait donc possible que suite à une **différenciation des niches**, encore appelée **partage de niche** (Levine and HilleRisLambers, 2009; Macarthur and Levins, 1967; Tilman, 1982). Cette différenciation peut se faire soit via un processus évolutif de spécialisation, soit par une modification plastique des dimensions de la niche.

La spécialisation d'une espèce va dépendre du nombre de dimensions réellement occupées par l'espèce dans un milieu donné. On distingue les espèces spécialistes, qui vont utiliser peu de ressources et/ou se développer dans peu de conditions environnementales, et les espèces généralistes, qui vont exploiter/se développer dans plusieurs dimensions. La différenciation de niche peut être liée à des spécialisations morphologiques (Heinrich, 1976), phénologiques (Losey and Denno, 1999), comportementales ou physiologiques (Walter, 1991). Cette spécialisation de niche est un moteur majeur de diversité au sein d'une guildes, avec les espèces d'une même guildes variant sur l'ampleur de leur niche écologique.

La différenciation de niche peut aussi se produire de façon **plastique** chez certains organismes, c'est-à-dire qu'elle ne se manifeste qu'en présence de compétiteurs. Cela peut se traduire par un changement de préférence de ressource (Thomson *et al.*, 1987), de degré de spécialisation (Fontaine *et al.*, 2008), de période ou de lieu de recherche de la ressource (Almohamad *et al.*, 2008) ou encore de comportement (Greenleaf and Kremen, 2006). Ces mécanismes peuvent se mettre en place via des processus d'apprentissage pour reconnaître la présence de compétiteurs et/ou la moindre qualité d'une ressource (Almohamad *et al.*, 2009; Leadbeater and Chittka, 2009).

1.3. La structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes

Le terme de « **groupe fonctionnel** » est relativement proche de celui de « guildes » : les membres d'un groupe fonctionnel partagent aussi les mêmes ressources, mais ce terme se réfère plutôt au processus écosystémique qui découle de l'utilisation de la ressource partagée par ce groupe (**la fonction**), alors que le terme de « guildes » est plutôt lié au partage de la ressource au sein du groupe (**la structure**) (Blondel, 2003). De plus, un « groupe fonctionnel » peut être caractérisé par d'autres traits qui ne sont pas liés à l'utilisation même des ressources ; on peut citer par exemple les capacités de dispersion des organismes, leur compétitivité, etc... Ainsi, on utilise plutôt le terme de « guildes » pour des questions sur la coexistence d'espèces, alors que le terme « groupe fonctionnel » est plutôt utilisé pour des questions sur le fonctionnement des écosystèmes (traits d'effet) ou leur réponse à l'environnement (traits de réponse) (Blaum *et al.*, 2011).

1.3.1. Les interactions trophiques et les processus écosystémiques

Les interactions trophiques sont souvent directement associées à des **processus écosystémiques**. Par exemple, les frugivores participent à la dissémination des graines, les détritivores au recyclage de la matière organique, les carnivores et herbivores au contrôle des organismes animaux et végétaux respectivement, etc... Dans le cas des interactions trophiques, les traits d'un individu liés à l'exploitation de la ressource vont donc être directement liés à sa capacité à fournir une **fonction**. La gamme des ressources utilisées est souvent le trait principal considéré pour prendre en compte la performance de l'espèce : par exemple, les espèces spécialistes sont souvent plus performantes que les espèces généralistes dans l'exploitation de leur ressource, mais seulement dans les conditions, plus restreintes, de leur niche écologique (Devictor *et al.*, 2010) (Fig. 2). D'autres traits importants à prendre en compte sont la taille des individus (trait lié à la quantité de ressource nécessaire), la capacité de dispersion, etc...

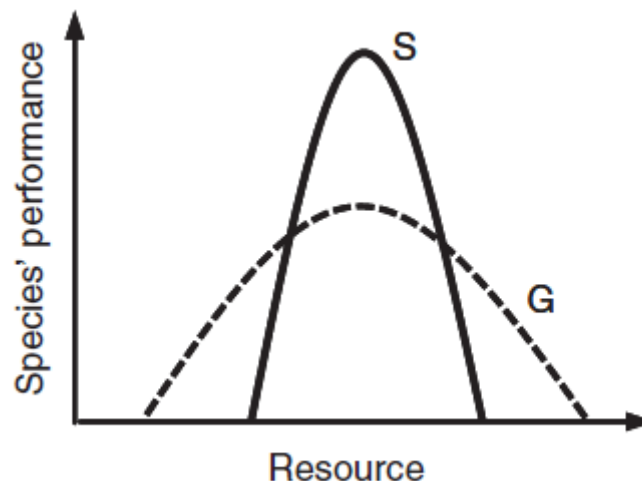


Figure 2 : Théorie de la spécialisation de Grinnellian, pouvant être décrite comme la variation de la performance d'une espèce selon une gamme de ressources donnée. La ligne pleine désigne la performance et l'utilisation des ressources des espèces spécialistes (S), et la ligne en pointillés des espèces généralistes (G). Source : Devictor *et al.*, 2010

1.3.2. Les interactions de guildes et la complémentarité des fonctions

La présence de compétiteurs peut modifier les stratégies d'utilisation de la ressource des individus, par exemple en évitant les zones avec une forte abondance de compétiteurs ou en modifiant la gamme de ressource. Ces modifications comportementales peuvent alors

entraîner une complémentarité entre les espèces dans la production de la fonction en favorisant un partage de la ressource et une meilleure utilisation globale de cette ressource (Blüthgen and Klein, 2011). Un changement de comportement alimentaire en présence de compétiteurs peut aussi augmenter la performance d'un individu d'une espèce dans la production de sa fonction (Greenleaf and Kremen, 2006).

De plus, comme vu précédemment, les interactions de guildes sont l'un des mécanismes de diversification au sein d'une guildes en favorisant une différenciation des traits des espèces. Le rôle de la diversité dans le fonctionnement des écosystèmes est présenté ci-dessous.

1.3.3. Liens diversité – fonctionnement des écosystèmes

Toutes les espèces d'une communauté ne participent pas de manière équivalente aux fonctions écosystémiques (Rusch *et al.*, 2015). En effet, la performance d'une espèce dans la production d'une fonction va dépendre des traits d'effets de ces individus. La diversité fonctionnelle représente la diversité de traits fonctionnels dans une communauté, ou au sens plus large, la diversité de niches ou fonctions (Cadotte *et al.*, 2011). Ainsi, un groupe fonctionnel avec une diversité fonctionnelle importante (i.e. des traits fonctionnels variés) va être plus efficace dans la production de la fonction grâce à une complémentarité entre les traits fonctionnels (Hooper *et al.*, 2005). Par exemple, des espèces à phénologies différentes peuvent se succéder sur une même ressource, induisant un maintien de la fonction sur une plus longue période, par rapport à des espèces actives à un court et même moment (Blüthgen and Klein, 2011).

Une plus grande diversité spécifique, pour une même diversité fonctionnelle, est associée quant à elle à une plus grande stabilité de la fonction grâce à la redondance fonctionnelle, c'est-à-dire la présence de traits redondants entre les espèces : c'est l'« Insurance hypothesis » (Yachi and Loreau, 1999). En effet, le maintien d'une fonction va être moins sensible aux variations environnementales et donc aux extinctions d'espèces lorsque plusieurs espèces présentent des traits redondants, mais une sensibilité différente aux perturbations (Fonseca and Ganade, 2001).

Enfin, plus la diversité spécifique est grande, plus la probabilité de présence d'espèces efficaces dans l'utilisation de la ressource et donc la production de la fonction est élevée : c'est l'effet d'échantillonnage. D'après certaines études, les espèces dominantes

pourraient être les plus importantes fonctionnellement (Kleijn *et al.*, 2015; Winfree *et al.*, 2015).

Ainsi, l'augmentation de la diversité fonctionnelle est associée à une meilleure productivité, alors que l'augmentation de la diversité spécifique diminue la probabilité de perte des fonctions et peut augmenter la probabilité d'espèces efficaces et complémentaires fonctionnellement. Les dimensions spécifiques et fonctionnelles de la diversité sont donc complémentaires pour comprendre comment les communautés fonctionnent, et en particulier dans le contexte de perte de la biodiversité, des processus et des fonctions écosystémiques (Blaum *et al.*, 2011).

1.4. Conséquences de la perte de la biodiversité sur les fonctions et services écosystémiques

1.4.1. Les services écosystémiques

Lorsque les processus écosystémiques ont un avantage direct pour les humains (c'est-à-dire pour leur survie et leur bien-être), ils sont appelés « **services écosystémiques** ». Les services écosystémiques ont été répartis en 4 catégories (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) : les services d'approvisionnements (nourriture, eau potable, fibres, énergie), de régulation (du climat, des maladies, du cycle de l'eau), de soutien (production primaire, formation des sols), et culturels (esthétique, religieux, récréatif, éducatif). Cette vision anthropocentrée du rôle de la biodiversité s'est accompagnée d'une appréciation économique de la valeur des processus écosystémiques, et donc de la nature (Costanza *et al.*, 1997). Cependant, nous nous limiterons dans cette thèse à considérer les services écosystémiques comme étant le résultat direct du processus écosystémique, ici la régulation des pucerons, et non le rendement de la culture ou le gain économique qu'ils représentent (Bartholomé and Lavorel, 2019).

1.4.2. Impact de la baisse de la biodiversité

L'impact de la baisse de la diversité spécifique et fonctionnelle sur les fonctions des écosystèmes et les services rendus par ces écosystèmes est aujourd'hui irréfutable et a été mis en évidence dans de nombreux écosystèmes (Cardinale *et al.*, 2012; Dainese *et al.*, 2019; Hooper *et al.*, 2005, 2012; Loreau *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2014). Comme vu précédemment, la diminution de la diversité fonctionnelle entraîne directement une

baisse de la diversité des fonctions, et la diversité spécifique une baisse de la stabilité des fonctions face aux plus grandes variabilités spatiales et temporelles liées aux changements globaux (Hooper *et al.*, 2005). Ainsi, des communautés moins diversifiées vont être plus sensibles à l'invasion d'espèces exotiques ou à des perturbations extrêmes. De plus, la disparition des espèces spécialistes, plus sensibles aux perturbations, entraîne une homogénéisation fonctionnelle de la biodiversité, avec quelques espèces généralistes remplaçant les niches de nombreuses espèces spécialistes (Clavel *et al.*, 2011). Si ces espèces généralistes assurent une stabilité de la fonction, elles sont néanmoins souvent moins performantes dans l'utilisation de la ressource que les spécialistes (Devictor *et al.*, 2010). Enfin, la perte de la biodiversité affecte les interactions trophiques et non-trophiques entre espèces, à tous les niveaux trophiques, impactant directement le fonctionnement des communautés (Bartomeus *et al.*, 2016; Tylianakis *et al.*, 2008) et donc les services rendus (Tylianakis and Binzer, 2014).

2. La biodiversité agricole : rôle dans la production agricole et méthodes de conservation

2.1. Les services écosystémiques fournis par les insectes en agriculture

Comme dans les autres écosystèmes, de nombreux services écosystémiques dans les systèmes agricoles dépendent de la biodiversité, comme la production de biomasse, la décomposition de la matière organique, le contrôle des organismes (végétaux ou animaux) non souhaités, ou encore la pollinisation (Hooper *et al.*, 2005). En particulier, les insectes (ci-après appelés « insectes bénéfiques »), dû à leur régime alimentaire et leur comportement d'exploitation des ressources, participent à trois services de régulation majeurs : la décomposition de la matière organique, qui ne sera pas abordée dans cette thèse, la régulation biologique des ravageurs, et la pollinisation des cultures.

2.1.1. Les ennemis naturels et le service de régulation des ravageurs de cultures

Le contrôle biologique est la résultante d'une interaction trophique entre un organisme phytophage (consommateur primaire) et un ennemi naturel (consommateur secondaire) qui va contrôler la population du consommateur primaire (Fig. 1). D'un point de vue agronomique, les insectes phytophages (appelés alors « ravageurs de cultures ») peuvent causer des pertes de rendement des cultures soit directement par l'herbivorie, soit indirectement par la transmission de pathogènes. Les ennemis naturels sont très divers d'un point de vue taxonomique et écologique. Les arthropodes prédateurs consomment directement les phytophages durant au moins un stade de leur vie ; les insectes parasitoïdes quant à eux se développent dans/sur un hôte durant leur stade larvaire ; enfin, les champignons entomopathogènes peuvent aussi jouer un rôle dans le contrôle des phytophages, mais ne seront pas abordés ici.

2.1.2. Les pollinisateurs et le service de pollinisation des cultures

La pollinisation des plantes est le processus de transfert du pollen de l'anthere d'une fleur au stigmate d'une même ou d'une autre fleur, permettant la fécondation et la formation de fruits et de graines. Si elle peut se réaliser par l'intermédiaire du vent (espèces

anémogames, telles que les Poacées) ou l'eau (espèces hydrogames), la pollinisation est souvent le résultat d'une interaction plante-animal (on estime qu'environ 90% des espèces sont zoogames), et en particulier plante-insectes (pollinisation entomophile) (Kearns *et al.*, 1998). Ces interactions sont considérées comme « mutualistes », car elles bénéficient à la fois à la plante (le transport de son pollen par l'animal) et à l'animal (la récolte de ressources en pollen et/ou nectar, qui est une interaction trophique). Tous les insectes floricoles (c'est-à-dire visitant les fleurs pour les ressources nutritives) ne sont pas pollinisateurs. L'efficacité pollinisatrice va dépendre majoritairement de la capacité de l'insecte à transporter du pollen (par exemple avec la présence de poils qui permettent l'accroche du pollen, le contact avec les anthères et le stigma lors du comportement de butinage, etc...) et de son taux de visite sur les fleurs d'une même espèce (selon l'abondance de l'espèce, ses besoins en ressources floricoles et à sa fidélité à une espèce florale (i.e. constance florale) qui vont impacter les probabilités de visite de fleurs de la même espèce) (Rader *et al.*, 2009). Ainsi, les insectes considérés comme ayant la meilleure capacité pollinisatrice sont les abeilles (Hymenoptera : Apoidea), les syrphes (Diptera : Syrphidae), les papillons (Lepidoptera), d'autres diptères et des coléoptères. Dans ce manuscrit, nous nous concentrerons sur les abeilles et les syrphes, qui sont les pollinisateurs majoritaires des cultures dans les systèmes agricoles européens (Michener, 2007). Les spécificités écologiques de ces deux taxons sont présentées dans la partie « Matériels et Méthodes ».

En plus de la reproduction des plantes sauvages, les insectes pollinisateurs sont par ailleurs indispensables à la production de certaines denrées agricoles. On estime que 76% des cultures sont au moins partiellement dépendantes de la pollinisation animale pour la production de fruits ou graines (Klein *et al.*, 2007). Cette dépendance peut-être plus ou moins importante selon la culture, allant de nécessaire pour la production de fruits (tel que de nombreux arbres fruitiers) à peu utile. La pollinisation entomophile ne participe pas seulement au rendement en termes de quantité, mais aussi en qualité des denrées (Bommarco *et al.*, 2012; Garibaldi *et al.*, 2013; Hoehn *et al.*, 2008).

2.2. Importance de la biodiversité agricole sur la production et la stabilité des services associés

D'après une récente méta-analyse conduite sur 89 études, la richesse spécifique en insectes bénéfiques améliore la provision des services écosystémiques de pollinisation et de contrôle biologique (Dainese *et al.*, 2019). L'abondance en insectes bénéfiques a aussi un impact bénéfique sur la provision des services d'après cette même méta-analyse, mais avec un effet moindre que la richesse spécifique (Dainese *et al.*, 2019). La dominance de certaines espèces clés semble aussi être un mécanisme crucial à la provision du service (Dainese *et al.*, 2019; Kleijn *et al.*, 2015; Winfree *et al.*, 2015).

2.2.1. Effet de la diversité d'ennemis naturels sur le contrôle biologique

Bien que la richesse spécifique en ennemis naturels augmente de façon générale le contrôle biologique, les études individuelles montrent des effets positifs, neutres ou négatifs de cette augmentation de richesse (Casula *et al.*, 2006; Griffin *et al.*, 2013; Jonsson *et al.*, 2017; Letourneau *et al.*, 2009; Straub *et al.*, 2008). Les effets positifs de la richesse sur le contrôle biologique peuvent s'expliquer principalement par une complémentarité des traits fonctionnels des espèces, par exemple l'utilisation de micro-habitats différents (comme les prédateurs du sol versus les prédateurs volants (Losey and Denno, 1998a)) ou une activité différente au cours de la saison ou de la journée (Ximenez-Embun *et al.*, 2014). Néanmoins, une augmentation de la diversité peut aussi augmenter les interactions, positives ou négatives, entre espèces, ce qui peut réduire le service rendu. La partie 3 de cette introduction reprend cette question plus en détails. Enfin, une augmentation de la richesse peut, par effet d'échantillonnage, augmenter la probabilité de présence d'une espèce plus efficace dans la production du service, ou au contraire une espèce qui limite le service (Jonsson *et al.*, 2017).

De nouveau, adopter une approche fonctionnelle des traits des espèces a été proposé pour expliquer cette variabilité de réponse de la diversité (Gagic *et al.*, 2015; Jonsson *et al.*, 2017). De nombreux traits fonctionnels ont été mis en avant pour comprendre la réponse du service à la diversité d'ennemis naturels, tels que la variation de taille des prédateurs dans la communauté (Rusch *et al.*, 2015), les préférences alimentaires, l'activité journalière, la densité de proies, la complexité de l'habitat, etc... (Jonsson *et al.*, 2017). Néanmoins, il est clair que l'augmentation de la richesse spécifique et de la redondance

fonctionnelle augmente la stabilité du service rendu (Macfadyen *et al.*, 2011; Peralta *et al.*, 2014).

2.2.2. Effet de la diversité de pollinisateurs sur la pollinisation des cultures

L'effet de la richesse des pollinisateurs versus une espèce dominante sur le service de pollinisation rendu a fait débat pendant longtemps. De nombreuses études ont montré qu'une plus grande diversité de pollinisateurs était le mécanisme principal de l'augmentation de la pollinisation des cultures (Carvalho *et al.*, 2011; Eeraerts *et al.*, 2019; Garibaldi *et al.*, 2013), alors que d'autres ont montré au contraire que c'est la dominance d'une espèce, en l'occurrence *Apis mellifera* (l'abeille domestique) qui a l'effet le plus important sur le service (Kleijn *et al.*, 2015; Winfree *et al.*, 2015). L'abeille domestique a été introduite partout dans le monde dans le but d'augmenter la pollinisation des cultures entomophiles et de produire du miel. Elle est aujourd'hui l'espèce dominante de la plupart des réseaux trophiques plantes-pollinisateurs (Torné-Noguera *et al.*, 2016). Néanmoins, une mortalité importante des ruches d'abeilles domestiques est observée depuis plusieurs décennies (Potts *et al.*, 2010). Cette diminution drastique des pollinisateurs domestiques serait multi-factorielle, comprenant l'augmentation des parasites et des pathogènes, la diminution de la diversité génétique, les pratiques apicoles de transhumance, les pesticides, la perte des ressources florales, etc... De plus, l'efficacité pollinisatrice de l'abeille domestique semble fluctuer en fonction des cultures (Eeraerts *et al.*, 2019). Face à cette perte du service écosystémique, le rôle des pollinisateurs sauvages dans la pollinisation des cultures est d'autant plus important à évaluer (Winfree *et al.*, 2007).

Les communautés de pollinisateurs présentent une diversité de traits élevée, permettant une utilisation différentielle de la ressource d'un point de vue spatial, temporel, de préférence alimentaire ou de comportement d'alimentation. Un partage spatial de la ressource est observé à l'échelle de la fleur (Chagnon *et al.*, 1989; Hoehn *et al.*, 2008), de la plante (Hoehn *et al.*, 2008) et du paysage (Mandelik *et al.*, 2012; Westphal *et al.*, 2006). D'un point de vue temporel, les espèces présentent une utilisation de la ressource différentielle au cours d'une journée (liée à des préférences de températures différentes par exemple) et au cours d'une saison (phénologies différentes) (Hoehn *et al.*, 2008; Pinkus-Rendon *et al.*, 2005; Stone *et al.*, 1999). La longueur de la langue (spécialisation morphologique) est très corrélée aux préférences florales (les abeilles à langue longue

vont préférentiellement se nourrir sur des fleurs à corolle profonde) (Heinrich, 1976). Même au sein des généralistes, un degré de spécialisation alimentaire est souvent observé, par exemple au sein des syrphes (Lucas *et al.*, 2018). Cette complémentarité de traits entre espèces ou groupes fonctionnels de pollinisateurs a un effet positif sur la pollinisation des plantes (Albrecht *et al.*, 2012; Fontaine *et al.*, 2005; Fründ *et al.*, 2013). De plus, une plus grande diversité de pollinisateurs permet une plus grande stabilité du service (Winfree and Kremen, 2009), que ce soit en réponse aux perturbations (par exemple, les syrphes sont moins sensibles aux perturbations que les abeilles (Rader *et al.*, 2016)) ou aux conditions climatiques (Brittain *et al.*, 2013a). Ainsi, faire reposer la pollinisation des cultures uniquement sur une espèce paraît non viable à long terme, et conserver la diversité des pollinisateurs dans les systèmes agricoles pourrait permettre une meilleure résilience des systèmes agricoles face aux perturbations.

Les insectes bénéfiques sont particulièrement affectés par les pratiques agricoles, via une modification de la disponibilité des ressources nutritives et structurelles (i.e. habitats, refuges, site de ponte...) (Cardinale *et al.*, 2012), et via des effets directs sur leur survie (Desneux *et al.*, 2007). Or, la diversité de ces insectes a un rôle essentiel dans la production et la stabilité des services écosystémiques en agriculture, et donc les rendements agricoles. Diversifier les paysages agricoles pour favoriser les populations de ces insectes est donc essentiel du point de vue de la conservation des espèces, mais aussi pour maintenir les services écosystémiques qui leur sont associés.

2.3. Diversifier les systèmes agricoles pour favoriser les services écosystémiques : de la théorie à la pratique

2.3.1. Rôles de la diversité végétale dans les systèmes agricoles

Pour pallier la perte de la biodiversité et de ses services associés dans les systèmes agricoles, une solution est de fournir des ressources nutritives et structurelles aux ennemis naturels et pollinisateurs via l'augmentation de la quantité et de la diversité de végétaux dans les systèmes agricoles (Altieri and Letourneau, 1982; Landis *et al.*, 2000; Wratten *et al.*, 2012). Des études empiriques ont mis en évidence un lien fort entre la diversité végétale et les niveaux trophiques supérieurs, et de nombreuses théories

expliquent cet effet aux différents niveaux trophiques. Ces théories ont été mises en évidence plutôt pour les systèmes plantes-phytophages-ennemis naturels, mais peuvent aussi être applicables aux réseaux plantes-pollinisateurs (les pollinisateurs étant eux aussi phytophages, mais nectarivores et mutualistes).

La diversité végétale influence premièrement l'abondance et la diversité des consommateurs primaires, i.e. les phytophages antagonistes (herbivores) et mutualistes (pollinisateurs) (Altieri and Letourneau, 1982; Poveda *et al.*, 2008). La « Resource Concentration Hypothesis » (Root, 1973) prédit par exemple que les phytophages spécialistes seront plus concentrés lorsque la plante hôte est plus concentrée, c'est-à-dire dans les communautés de plantes peu diversifiées. En effet, la plante hôte est alors plus attractive, accessible et adaptée au développement de l'insecte spécialiste. On peut s'attendre à un effet inverse dans les systèmes végétaux plus diversifiés, avec un effet de dilution de la ressource pour les consommateurs primaires spécialistes, entraînant une diminution de leur abondance. Parallèlement, la « Resource Specialisation Hypothesis » (Hutchinson, 1959) prédit qu'une plus grande richesse spécifique en plantes va augmenter la richesse spécifique en consommateurs primaires, en particulier en espèces spécialistes (Strong *et al.*, 1984). Enfin, la « More Individuals Hypothesis » démontre que la productivité du système étant plus importante lorsqu'il est plus diversifié, l'abondance de consommateurs devrait augmenter, et de façon concomitante la richesse spécifique de consommateurs (Srivastava and Lawton, 1998). Ainsi, un système végétal plus diversifié devrait comporter une communauté de consommateurs primaires plus riche et diversifiée, chaque espèce étant en plus faible abondance que dans un système végétal simple.

La diversité végétale influence aussi l'abondance et la diversité des consommateurs secondaires se nourrissant sur les phytophages (i.e. les ennemis naturels) (Haddad *et al.*, 2001) ce qui devrait augmenter leur contrôle, via différents mécanismes. Toujours suivant la « Resource Specialisation Hypothesis » et la « More Individuals Hypothesis », la richesse spécifique des consommateurs secondaires devrait être plus importante lorsque la richesse spécifique des consommateurs primaires l'est, c'est-à-dire dans les communautés végétales plus diversifiées (Haddad *et al.*, 2001; Hutchinson, 1959). En plus d'apporter une plus grande abondance et diversité de proies et d'hôtes pour les ennemis naturels, une communauté végétale diversifiée va aussi fournir de nombreuses autre

ressources complémentaires, telles que des ressources nutritives (nectar, pollen, essentiels au cycle de vie de nombreux ennemis naturels (Wäckers and Van Rijn, 2012)) et des ressources structurelles (sites de ponte, refuges, sites d'hivernage, etc...). L'ensemble de ces ressources devraient aussi contribuer à augmenter l'abondance et la diversité des ennemis naturels (« The Enemy Hypothesis » : Root, 1973; Strong *et al.*, 1984). Enfin, on s'attend à ce qu'une communauté d'ennemis naturels plus abondante et diversifiée permette un contrôle plus important et plus stable des insectes ravageurs des cultures, dû à la complémentarité et à la redondance de leur traits fonctionnels (Haddad *et al.*, 2009, 2011).

Ainsi, les communautés végétales plus diversifiées devraient limiter l'impact des phytophages grâce à des effets « bottom-up » (c'est-à-dire du niveau trophique inférieur (plantes) au niveau trophique supérieur (phytophages)) et des effets « top-down » (c'est-à-dire du niveau trophique supérieur (ennemis naturels) au niveau trophique inférieur (phytophages)) (Altieri and Letourneau, 1982). Suivant des mécanismes bottom-up similaires, une communauté végétale diversifiée devrait abriter une communauté de pollinisateurs plus abondante et plus diversifiée (Fründ *et al.*, 2010).

2.3.2. Les méthodes de diversification des systèmes agricoles : de l'échelle locale à l'échelle paysagère

Diversifier les systèmes agricoles peut se réaliser à différentes échelles, du champ au paysage, et sur différents compartiments végétaux (diversité végétale cultivée, semi-cultivée et spontanée).

A l'échelle d'un champ (souvent appelée « échelle locale »), des pratiques agronomiques permettent d'augmenter et de conserver la diversité végétale, soit dans le champ (par exemple avec des pratiques de conservation des adventices, des mélanges culturaux, des couverts d'intercultures diversifiés, etc...), soit autour des champs (plantation et conservation des haies, conservation de la végétation spontanée en bords de parcelles, semis de bandes fleuries ou enherbées, etc...) (Poveda *et al.*, 2008). Ces différentes pratiques de diversification vont fournir des ressources nutritives et structurelles variées aux insectes bénéfiques, aussi bien d'un point de vue qualitatif que quantitatif, selon l'âge des structures végétales (Albrecht *et al.*, 2020), la diversité spécifique, la phénologie (Schellhorn *et al.*, 2015), et la disposition spatiale (dans ou autour de la culture).

Les ennemis naturels et pollinisateurs sont des organismes mobiles qui vont disperser dans les paysages agricoles pour subvenir à leurs différents besoins, dont la reproduction, nutrition, habitat et refuge. Ainsi, il est important de considérer la complémentarité des ressources fournies par les structures végétales à des échelles plus grandes, dites « paysagères », en fonction des besoins et de la capacité de dispersion des organismes étudiés (Fahrig *et al.*, 2011). Deux composantes principales permettent de mesurer l'hétérogénéité d'un paysage : sa composition (i.e. la quantité de chaque type d'habitat) et sa configuration (i.e. l'arrangement spatial des habitats entre eux) (Fahrig *et al.*, 2011). Un paysage agricole peut être vu comme une mosaïque d'habitats plus ou moins favorables aux organismes en fonction des ressources qu'ils fournissent et/ou des risques qu'ils présentent (les perturbations agricoles par exemple). Pendant longtemps, les habitats semi-naturels (haies, bois et prairies permanentes) étaient considérés comme les seuls favorables aux organismes, mais il est aujourd'hui admis que les cultures participent aussi significativement au maintien de la diversité de nombreuses espèces en fournissant des ressources complémentaires (Benton *et al.*, 2003; Duflot *et al.*, 2016). Par exemple, les cultures à floraison massive (telles que le colza), fournissent durant une courte période une forte abondance en nectar et pollen, et peuvent favoriser les populations d'abeilles domestiques et sauvages (Holzschuh *et al.*, 2013; Westphal *et al.*, 2003). Les cultures seraient même source d'une forte hétérogénéité spatio-temporelle, « l'hétérogénéité cachée », qui serait liée à la diversité des pratiques agricoles, à la distribution spatiale des cultures, aux phénologies différentes des cultures et aux rotations inter-annuelles (Vasseur *et al.*, 2013). Ainsi, cette asynchronie entre habitats pourrait permettre une continuité de la disponibilité des ressources et une complémentarité des ressources à l'échelle du paysage (Schellhorn *et al.*, 2015; Vasseur *et al.*, 2013). Cette mosaïque affecterait les populations d'organismes selon des processus de complémentarité spatio-temporelle, de dynamique source-puits et d'effets de concentration-dilution (Dunning *et al.*, 1992; Vasseur *et al.*, 2013).

Ainsi, conserver et augmenter la diversité végétale peut se faire sous de nombreuses formes en travaillant localement sur la conservation des habitats semi-naturels, la diversité culturelle et la diversité de pratiques, en prenant en compte les différentes échelles spatiales en fonction des besoins et des capacités de dispersion des organismes cibles, et les différentes échelles temporelles (intra- et inter-annuelles). Pour favoriser au mieux les ennemis naturels et les pollinisateurs, les paysages doivent être pensés pour

fournir une diversité et une continuité spatiale et temporelle de ressources, et ainsi faciliter le spillover des organismes d'un habitat à l'autre (Blitzer *et al.*, 2012; Schellhorn *et al.*, 2015; Woodcock *et al.*, 2016). Cette approche est complémentaire à l'approche locale, puisque la présence d'insectes bénéfiques dans un champ donné et la provision du service écosystémique va dépendre à la fois des pratiques de diversification dans le champ et de l'hétérogénéité du paysage alentour.

2.3.3. Effets sur les insectes bénéfiques et les services écosystémiques

Des méta-analyses récentes ont montré que la présence de haies et bandes fleuries à l'échelle locale, ainsi que l'augmentation de l'hétérogénéité des paysages favorisaient globalement la pollinisation et le contrôle biologique des cultures (Albrecht *et al.*, 2020; Martin *et al.*, 2019). Néanmoins, les effets de la diversification végétale à l'échelle locale et paysagère dans les systèmes agricoles sur les insectes bénéfiques et leurs services associés semblent être variables et contexte-dépendants (Albrecht *et al.*, 2020; Kleijn *et al.*, 2011; Letourneau *et al.*, 2011; Martin *et al.*, 2019; Tscharntke *et al.*, 2016).

Dans certains cas, la richesse et/ou l'abondance des ennemis naturels et pollinisateurs ne sont pas favorisés par des mesures de conservation (Kleijn *et al.*, 2011). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cet effet. A l'échelle du champ, les pratiques intensives pourraient limiter l'établissement des insectes bénéfiques, contrecarrant l'effet bénéfique de la stratégie de diversification (Kleijn et Sutherland, 2003). A l'échelle du paysage, la continuité et la quantité d'habitats favorables pour les insectes bénéfiques pourraient ne pas être suffisantes pour maintenir les populations dans ce paysage (Tscharntke *et al.* (2008) : « the landscape moderated conservation effectiveness effect ») ; au contraire, dans les paysages très complexes, la richesse et l'abondance des insectes bénéfiques serait déjà au maximum, et l'ajout de stratégies de diversification n'aurait pas d'effet sur ces populations ; ainsi, les mesures de diversification devraient être les plus efficace dans des paysages de complexité intermédiaire (Tscharntke *et al.* (2012) : « the intermediate landscape-complexity hypothesis »). Enfin, la stratégie peut être non adaptée aux besoins des insectes parce que les ressources produites sont insuffisantes, inadaptées ou non synchronisées aux besoins (Carvell *et al.*, 2006; Thomine *et al.*, 2020).

Dans d'autres cas, les populations d'insectes bénéfiques sont favorisées par les mesures de conservation, mais cela ne se traduit pas par une meilleure production du service. Cela pourrait être dû à une asynchronie temporelle entre l'augmentation des insectes bénéfiques et l'abondance des ravageurs ou la floraison de la culture. Aussi, les habitats favorables pourraient (provisoirement) concentrer les organismes bénéfiques et limiter leurs visites, et donc leur impact, dans les cultures (Kremen *et al.*, 2019). Enfin, la modification des communautés de pollinisateurs ou d'ennemis naturels, par l'augmentation de la richesse spécifique ou de la dominance d'une espèce, pourrait entraîner des interactions négatives entre espèces, et ainsi limiter la provision du service (Straub *et al.*, 2008).

Ces hypothèses ont chacune été peu explorées, et il reste beaucoup d'incertitudes quant aux mécanismes liant la diversification végétale, l'augmentation de la richesse et de l'abondance en insectes bénéfiques et les services écosystémiques. Dans la revue bibliographique ci-après (partie 3 de l'introduction), nous nous penchons sur l'effet des interactions au sein de chaque groupe sur le service écosystémique rendu et discutons des stratégies de gestion agroécologique qui pourraient favoriser ces groupes en prenant en compte leur interactions.

2.3.4. Vers des stratégies de diversification multi-services ?

Les ennemis naturels et les pollinisateurs étant tous deux potentiellement favorisés par l'augmentation de la diversité végétale, de nombreuses études récentes ont cherché à favoriser simultanément ces groupes, et donc les deux services associés, via des stratégies de diversification communes (Albrecht *et al.*, 2020; Bartual *et al.*, 2019; Grass *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2019; Rosas-Ramos *et al.*, 2019; Shackelford *et al.*, 2013; Sutter *et al.*, 2017). Néanmoins, les résultats restent tout autant variables. L'étude des interactions entre ces services, et notamment entre les groupes d'insectes à l'origine de ces services, est un domaine très récent. Dans la revue bibliographique qui suit, nous faisons un focus particulier sur les interactions entre ennemis naturels et pollinisateurs et les effets de ces interactions sur la production des services écosystémiques.

3. Interactions entre insectes bénéfiques : conjuguer théorie écologique et gestion agroécologique

Revue bibliographique

Publication en cours de préparation pour Agriculture, Ecosystem & Environment.

Résumé

Dans le contexte actuel de perte de la biodiversité et des services écosystémiques associés, favoriser simultanément plusieurs groupes d'organismes bénéfiques et leurs services a récemment fait l'objet de nombreuses études. Néanmoins, les interactions qui peuvent exister entre ces services écosystémiques sont encore peu regardées. Ici, nous résumons la littérature existante concernant l'effet des interactions entre ennemis naturels, pollinisateurs, ainsi qu'entre ces deux groupes, et l'impact de ces interactions sur les services écosystémiques rendus. Les interactions recensées entre insectes bénéfiques sont les interactions de prédation, compétition, partage de la ressource et facilitation.

Ces recherches ont mis en évidence de nombreux manques dans nos connaissances de l'effet des interactions au sein et entre groupes d'insectes bénéfiques et des services écosystémiques associés. Premièrement, certains groupes sont drastiquement moins étudiés que d'autres, en particulier en champs. C'est le cas des parasitoïdes, pour lesquels l'effet des interactions sur la structure et le fonctionnement des communautés *in natura* est très peu connu. Cette question sera abordée dans le **chapitre 1** de cette thèse. C'est aussi le cas des syrphes, pour lesquels il manque beaucoup d'informations quant à leur utilisation en champs des ressources florales, et en particulier en présence de compétiteurs, ainsi que sur les mécanismes olfactifs de choix de la ressource florale. Ces questions seront abordées dans les **chapitres 2 et 5**. Les interactions entre groupes fonctionnels différents ont très peu été étudiés, mais l'hypothèse de la présence d'interactions négatives entre ces groupes est non négligeable, et fera l'objet des **chapitres 4 et 5**. D'une façon générale, il est difficile d'extrapoler la présence d'interactions à la production du service, comme nous le verrons aussi dans le **chapitre 1**.

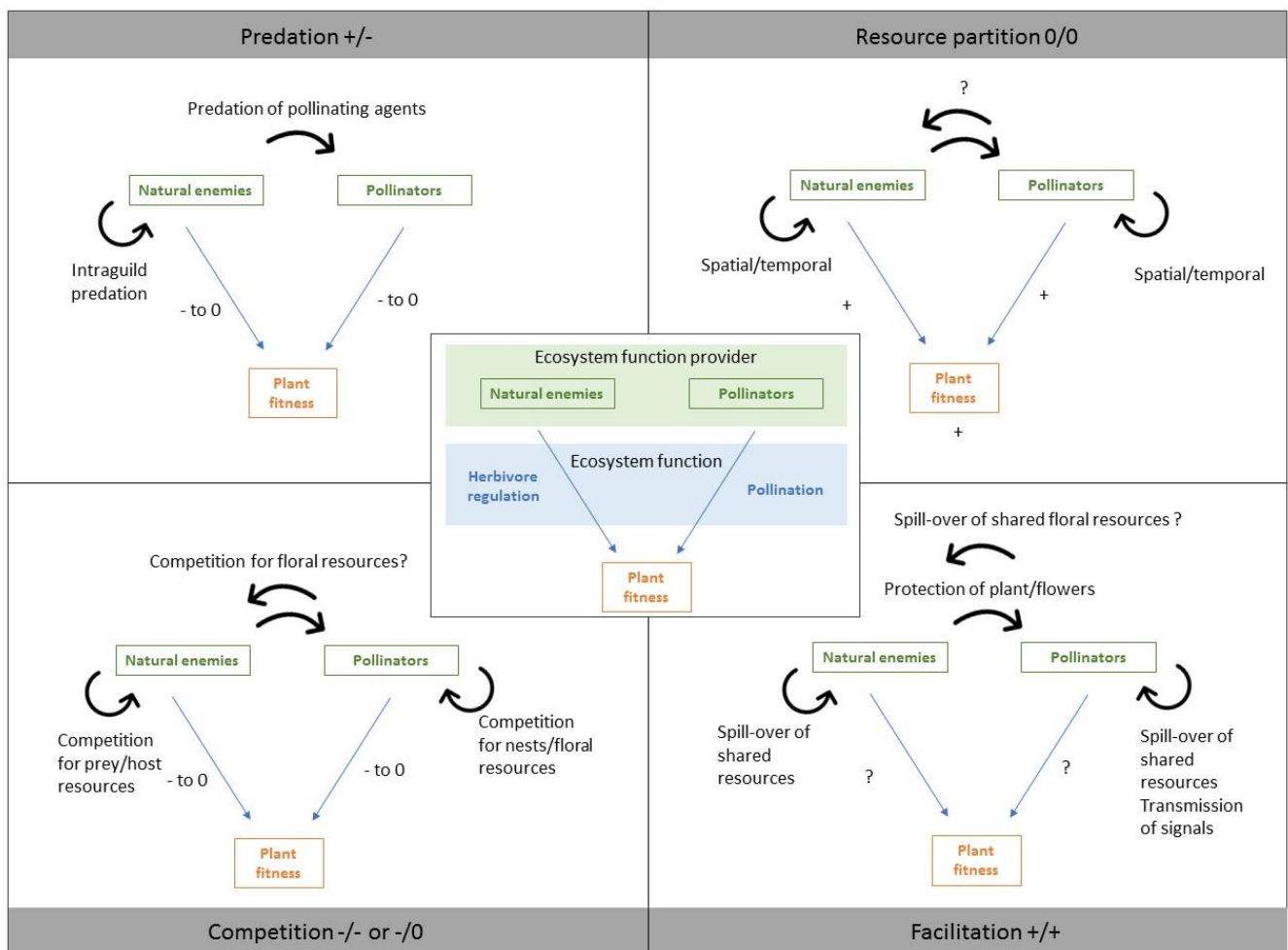
Interactions among beneficial arthropods: combining ecological theory with agroecological management

Emma Jeavons^{1,2}, Cécile Le Lann¹, Joan van Baaren¹

¹Université de Rennes 1, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes

²Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher, La Croix des Archers, 56200 La Gacilly

Graphical abstract



Abstract

Interspecific interactions are major drivers shaping ecological communities, which explain their surname of “architecture of biodiversity”. Nevertheless, understanding how and to what extent they affect ecosystem functioning remains a key challenge for both fundamental and applied ecology. In the context of agricultural biodiversity loss, sustaining populations of organisms that provide essential ecosystem services can be achieved through diversification strategies. Nevertheless, favouring several beneficial groups and several ecosystem services remains challenging. Interactions among beneficial organisms may impact organisms’ fitness, which could cascade up to the population, modifying community structure and functioning. Interactions could also impact organisms’ foraging behaviour, therefore impacting directly the function they provide.

Here, we review the effect of interactions within and between two groups of ecosystem services providers: natural enemies and pollinators, that respectively provide biological control of pests and crop pollination services. We show that many gaps remain in the understanding of the effect of interactions, and in particular between groups, on the structure of the community and on service provisioning. Moreover, how resource diversification strategies modify those interactions is poorly known. We discuss future research perspectives that should be undertaken in order to better capture the complexity of biodiversity effects on ecosystem functioning, and propose guidelines to the implementation of more efficient multi-service schemes in agroecological landscapes.

Introduction

In a world facing global warming, unprecedented biodiversity loss, water and air pollution and land-use fragmentation, achieving agricultural needs while conserving biodiversity is one of the greatest and most urgent challenges. Maximizing ecological interactions that enhance ecosystem functions that can benefit crop yield (i.e. ecosystem services (ES)) is a major lead to complete this goal. Biological control of herbivores and crop pollination are two major regulating ecosystem services in agriculture and are partly provided by arthropods (hereafter called “beneficial arthropods”). The first service is the resultant of a trophic interaction between a predator or a parasitoid (“natural enemies”) and a crop

herbivore and the second results from a trophic and mutualistic interaction between a nectar/pollen feeder (“pollinator”) and a flowering crop. Different habitat management strategies have been often proposed to support the richness and abundance of natural enemies and pollinators in agricultural landscapes and increase their respective ecosystem services, either by increasing plant diversity within-field (e.g. intercropping, weed conservation etc...), around-field (e.g. flower strips, hedgerows, field border conservation, etc...) or at the landscape scale (e.g. increasing the amount of semi-natural patches of habitats (woodlands, grasslands, hedgerows) and the connectivity among habitats) (Altieri and Letourneau, 1982; Gurr *et al.*, 2017; Martin *et al.*, 2019). Both natural enemies of crop pests and pollinators have been shown to benefit from plant diversification resources, such as food resources (pollen and nectar resources, preys/hosts), overwintering sites, oviposition sites and shelters (Gurr *et al.*, 2017). Nevertheless, diversification strategies seem to have variable results (Albrecht *et al.*, 2020; Letourneau *et al.*, 2011; Tschardtke *et al.*, 2016), either due to a non-enhancement of beneficial insects, or an enhancement of the beneficial insects but not of their associated ecosystem services.

Additionally, emphasis on managing both pest control and pollination conjointly has only been fairly recent (Albrecht *et al.*, 2020; Bartual *et al.*, 2019; Grass *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2019; Rosas-Ramos *et al.*, 2019; Shackelford *et al.*, 2013; Sutter *et al.*, 2017). Because natural enemy and pollinator diversity are driven by comparable resources, some studies have suggested that increased availability of flowering plants is likely to provide synergistic effects for pollination and biological control. Nevertheless, investigating how ecosystem services interact is an emerging research field and provides mingled results (Bennett *et al.*, 2009; Garibaldi *et al.*, 2018). Garibaldi *et al.* (2018) identified only 7 studies looking at how pollination and biological control interact, and found that 3 resulted in positive interactions (synergism), 1 in negative (antagonism), and 3 with no interactions (additive results). To manage multiple ecosystem services conjointly, Bennett *et al.* (2009) have emphasized the need to understand the mechanisms underlying ecosystem services interactions.

Here, we proposed that ecological interactions among beneficial arthropods could explain the success or failure of diversification strategies, due to a modification of the community structure and functioning (Straub *et al.*, 2008; Tylianakis *et al.*, 2008). While trophic

interactions (i.e. among different trophic levels such as predation, nectar consumption, frugivory, detritivory...) can directly provide ecosystem functions (e.g. respectively population regulation, plant pollination, seed dispersal, organic matter decomposition ...), non-trophic interactions also drive the functioning of ecosystems through 1) their impact on individuals' fitness which could cascade up to the population, thus affecting the community and the provision of the ES; 2) change in the foraging behaviour of a species, such as a resource shift, that could impact its effectiveness to provide the ES (Kéfi *et al.*, 2012). Competition is considered to be one of the main drivers shaping communities: it arises in case of resource overlap between two individuals and affects negatively the fitness of the two participants (usually one more than the other) through the reduction of the access to the resource for the inferior competitor. Competition can either result from resource abundance reduction (i.e. exploitative competition), physical prevention of the access (i.e. interference competition) or the enhancement of a common enemy (i.e. apparent competition) (Tilman, 1982). Reduction of interspecific competition can be achieved through resource partitioning (Levine and HilleRisLambers, 2009) which is based on a certain degree of specialization of each species which reduces niche overlap. Such specialization can occur for the type of resource, the temporal use of the resource, the location of the resource or the responses to environmental conditions (Walter, 1991) and can be achieved by the avoidance of competitors and the discrimination of resources exploited. Finally, facilitation is a positive interaction between two organisms that benefits at least one of the protagonist and causes harm to neither (Stachowicz, 2001). This amelioration can be direct, by changing the habitat's abiotic conditions, providing shelter or food resources consumed by the other species; and indirect by removing predators or competitors.

Diversification strategies aiming at sustaining beneficial arthropods through the provision of diversified and abundant resources could therefore impact guild interactions, as species from a same guild uses similar resources. Taking this reasoning further, it seems genuine to consider that interactions could also occur and impact ecosystem functioning among species that are not from the same guild but benefit from similar types of resources. Nevertheless, such interactions have only scarcely been studied. Studying how interactions among beneficial arthropods impact their fitness, behaviour and the resulting ES should help to answer two practical questions to optimize diversification strategies for agroecological crop production. Do interactions among beneficial

arthropods impact the effectiveness of diversification strategies to (1) develop the populations of several groups of beneficial arthropod populations? (2) provide the ES in the crop (in other words, is it interesting to favour simultaneously several beneficial arthropod groups)? This paper has three main objectives. First, we propose a concise literature review on interspecific interactions (1) among arthropod natural enemies (thus excluding pathogens) and (2) among pollinators and the effects of those interactions on the associated ecosystem services. Our purpose is not to have an extensive review of all interactions possible as there are already more focused and complete reviews on each subject (cited in each part respectively), but to highlight the gaps in the literature on the knowledge of the effect of interaction on ES provisioning. Secondly, we aim at translating this framework to study possible ecological interactions among ecosystem service providers and understand how it could cascade up to the delivery of ecosystem services. Finally, we propose pathways to guide future research and to optimize ES management in agroecosystems for more sustainable crop production.

1. Intra-guild ecological interactions among beneficial insects and its effects on ecosystem service provision

1.1. Interactions among natural enemies

The effect of intra-guild natural enemy interactions on biological control of herbivore pests has been a major line of research, mostly in a context of understanding if conserving natural enemy diversity was compatible with the biological control of pests (Straub *et al.*, 2008). Predation and competition are difficult to untangle in natural enemy systems, as predation will occur among species competing for the same preys, and both of them affect simultaneously pest control. Those interactions are grouped as “intra-guild predation” and are presented in a first part. Competition alone may happen between parasitoids, which is presented in a second part. Finally, we finish with facilitative interactions among natural enemies.

1.1.1. Intraguild predation

The view of linear food chains among distinct trophic levels, such as it had been suggested in tri-trophic plant-herbivores-predators systems, is generally recognized to be over-

simplistic (Polis and Strong, 1996). Most predators being omnivorous, they usually feed on multiple trophic levels, enlightening a much more complex foodweb structure with species competing for similar resources engaging in predator-prey interactions, what is commonly called intraguild predation (Polis *et al.*, 1989). For this purpose, intraguild predation is a complex mixture of predation and competition that at the same time results in an energetic gain of the intraguild predator (i.e. the superior predator) and reduces competition pressure among predators by removing the intermediate predator (i.e. the preyed predator).

Such interactions are suspected to be widespread in multi-natural enemy systems (Arim and Marquet, 2004), for instance in carabid communities with a high variability in relative sizes (Rusch *et al.*, 2015). Predation of parasitoids has also been a focus of intraguild predation studies due to the very distinctive biological traits among both groups and their different effect on prey populations. Although some predators have been observed preying on adult parasitoids (e.g. Heimpel *et al.* (1997); Völkl and Kraus (1996); Wheeler, (1977)), studies are scarce due to the difficulties of observing foraging adults in the field. Nevertheless, molecular analyses suggest that predation on adult parasitoid by predators may be common and impact parasitoid populations (Traugott *et al.*, 2012). The consumption of immature parasitoids developing on a shared prey, called coincidental intraguild predation, also seems to be fairly frequent (Rosenheim *et al.*, 1995; Snyder and Ives, 2001; Traugott *et al.*, 2012). Most generalist predators do not seem to distinguish between an unparasitized and newly parasitized host (Stark and Hopper 1988), but, reaching a more advanced development stage, parasitoids influence the morphology, behaviour or physiology of their host and may impact the predator preferences (Rosenheim *et al.*, 1995). Advanced stages of parasitized hosts may be avoided by some predators because they are less nutritious (Brodeur and Rosenheim, 2000; Colfer and Rosenheim, 2001; Snyder and Ives, 2001, 2003; Takizawa *et al.*, 2000). However, they may also be more sensitive to predation because they are less mobile and have no defensive behaviours (Snyder and Ives, 2001). Host manipulation by parasitoids may also reduce the incidence of predation, as parasitoids modify the microhabitat of their hosts prior to death, thus making the defenceless host stage less prone to predator attacks (Brodeur et McNeil, 1992; Frazer et Gilbert 1976). Finally, intraguild predation also comprises facultative hyperparasitism (i.e. the parasitoid larvae can develop either as a primary or a secondary parasitoid) (Rosenheim *et al.*, 1995). As a secondary parasitoid, the larva

consumes the primary parasitoid larva, but primary parasitoids and facultative hyperparasitoids are expected to compete for similar resources.

Instead of focusing top down forces on herbivores, intraguild predation diffuses the forces throughout the web, and thus may theoretically reduce biological control strength (Polis and Strong, 1996). Experimentally, however, results on the impact of intraguild predation on herbivore control appears to be very mixed and dependent of the studied system (Rosenheim and Harmon, 2006; Straub *et al.*, 2008), with in some cases a disruption of biological control (Finke and Denno, 2005; Snyder and Ives, 2001) or with no effect on biological control (Colfer and Rosenheim, 2001; Costamagna *et al.*, 2007; Harvey and Eubanks, 2005). Those results have been proposed to be depending on multiple factors, both intrinsic (predators traits, e.g. body size, diet breadth, foraging mode) and extrinsic (prey trait, prey density, environmental variables, e.g. habitat complexity (Finke and Denno, 2006)) (Jonsson *et al.*, 2017; Tylianakis and Romo, 2010). Predator relative sizes seem to be one of the main driver of the effect of intraguild predation on biological control: the higher the difference of sizes, the more competition becomes food chain predation with the largest predators eating the smallest predators, decreasing the effectiveness of biocontrol (Krenek and Rudolf, 2014; Rosenheim and Corbett, 2003; Rusch *et al.*, 2015). For other traits, when the diversity in traits increases (in micro-habitat or temporal resource exploitation for instance), less negative interactions are observed (Jonsson *et al.*, 2017), which may reduce detrimental effects on biological control. Landscape context may also affect intraguild predation, with more complex landscapes increasing intraguild predation of parasitoids by ground-dwelling predators (Martin *et al.*, 2015). However, in this study, this did not result in reduced pest control.

1.1.2. Competition

Competition among predators: When competition alone happens, it is mostly interference competition: it can happen for example when two predators that do not engage in trophic interaction physically argue for a common resource (Hawes *et al.*, 2013; Yip, 2014).

Competition among parasitoids: Due to their relatively narrow niche breadth and their similar ecological strategies, parasitoids are expected to experience strong competition (reviewed by Boivin and Brodeur, 2006; Cusumano *et al.*, 2012, 2016). Interspecific

competition can either occur among adult parasitoids searching for common host resources (extrinsic competition) or among immature parasitoids developing in or on a host (intrinsic competition) (De Moraes *et al.*, 1999). Adult females exploiting the same host patch may compete directly for the host (i.e. interference competition): aggressive behaviours have been observed among several parasitoid species, either to access the host or defend the host (Boivin and Brodeur, 2006; Hardy *et al.*, 2013). The outcome of the contest will be mediated by several traits such as aggressiveness, size, the prior ownership of the patch, egg load or patch time residency (Hardy *et al.*, 2013; Le Lann *et al.*, 2011a). Indirect exploitative competition is also suspected to be very common, as (contrary to predation) parasitized hosts are not removed from the habitat, leading to possible multiparasitism (i.e. a host parasitized by several parasitoid species) (Boivin and Brodeur, 2006). The occurrence of multiparasitism is not well-known (Cusumano *et al.*, 2016), but a recent study has highlighted with molecular analyses that they can be very common in some systems and increase with host scarcity (Ortiz-Martínez *et al.*, 2019). When multiparasitism occurs, larvae of different species compete for the host resource leading to the death of the inferior competitor usually during the first instars (Boivin and Brodeur, 2006). The outcome of larval competition often relies on the duration of embryological development (the first larva to hatch can monopolize the food and physically attack other younger larvae) (De Moraes *et al.*, 1999), the time lag between ovipositions, the larvae characteristics (e.g. presence or absence of mandibles), egg size (Harvey *et al.*, 2009) and feeding strategies (Harvey *et al.*, 2013).

Several studies have suggested that interspecific competition may play an important role in shaping parasitoid communities and on top-down control of herbivores (Bográn *et al.*, 2002; Brodeur and Rosenheim, 2000; Godfray, 1994; Nieminen and Nouhuys, 2017; Teder *et al.*, 2013), but most studies were conducted in controlled laboratory conditions, and extrapolation to the population level remains difficult (Boivin and Brodeur, 2006; Cusumano *et al.*, 2012, 2016; Harvey *et al.*, 2013; Hawkins, 2000). The cost in fitness of the inferior competitor may level up to the population level, inducing a community shift which can impact top down control if the winning species are less effective in controlling the pest (Ortiz-Martínez *et al.*, 2019). Such mechanisms have nevertheless not been tested in the field. Moreover, changes in adult foraging behaviours could also impact the effectiveness of the community to control pest. Cusumano *et al.* (2016, 2012) argued several years ago the necessity to increase our knowledge on the effect of adult

competition on parasitoid community structure, a field that has been overlooked compared to the outcome of larval competition.

1.1.3. Resource partitioning mediated by behavioural shifts

A consistent number of laboratory studies have highlighted the ability of some predator or parasitoid species to detect intra- and interspecific competitors (parasitoids and predators) or intra-guild predators and change their foraging behaviour accordingly, notably for oviposition (Agarwala *et al.*, 2003; Almohamad *et al.*, 2008, 2010; Nakashima and Senoo, 2003; Pineda *et al.*, 2007; Taylor *et al.*, 1998). These behavioural changes can include differential patch foraging time (Le Lann *et al.*, 2011a), reduced number of eggs oviposited (Agarwala *et al.*, 2003; Almohamad *et al.*, 2008; Pineda *et al.*, 2007) or avoidance of the patch (van Baaren *et al.*, 2009). This discrimination between resources patches of different qualities seems to be mostly possible due to the recognition of olfactory cues indicating the presence of other competitors (van Baaren *et al.*, 2009; Nakashima and Senoo, 2003; Pineda *et al.*, 2007), which can be innate or acquired by learning (Almohamad *et al.*, 2008; Le Lann *et al.*, 2011b).

Such a discrimination ability seems to be adaptative and depend on the amount of niche overlap between individuals. For instance, among parasitoids, it seems to be restricted to intraspecific interactions (van Baaren *et al.*, 1994), closely related species when the fitness cost is important (so for the inferior competitor) (van Baaren *et al.*, 2009) or against superior generalist predators (Nakashima and Senoo, 2003; Taylor *et al.*, 1998). Such abilities suggest a complementary effect of several species on the control of the shared prey/host (Straub *et al.*, 2008). Nevertheless, community-scale studies are needed to understand the impact of competitor discrimination on pest control.

1.1.4. Facilitation: spill-over of shared resources

Such as resource partitioning, facilitation may arise with behavioural, temporal and microhabitat resource exploitation differences between two natural enemies, when the first species increases predation of the second species by making the prey more available (Sih *et al.*, 1998). For instance, two natural enemy species sharing the same prey/host but living in different microhabitats can facilitate prey availability for the other in case of habitat shift of the prey, such as an escape response to one of the predator approaching (Losey and Denno, 1998a). Such interaction is indirect, as it will mainly depend on the

prey's behaviour elicited by a predator. Such patterns have been demonstrated with aphids on Alfalfa which drop from their host plant to escape from foliar-foraging coccinellids (Losey and Denno, 1998a, 1998b). When on the ground, they are then much more vulnerable to ground-dwelling carabid beetles, leading to synergistic prey suppression: the combination of both predators leads to better aphid reduction than the sum of each predator alone.

As parasitoids have also been shown to induce aphid dropping (Gross, 1993), we could hypothesized that there is facilitation of ground-dwelling predators by parasitoids, and that it may also synergistically increase aphid suppression.

1.2. Interactions among pollinators

Studying interactions among pollinating insects is a blooming research field, especially in the focus of massively-introduced pollinators and their effects on wild insect populations and plant pollination (Geslin *et al.*, 2017). Here, we aim at understanding how the increase of one or several pollinating species increases competition for floral resources, resource partitioning and facilitative interactions, and if those interactions impact crop pollination services.

1.2.1. Competition for floral resources

Recent evidence is accumulating showing that the mass-introduction of honeybee hives (*Apis mellifera*) can affect negatively wild bee communities through exploitative competition in both natural (Henry and Rodet, 2018; Ropars *et al.*, 2020; Thomson, 2004, 2016; Torné-Noguera *et al.*, 2016) and agricultural ecosystems (Herbertsson *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017; Steffan-Dewenter and Tschardtke, 2000; Walther-Hellwig *et al.*, 2006). Although competition through the depletion of resources is suggested to be the main competitive mechanism among pollinators (Henry and Rodet, 2018), interference competition might also affect the spatial pattern of occurrence of pollinators (Johnson and Hubbell, 1974; Nagamitsu and Inoue, 1997). Hierarchy among individuals seems to depend both on the size and the aggressiveness of the species. Again, *Apis mellifera* seems to be a superior physical competitor as they were observed disturbing other bees from foraging (Gross and Mackay, 1998; Pinkus-Rendon *et al.*, 2005; Rogers *et al.*, 2013; Roubik, 1980).

Recent studies have focused on the effect of honeybees on the abundance and diversity of wild bees (Torné-Noguera *et al.*, 2016), decreased resource availability for wild bees (Torné-Noguera *et al.*, 2016), change of foraging behaviour of wild bees (Walther-Hellwig *et al.*, 2006) and impact on their fitness (Goulson and Sparrow, 2009; Paini and Roberts, 2005), although this point is probably the less documented (Wojcik *et al.*, 2018). Competition among non-*Apis* species can also occur (e.g. among bumblebees in Thomson *et al.* (1987) or among stingless bees in Johnson and Hubbell (1974)), but are less studied.

Several ecological traits inherent to *Apis mellifera*, additionally to its mass-introduction in agro-ecosystems, can explain its competitive superiority over wild species and its dominance in most plant-pollinators networks worldwide (Torné-Noguera *et al.*, 2016). First, *Apis mellifera* is an eusocial species with thousands of individuals in one nest, which is exceedingly high compared to wild bee species that are often solitary or live in small communities. Their ability to communicate about the location of the most rewarding patches makes them very efficient in foraging floral resources. Being generalists, they forage on a wide range of plant species, overlapping with the narrower diet range of wild species. As a hive is perennial, honeybees store massively their resources, and usually forage for more nectar than they need. According to Cane and Tepedino (2016), a single honeybee colony collects enough nectar to feed about 110,000 progeny of an average-sized solitary bee.

Wojcik *et al.* (2018) review two alternative theories regarding the ecological traits of wild bees that may be most impacted by the presence of honeybees. On one hand, specialized pollen feeders could be more impacted by the presence of honeybees because they are less able to shift on other plant resources and have narrow spatiotemporal niches. On the other hand, generalist feeders would directly compete for the same resources as honeybees because their niche overlap completely. Experimental evidences supporting those theories are still missing. Nevertheless, Torné-Noguera *et al.* (2016) showed that large bees were less present near apiaries, suggesting they might be more affected than small bees due to their larger requirements and disperse further away (Greenleaf *et al.*, 2007). Walther-Hellwig *et al.* (2006) suggested that small foraging range species would be more affected by honeybee presence as, even if they need less resources, they can not disperse over large distances.

Evidence of competitive interactions among pollinators is limited to bee species. Competition among closely related species is expected to be greater than among more distant species (Pianka, 1980). Nevertheless, other insects that are considered important pollinators use the same flower resources, such as hoverflies, some Coleoptera and Lepidoptera. Those species could technically also be impacted by the competition with superior species such as *A. mellifera*. Such competitive interactions have been suggested for hoverflies, with the displacement in the presence of honeybees (Ambrosino *et al.*, 2006; Hogg *et al.*, 2011), but never tested. Lindström *et al.* (2016) demonstrated a decrease in wild insect densities in the presence of honeybees, and included all flower-visiting groups in their analysis.

The effect of flower competition among pollinators remains a serious gap in our understanding of the effect of honeybee introduction. The modification of the pollinator community structure, with decreased diversity due to competitive exclusion and dominance of one species, should affect its functioning. Effect on wild plant reproduction has been highlighted (Magrath *et al.*, 2017), but not on crop pollination. Nevertheless, we can expect a non-negligible effect on crop pollination, as it has been shown that wild pollinators are more efficient to pollinate some crops and that pollinator richness leads to higher and more stable pollination (Garibaldi *et al.*, 2013; Winfree and Kremen, 2009). Other studies suggest that the dominance of honeybees in the community is the most important driver of pollination efficiency (Kleijn *et al.*, 2015; Winfree *et al.*, 2015). Long-term studies are needed to understand how the mass-introduction of *A. mellifera* in agricultural landscapes can affect pollinator community and the resultant ecosystem service.

1.2.2. Resource partitioning mediated by behavioural shifts

Plastic foraging behavioural shift seems to be a common mechanism among flower-visiting species to avoid the competition. Diet breadth has been shown to be a flexible trait among bumblebees, with a diet breadth expansion in a highly competitive environment (Fontaine *et al.*, 2008). Displacement on other flowering resources has been observed *in natural* and in mesocosm experiments for some bee species (Fründ *et al.*, 2013; Walther-Hellwig *et al.*, 2006) and hoverfly species (Ambrosino *et al.*, 2006; Pontin *et al.*, 2006). Spatial (Thomson *et al.*, 1987) and temporal (Santos and Absy, 2012; Walther-Hellwig *et*

al., 2006) changes in resource exploitation patterns in response to competition are also common.

Such foraging behaviour strategy flexibility requires the ability to detect patches of resources that are less rewardable (Stout *et al.*, 1998; Walther-Hellwig *et al.*, 2006). Some eusocial and solitary bee species have been shown to discriminate between flowers recently visited by a competitor, either a conspecific or a heterospecific (Goulson *et al.*, 1998; Reader *et al.*, 2005; Stout and Goulson, 2001; Yokoi and Fujisaki, 2009). In most cases, individuals reject the flower that was previously visited, but this depended on the identity of the previous visitor (Williams, 1998). The discrimination seems to be based on the recognition of visual cues (Willmer *et al.*, 2009) or olfactory cues, such as scent marks deposited by previous visitors (either “voluntary” (signal) or not (footprint)) (Stout *et al.*, 1998; Wilms and Eltz, 2008). The recognition of conspecific and heterospecific scent marks seems to be the resultant of a learning process (Leadbeater and Chittka, 2009; Saleh and Chittka, 2006), and the choice of rejection or not to depend on the competitive context (Baude *et al.*, 2011). Up to now, only bees have been showed to have this discrimination ability. Nevertheless, increased foraging efficiency by limiting exploitative competition could also benefit other pollinators, such as hoverflies. This still remains to be explored (Reader *et al.*, 2005).

Numerous studies have highlighted the relationship between niche partitioning and complementarity in the provision of the ecosystem service in pollinator communities (Albrecht *et al.*, 2012; Blüthgen and Klein, 2011; Chagnon *et al.*, 1989; Fontaine *et al.*, 2005; Fründ *et al.*, 2013; Hoehn *et al.*, 2008). Plastic niche partitioning in response to competitive interactions is referred to provide “interactive complementarity” in Fründ *et al.* (2013). In the field, avoidance mechanisms were associated with a higher pollination efficiency of *A. mellifera* in sunflower and almond crops: in the presence of wild bees, *A. mellifera* displayed higher rates of movement between rows, which increased fruit set in both crops (Brittain *et al.*, 2013b; Carvalheiro *et al.*, 2011; Greenleaf and Kremen, 2006).

Therefore, negative interactions between pollinators (such as competition) do not always translate in a decreased ecosystem service, but can lead to partitioning through foraging behaviour shift and to increased ecosystem service (Brittain *et al.*, 2013b; Greenleaf and Kremen, 2006).

1.2.3. Facilitation

Spill-over of shared resources: By their capacity of transferring pollen from one plant to another while foraging for food, pollinators facilitate one another by pollinating shared plant resources, leading to an increase in the plant availability (Geslin *et al.*, 2017). Although there are no published studies on this matter, some pollinators may more efficiently pollinate plant species upon which other pollinators depend. This interaction could be considered as a long-term interaction, as the positive effect on other species would only be detectable after the development of the pollinated plants.

Pollinator foraging behaviour can also directly increase resource availability for other flower-visiting insects. For example, some short-tongued bumblebee species practice primary “nectar robbing” by creating a hole on the base of a flower to access the hidden nectar (Leadbeater and Chittka, 2008), therefore not pollinating the flower. Other individuals, including other bee species have been observed showing secondary robbing, using flowers holed by other species, for example *Apis mellifera* on *Vicia faba* pierced by *Bombus terrestris* (Free, 1962; Pierre *et al.*, 1996), or even non-bee species such as hoverflies (pers. Obs.).

Interspecific transfer of social information: It is well-known that social pollinators are able to communicate information, either visual or olfactory, within their colonies about the location of rewarding resources or the presence of predators (Baude *et al.*, 2011; Dawson and Chittka, 2014; Leadbeater and Chittka, 2005). These cues can also be gathered and used by heterospecific species, a behaviour called eavesdropping (Goodale *et al.*, 2010). For example, *Bombus terrestris* can associate the presence of *Apis mellifera* on flowers as a predictor of a rewarding patch, at the same degree that a member of its own species (Dawson and Chittka, 2012). Some stingless bee species, that are social wild bees, deposit odour trails to guide nest-mates to a food source (Lindauer and Kerr, 1958), and these cues can be used by other closely-related stingless bee species (Lichtenberg *et al.*, 2011; Nieh *et al.*, 2004). Similarly, *Bombus impatiens* is able to detect and avoid flowers with *Apis mellifera* haemolymph, which is probably a response to avoid predation (Goodale and Nieh, 2012). These flows of information between species can be considered as facilitation, as one species can improve resource search efficiency or limit predation of another by inadvertently leaving cues. Nevertheless, the boundary with competitive interactions is unclear: indeed, by using heterospecific social information to locate

profitable resource, competition for those resources may be much stronger. Seppänen *et al.* (2007) identified a possible trade-off as the closer the species are in terms of ecology, space, and time, the more the information is valuable, but also the stronger the competition is (Dawson and Chittka, 2012; Goodale *et al.*, 2010).

2. Inter-guild ecological interactions among beneficial insects and its effects on ecosystem service provision

The effects of multiple animal groups on crop production is rarely considered (Saunders *et al.*, 2016). Nevertheless, multiple groups are present in the same micro-habitats, and are thus prone to interact. Resource overlap is not limited to species from a same guild as species from different guilds can also share similar resources. For instance, floral resources such as pollen and nectar are used by pollinators but also by some natural enemy species. It seems thus legitimate to ask how interactions among multiple groups could impact 1) diversification practices effectiveness to enhance multiple groups and 2) crop yield. Here, we review the different interactions among natural enemies of herbivores and pollinators that have been mentioned in the literature in agroecological systems.

2.1. Predation of pollinators by natural enemies

To the authors' knowledge, no study on predation of pollinators has been conducted on agricultural crops. We therefore review here examples collected in natural systems to extrapolate the effect of pollination predation on crop production.

Several generalist predators such as some predatory bugs (Hemiptera) (Greco and Kevan, 1995), ants (Rodríguez-Gironés *et al.*, 2013) and some spiders (Thomisidae, Oxyopidae) (Louda, 1982; Romero and Vasconcellos-Neto, 2004) are known to prey on pollinating insects. While some authors have considered these interactions to be too scarce to have an impact on plant-pollinator interactions and plant fitness (Dukas and Morse, 2005; Morse, 1986), others have said otherwise: crab spiders (Thomisidae) were shown to reduce pollinator visitation by altering pollinator behaviour (Dukas and Morse, 2003; Huey and Nieh, 2017; Suttle, 2003), which could lead to decreased seed production (Suttle, 2003). Indeed, several bee and hoverfly species were observed avoiding patches

of flowers with an ambush predator (Brechtbühl *et al.*, 2010; Dukas, 2001; Huey and Nieh, 2017; Llandres *et al.*, 2012; Reader *et al.*, 2006), behaviour that has been shown to be learnt in the case of social bees (Abbott and Dukas, 2009; Ings and Chittka, 2008). It has also been suggested that ambush predators could directly impact solitary bee population dynamics and diversity: a modelling approach showed that medium-sized bee population growth was limited when 1-2% of the flowers were occupied by ambush predators (Rodríguez-Gironés, 2012). The effect of ambush predators on bees and plant fitness seems to depend on the abundance and mobility of the predator (Rodríguez-Gironés *et al.*, 2013), the size of the pollinator (small sized pollinators require less resources and thus have a lesser probability to encounter a predator; on the other hand, large bee species suffer lower predation rate due to a better escape response) (Dukas and Morse, 2005; Rodríguez-Gironés, 2012) and the pollinator's ability to learn to avoid patches (Ings and Chittka, 2008).

However, the presence of pollinator predators on flowers does not necessarily imply a cost for the plant: most ambush predators are generalists, and some species also reduce phytophagy by consuming plant and seed herbivores, which in some cases can lead to increased seed production even with reduced pollinator visitation (Louda, 1982; Romero and Vasconcellos-Neto, 2004). Therefore, depending on the predator diet breadth, the plant's need for entomophilous pollination and herbivore risk, some plant species may benefit more from herbivore control than lose from pollination (Romero and Vasconcellos-Neto, 2004). The negative interaction between pollinators and predators could therefore lead to either increased or decreased plant fitness, and extrapolation to crop pollination is complicated as it will mainly depend on the system studied.

2.2. Competition between pollinators and natural enemies for floral resources

Many natural enemies feed, at various degrees, on floral resources, either pollen for egg maturation (it is the case for many hoverflies and parasitoids for instance) and/or nectar for energy intake. For this purpose, competition for floral resources could theoretically occur among florivorous natural enemies and pollinating insects, either due to the depletion of resources by superior competitors or interference on the flowers. We could expect bees to be the superior competitors, as they are more intensive flower foragers: adults require floral resources for the larvae and for themselves, contrary to many natural

enemies for which larvae and/or adults are mainly carnivorous. It is often observed that bee foraging strategy follows the Marginal Value Theorem, meaning they will adopt a behaviour to maximise resource intake (Charnov, 1976; Goulson, 1999). They can therefore have a non-negligible impact on the availability of floral resources in an environment. Moreover, as they are usually common on flowers, bigger and aggressive (Gross and Mackay, 1998; Pinkus-Rendon *et al.*, 2005; Rogers *et al.*, 2013; Roubik, 1980), physical interference on flowers with other flower foraging insects has a high probability to occur. On the other hand, natural enemies are expected to be opportunistic in their floral resource choice. For instance, hoverflies are known to accept low rewarding resources (Gilbert, 1983). Nevertheless, although studies on the effects of floral resources on natural enemy fitness have flourished in controlled experiments and show that floral resources increase greatly natural enemy longevity and fecundity (e.g. (Géneau *et al.*, 2012; Pinheiro *et al.*, 2013)), little is known about effective nectar and pollen consumption of natural enemies *in natura*. Aphidophagous hoverfly (Syrphinae) foraging behaviour on flowers may be the most studied among natural enemies, probably as they are also pollinators, although substantially less than bees and many gaps on the subject remain (Dunn *et al.*, 2020). Therefore, we argue here that the impact of exploitative and interference competition on natural enemy with other larger flower visiting insects such as bees is largely overlooked.

Evidence for competition among natural enemies and pollinators are scarce in the literature. Lee and Heimpel (2003) were the first to suggest that such an interaction could occur in the fields between parasitoids and pollinators: in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) strips, they showed that nectar availability was drastically reduced in the presence of pollinators (it stopped being available at midday when competitors were present, while it was available all day long when large insects were excluded). Nevertheless, the impact of nectar depletion on natural enemy feeding (here parasitic wasps) and on biological control in the adjacent field were not measured. In two field experiments, Campbell *et al.* (2012a, 2012b) showed that in multi-functional flower plots aiming at enhancing both pollinators (with long-corolla flowers) and natural enemies (with short-corolla flowers), bee abundance remained equal to plots specifically engineered for bees, but parasitoid abundance was reduced by 50% compared to plots specifically engineered for natural enemies, suggesting that natural enemies may be disturbed in visiting flower mixes in the presence of bees. Other studies have also noticed

predatory hoverfly displacements when flower mixes attracted many bees (Ambrosino *et al.*, 2006; Campbell *et al.*, 2017; Pontin *et al.*, 2006). Such results suggest the existence of negative interactions between natural enemies and pollinators that could lead to trade-offs between biological control and pollination processes, but this questioned has actually never been addressed.

To conclude, competitive interactions among flower visiting insects from different guilds may be very common, although their impact on insect's fitness and on plant's fitness remains totally unknown. The selective pressure for finding floral resources should vary greatly depending on the natural enemy species, its needs and foraging behaviour, therefore competition for floral resources may not affect all natural enemies similarly.

2.3. Facilitative interactions

2.3.1. Protection of floral resources by natural enemies of florivorous pests

Floral damages caused by florivorous pests were shown to negatively interfere with the attraction of pollinators (Cardel and Koptur, 2010). In this context, natural enemies can facilitate resource for pollinators by consuming those florivorous pests (Lundin *et al.*, 2012; Sutter and Albrecht, 2016). In those two studies, seed set of red clover and rapeseed was greater when pollination and pest control occurred simultaneously than the sum of separate services, indicating a synergistic effect between biological control and pollination. Nevertheless, pest control was simulated in those two studies by a lower level of florivorous pests, and actual natural enemies were absent from the experimental design. Therefore, the studies highlight the indirect interaction between pollinators and natural enemies, but other interactions, such as interference, could occur with the actual presence of natural enemies on flowers due to spatial overlap.

2.3.2. Spill-over of shared floral resources

Pollinator guilds, by species complementarity, can contribute to increase plant abundance and diversity. These patches will harbour a higher diversity of herbivores, and thus enhance the higher diversity of natural enemies and increase herbivore control (Haddad *et al.*, 2009; Root, 1973). Moreover, more flowering plant species will benefit natural enemies that feed on floral resources. Similarly as above, pollinators could facilitate the access of floral resources to natural enemies, such as nectar-robbing.

3. Research perspectives and implications for agroecological management

Conserving biodiversity and multiple ecosystem services in agroecological systems is a challenging goal. Understanding how diversification strategies drive arthropod communities and their interactions may help to predict the effectiveness of those practices and to improve them, but numerous knowledge gaps remain. Interactions among beneficial insects are major drivers of the provision of ES, but how interactions among guilds providing different ecosystem services affects ES provisioning is still poorly understood. Different kinds of interactions can affect positively or negatively the ES. Interactions that are “positive” in the point of view of fitness of the individuals (facilitation) appear to be “positive” in terms of ecosystem service provision (synergism: the increase of one increases the other one). Interactions that negatively affect at least one of the protagonists (predation, competition) seems to have more variable responses in terms of ecosystem service provision. For instance, competitive interactions may lead in some cases to decreased populations, and probably decreased related ecosystem services, but also to resource partitioning (“additive effect” due to the complementation of the services) and increased ecosystem services in some other cases due to foraging behaviour changes (synergism).

Understanding better the ecological interactions that could occur among beneficial insects at different temporal and spatial scales

Although there is an increasing amount of literature on ecological interactions among beneficial arthropods, we identified numerous gaps that hinder our understanding of the effect of biodiversity conservation on ecosystem services.

Firstly, many functionally important groups seem to be overlooked in many studies on pollination and biological control enhancement. For instance, many hoverfly species are both pollinators and natural enemies of pest and could provide dual ecosystem services. Nevertheless, many knowledge gaps remain on the ecology of many species of this group (aphid consumption rate, flower preferences, habitat requirement), as very few species are actually studied in the laboratory (Dunn *et al.*, 2020). Translation of such knowledge in the crop is difficult and scarcely done for hoverflies, most field studies on pollination being centered on bees (Dunn *et al.*, 2020; Rader *et al.*, 2020; Raguso, 2020). Similarly,

most studies on parasitoid interactions are in the laboratory, and the effect of competitive interactions in the field on parasitoid community structure and effectiveness is poorly understood. Understanding more the importance of those groups and how interactions with other groups impact their performance is a crucial point, as they may provide valuable complementarity and stability of the ES due to their distinctive ecological traits (Albrecht *et al.*, 2012; Dunn *et al.*, 2020).

Moreover, facilitative interactions are still very poorly studied in comparison to “negative” interactions, although their importance in the functioning of communities has been raised several years ago in various ecological communities (Bruno *et al.*, 2003). Mentions of facilitative interactions among beneficial insects are only sporadic, mostly involving behavioural changes that increase resources for other insects. Such interactions may need to be generalized to other systems, for example by understanding which traits are involved, and understand how much they impact the provision of the ES.

The scales at which interactions are measured is another point of improvement (Garibaldi *et al.*, 2018). Although the ecological interactions occur at the local scale, their effect can be measured at several scales. How landscape context mediate interactions among beneficial arthropods is not yet understood (Herbertsson *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2016). Moreover, long-term studies are very scarce (Wojcik *et al.*, 2018), although essential to understand how interactions can modify community structure and its functioning.

Considering interactions among beneficial arthropods from different guilds

Interactions could also occur across guilds, as they can share the same micro-habitats. This point is particularly important in the context of increased management to sustain several ecosystem services simultaneously.

A few studies focused on how pollination and pest control interact, but not on how the ES providers interact, although this is a key mechanism to understand ES interactions. Some interactions between natural enemies and pollinators have been studied at an evolutionary point of view, such as bee predation by sit-and-wait predators.

Studying interactions among functional groups presents several technical difficulties. Laboratory studies demand the use of many biological models with different requirements. Assessing the impact of interactions on the fitness of the protagonist may be difficult due to non-natural conditions. In the field, confounding effects may be difficult

to differentiate. For example, following conjointly the populations of both groups may provide evidence on how each group vary according to the other (interaction), but could also be due to their respective response to environmental drivers (Bennett *et al.*, 2009). Similarly, the floral resource use by many natural enemies, such as parasitoids, is often difficult to follow in the field, due to the scarcity of feeding events and the size of individuals. Until now, proxies have mainly been used to simulate pest control (e.g. plots with less pests (Lundin *et al.*, 2012)), and the direct interaction among the insects is not looked at.

Managing agricultural ecosystems for multi-service provisioning

While several reviews and meta-analyses have analysed the effect of diverse practices on both pollinators and natural enemy populations in order to identify key habitats/practices to enhance conjointly those groups (Martin *et al.*, 2019; Shackelford *et al.*, 2013), none have taken into account how to optimize them and their services considering their interactions. In the context of sustaining ecosystem service providers, practices should favour positive interactions and limit negative interactions.

Studying the direction and the magnitude of the effects of trophic and non-trophic interactions on ecosystem functioning takes even more sense in the current context of anthropic alterations of ecosystems. Landscape fragmentation, species introduction/augmentation, re-diversification schemes are many examples of human actions that modify ecological communities and interactions among organisms. By modifying community composition, diversification strategies may impact greatly interactions among beneficial insects. Nevertheless, guild interactions are very scarcely studied in the light of resource diversification. Adopting a functional approach would facilitate the study of multiple groups simultaneously and allow a larger and transposable framework (Blaum *et al.*, 2011). Identifying which plant trait favour which insect species or group should be undertaken to avoid negative interactions and favour positive interactions. Limiting competition, by for instance increasing possibilities for resource partitioning at the local and landscape scale based on the preferences of each group could be a promising management scheme. For instance, increased mass-flowering crops would favour preferentially generalist pollinator species (Rollin *et al.*, 2013), but could also get them further away from other spontaneous resources, and thus decrease competition on those resources (Magrach *et al.*, 2017). This implies the management of both cultivated

and spontaneous flowers at several scales, with a continuity of mass-flowering crops to avoid periods when generalist pollinators will spill-over on spontaneous resources and compete with more specialist species (Schellhorn *et al.*, 2015). At the local scale, multi-functional mixes could be used in flower strips, with a mixture of plant traits favouring different groups, but spatially separated to favour all groups at different places and limit exploitative and interference competition. Finally, other ES could be enhanced by similar diversification strategies, such as soil conservation or nutrient cycling (Fiedler *et al.*, 2008). Therefore, interactions among multiple ES could occur, for example between nutrient cycling, pest control and pollination (Garibaldi *et al.*, 2018). A more holistic approach of beneficial organism interactions is needed to study the complexity of the effect of biodiversity on crop production.

References

- Abbott, K.R., and Dukas, R. (2009). Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Anim. Behav.* 78, 633–635.
- Agarwala, B.K., Bardhanroy, P., Yasuda, H., and Takizawa, T. (2003). Effects of conspecific and heterospecific competitors on feeding and oviposition of a predatory ladybird: a laboratory study. *Entomol. Exp. Appl.* 106, 219–226.
- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., and Muller, C.B. (2012). Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4845–4852.
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N., Tschumi, M., Blaauw, B., Bommarco, R., Campbell, A., Dainese, M., Drummond, F., Entling, M., *et al.* (2020). Global synthesis of the effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Hance, T., and Haubruge, E. (2008). Discrimination of parasitized aphids by a hoverfly predator: effects on larval performance, foraging, and oviposition behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 128, 73–80.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., and Haubruge, É. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnol Agron Soc Env.* 15.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Lognay, G., and Haubruge, E. (2010). Assessment of oviposition site quality by aphidophagous hoverflies: reaction to conspecific larvae. *Anim. Behav.* 79, 589–594.
- Altieri, M.A., and Letourneau, D.K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* 1, 405–430.
- Ambrosino, M.D., Luna, J.M., Jepson, P.C., and Wratten, S.D. (2006). Relative Frequencies of Visits to Selected Insectary Plants by Predatory Hoverflies (Diptera: Syrphidae), Other Beneficial Insects, and Herbivores. *Environ. Entomol.* 35, 394–400.

- Arim, M., and Marquet, P.A. (2004). Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology: Intraguild predation. *Ecol. Lett.* 7, 557–564.
- van Baaren, J., Boivin, G., and Nénon, J.-P. (1994). Intra- and interspecific host discrimination in two closely related egg parasitoids. *Oecologia* 100, 325–330.
- van Baaren, J., Le Lann, C., Pichenot, J., Pierre, J.S., Krespi, L., and Outreman, Y. (2009). How could host discrimination abilities influence the structure of a parasitoid community? *Bull. Entomol. Res.* 99, 299–306.
- Baessler, C., and Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 115, 43–50.
- Bartholomé, O., and Lavorel, S. (2019). Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. *Ecol. Indic.* 107, 105576.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., and Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* 30, 1894–1903.
- Bartual, A.M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., *et al.* (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 279, 43–52.
- Bascompte, J., and Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 567–593.
- Baude, M., Danchin, E., Mugabo, M., and Dajoz, I. (2011). Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2806–2813.
- Belyea, L.R., and Lancaster, J. (1999). Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* 86, 402–416.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., and Gordon, L.J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services: Relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188.
- Biesmeijer, J.C. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354.
- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M., and Jeltsch, F. (2011). How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodivers. Conserv.* 20, 2333–2345.

- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., and Tschardtke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* *146*, 34–43.
- Blondel, J. (2003). Guilds or Functional Groups: Does It Matter? *Oikos* *100*, 223–231.
- Blüthgen, N., and Klein, A.-M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl. Ecol.* *12*, 282–291.
- Bográn, C.E., Heinz, K.M., and Ciomperlik, M.A. (2002). Interspecific Competition Among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton. *Ecology* *83*, 653–668.
- Boivin, G., and Brodeur, J. (2006). Intra- and Interspecific Interactions among Parasitoids: Mechanisms, Outcomes and Biological Control. In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, J. Brodeur, and G. Boivin, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 123–144.
- Bommarco, R., Marini, L., and Vaissière, B.E. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* *169*, 1025–1032.
- Brechbühl, R., Casas, J., and Bacher, S. (2010). Ineffective crypsis in a crab spider: a prey community perspective. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *277*, 739–746.
- Brittain, C., Kremen, C., and Klein, A.-M. (2013a). Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Glob. Change Biol.* *19*, 540–547.
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., and Klein, A.-M. (2013b). Synergistic effects of non-Apis bees and honey bees for pollination services. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *280*, 20122767–20122767.
- Brodeur, J., and Rosenheim, J.A. (2000). Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* *97*, 93–108.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., and Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* *18*, 119–125.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., and Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* *48*, 1079–1087.
- Campbell, A., Wilby, A., Sutton, P., and Wäckers, F. (2017). Getting More Power from Your Flowers: Multi-Functional Flower Strips Enhance Pollinators and Pest Control Agents in Apple Orchards. *Insects* *8*, 101.
- Campbell, A.J., Sutton, P., Wilby, A., and Wäckers, F.L. (2012a). Improving pest control and pollination services in cider orchards by means of ‘multi-functional’ flowering strips. p. 9.
- Campbell, A.J., Biesmeijer, J.C., Varma, V., and Wäckers, F.L. (2012b). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic Appl. Ecol.* *13*, 363–370.
- Cane, J.H., and Tepedino, V.J. (2016). Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities: Apis pollen depletion and native bees. *Conserv. Lett.* *10*, 205–210.

- Cardel, Y.J., and Koptur, S. (2010). Effects of Florivory on the Pollination of Flowers: An Experimental Field Study with a Perennial Plant. *Int. J. Plant Sci.* 171, 283–292.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., *et al.* (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Carrié, R. (2016). Hétérogénéité des paysages et des pratiques agricoles - Effets sur la diversité des abeilles sauvages et la pollinisation.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring* (Boston).
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., and Nicolson, S.W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity: Weeds maximize nature benefits to crops. *Ecol. Lett.* 14, 251–259.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., and Nowakowski, M. (2006). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins: Effects of agri-environment schemes on bumble bees. *J. Appl. Ecol.* 44, 29–40.
- Casula, P., Wilby, A., and Thomas, M.B. (2006). Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems: Natural enemy diversity effects on prey. *Ecol. Lett.* 9, 995–1004.
- Chagnon, M., Gingras, J., and De Oliveira, D. (1989). Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *J. Econ. Entomol.* 82, 1350–1353.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9, 129–136.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* 9, 222–228.
- Colfer, R.G., and Rosenheim, J.A. (2001). Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia* 126, 292–304.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., and Difonzo, C.D. (2007). Suppression of Soybean Aphid by Generalist Predators Results in a Trophic Cascade in Soybeans. *Ecol. Appl.* 17, 441–451.
- Costanza, R., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Raskin, R.G., and Sutton, P. (1997). The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature* 387, 253–260.
- Cusumano, A., Peri, E., Bradleigh Vinson, S., and Colazza, S. (2012). Interspecific extrinsic and intrinsic competitive interactions in egg parasitoids. *BioControl* 57, 719–734.
- Cusumano, A., Peri, E., and Colazza, S. (2016). Interspecific competition/facilitation among insect parasitoids. *Curr. Opin. Insect Sci.* 14, 12–16.
- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., *et al.* (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* 13.

- Dawson, E.H., and Chittka, L. (2012). Conspecific and Heterospecific Information Use in Bumblebees. *PLoS ONE* 7, e31444.
- Dawson, E.H., and Chittka, L. (2014). Bumblebees (*Bombus terrestris*) use social information as an indicator of safety in dangerous environments. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20133174–20133174.
- De Moraes, C.M., Cortesero, A.M., Stapel, J.O., and Lewis, W.J. (1999). Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecol. Entomol.* 24, 402–410.
- Desneux, N., Decourtye, A., and Delpuech, J.-M. (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 81–106.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., and Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15–25.
- Duflot, R., Ernoult, A., Burel, F., and Aviron, S. (2016). Landscape level processes driving carabid crop assemblage in dynamic farmlands. *Popul. Ecol.* 58, 265–275.
- Dukas, R. (2001). Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecol. Lett.* 4, 327–333.
- Dukas, R., and Morse, D.H. (2003). Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos* 101, 157–163.
- Dukas, R., and Morse, D.H. (2005). Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effect on plant fitness components. *Écoscience* 12, 244–247.
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C.R., and Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Manag. Sci.* 76, 1973–1979.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Eeraerts, M., Smaghe, G., and Meeus, I. (2019). Pollinator diversity, floral resources and semi-natural habitat, instead of honey bees and intensive agriculture, enhance pollination service to sweet cherry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 284, UNSP 106586.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., and Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Fiedler, A.K., Landis, D.A., and Wratten, S.D. (2008). Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biol. Control* 45, 254–271.
- Finke, D.L., and Denno, R.F. (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299–1306.
- Finke, D.L., and Denno, R.F. (2006). Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades. *Oecologia* 149, 265–275.

- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., *et al.* (2005). Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574.
- Fonseca, C.R., and Ganade, G. (2001). Species Functional Redundancy, Random Extinctions and the Stability of Ecosystems. *J. Ecol.* 89, 118–125.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., and Loreau, M. (2005). Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biol.* 4, e1.
- Fontaine, C., Collin, C.L., and Dajoz, I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *J. Ecol.* 96, 1002–1010.
- Free, J.B. (1962). The Behaviour of Honeybees Visiting Field Beans (*Vicia faba*). *J. Anim. Ecol.* 31, 497.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238–243.
- Fründ, J., Linsenmair, K.E., and Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* 119, 1581–1590.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., and Tschamntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., *et al.* (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142620–20142620.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., *et al.* (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611.
- Garibaldi, L.A., Andersson, G.K.S., Requier, F., Fijen, T.P.M., Hipólito, J., Kleijn, D., Pérez-Méndez, N., and Rollin, O. (2018). Complementarity and synergisms among ecosystem services supporting crop yield. *Glob. Food Secur.* 17, 38–47.
- Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Daniel, C., and Balmer, O. (2012). Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic Appl. Ecol.* 13, 85–93.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., and Vereecken, N.J. (2017). Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. In *Advances in Ecological Research*, (Elsevier), pp. 147–199.
- Gilbert, F.S. (1983). The foraging ecology of hoverflies (Diptera, Syrphidae): circular movements on composite flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13, 253–257.
- Godfray, H.C.J. (1994). *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology* (Princeton University Press).

- Goodale, E., and Nieh, J.C. (2012). Public use of olfactory information associated with predation in two species of social bees. *Anim. Behav.* *84*, 919–924.
- Goodale, E., Beauchamp, G., Magrath, R.D., Nieh, J.C., and Ruxton, G.D. (2010). Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends Ecol. Evol.* *25*, 354–361.
- Goulson, D. (1999). Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* *2*, 185–209.
- Goulson, D., and Sparrow, K.R. (2009). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *J. Insect Conserv.* *13*, 177–181.
- Goulson, D., Hawson, S.A., and Stout, J.C. (1998). Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Anim. Behav.* *55*, 199–206.
- Grass, I., Albrecht, J., Jauker, F., Diekötter, T., Warzecha, D., Wolters, V., and Farwig, N. (2016). Much more than bees—Wildflower plantings support highly diverse flower-visitor communities from complex to structurally simple agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* *225*, 45–53.
- Greco, C.F., and Kevan, P.G. (1995). Patch choice in the anthophilous ambush predator *Phymata americana*: improvement by switching hunting sites as part of the initial choice. *Can. J. Zool.* *73*, 1912–1917.
- Greenleaf, S.S., and Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *103*, 13890–13895.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., and Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* *153*, 589–596.
- Griffin, J.N., Byrnes, J.E.K., and Cardinale, B.J. (2013). Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology* *94*, 2180–2187.
- Gross, P. (1993). Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* *38*, 251–273.
- Gross, C.L., and Mackay, D. (1998). Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biol. Conserv.* *10*.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., and You, M. (2017). Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* *62*, 91–109.
- Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., Knops, J.M.H., and Miller, A.E.T.E. (2001). Contrasting Effects of Plant Richness and Composition on Insect Communities: A Field Experiment. *Am. Nat.* *158*, 17–35.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., and Tilman, D. (2009). Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* *12*, 1029–1039.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., and Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs: Plant diversity and foodweb stability. *Ecol. Lett.* *14*, 42–46.

- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hören, T., *et al.* (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* *12*, e0185809.
- Hardy, I.C.W., Goubault, M., and Batchelor, T.P. (2013). Hymenopteran contests and agonistic behaviour. In *Animal Contests*, I.C.W. Hardy, and M. Briffa, eds. (Cambridge: Cambridge University Press), pp. 147–177.
- Harvey, C.T., and Eubanks, M.D. (2005). Intraguild predation of parasitoids by *Solenopsis invicta*: a non-disruptive interaction. *Entomol. Exp. Appl.* *114*, 127–135.
- Harvey, J.A., Gols, R., and Strand, M.R. (2009). Intrinsic competition and its effects on the survival and development of three species of endoparasitoid wasps. *Entomol. Exp. Appl.* *130*, 238–248.
- Harvey, J.A., Poelman, E.H., and Tanaka, T. (2013). Intrinsic Inter- and Intraspecific Competition in Parasitoid Wasps. *Annu. Rev. Entomol.* *58*, 333–351.
- Hawes, C., Evans, H.F., and Stewart, A.J.A. (2013). Interference competition, not predation, explains the negative association between wood ants (*Formica rufa*) and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecol. Entomol.* *38*, 315–322.
- Hawkins, B. (2000). Species coexistence in parasitoid communities: does competition matter? In *Parasitoid Population Biology*, (Princeton University Press), p.
- Heinrich, B. (1976). Resource Partitioning Among Some Eusocial Insects: Bumblebees. *Ecology* *57*, 874–889.
- Henry, M., and Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* *8*.
- Herbertsson, L., Lindström, S.A.M., Rundlöf, M., Bommarco, R., and Smith, H.G. (2016). Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic Appl. Ecol.* *17*, 609–616.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., and Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *275*, 2283–2291.
- Hogg, B.N., Bugg, R.L., and Daane, K.M. (2011). Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biol. Control* *56*, 76–84.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T., and Steffan-Dewenter, I. (2013). Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* *172*, 477–484.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., *et al.* (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.* *75*, 3–35.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., and O'Connor, M.I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* *486*, 105–108.

- Huey, S., and Nieh, J.C. (2017). Foraging at a safe distance: crab spider effects on pollinators: Crab spider effects on pollinators. *Ecol. Entomol.* *42*, 469–476.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* *93*, 145–159.
- Ings, T.C., and Chittka, L. (2008). Speed-Accuracy Tradeoffs and False Alarms in Bee Responses to Cryptic Predators. *Curr. Biol.* *18*, 1520–1524.
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Working Groups Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Cambridge, UK: Intergovernmental Panel on Climate Change).
- Johnson, L.K., and Hubbell, S.P. (1974). Aggression and Competition among Stingless Bees: Field Studies. *Ecology* *55*, 120–127.
- Jonsson, M., Kaartinen, R., and Straub, C.S. (2017). Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Curr. Opin. Insect Sci.* *20*, 1–6.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., and Waser, N.M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *29*, 83–112.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *J. Veg. Sci.* *3*, 157–164.
- Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A., Boit, A., Joppa, L.N., Lafferty, K.D., Williams, R.J., *et al.* (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecol. Lett.* *15*, 291–300.
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., and Tscharntke, T. (2011). Do conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends Ecol. Evol.* *474–481*.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L.K., Rader, R., *et al.* (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat. Commun.* *6*, 7414.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., and Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *274*, 303–313.
- Kremen, C., Albrecht, M., and Ponisio, L. (2019). Restoring pollinator communities and pollination services in hedgerows in intensively managed agricultural landscapes. In *The Ecology of Hedgerows and Field Margins*, (Routledge), p.
- Krenek, L., and Rudolf, V.H.W. (2014). Allometric scaling of indirect effects: body size ratios predict non-consumptive effects in multi-predator systems. *J. Anim. Ecol.* *83*, 1461–1468.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., and Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* *45*, 175–201.
- Lavorel, S., and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* *16*, 545–556.

- Le Lann, C., Outreman, Y., van Alphen, J.J.M., and van Baaren, J. (2011a). First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behav. Ecol.* 22, 101–107.
- Le Lann, C., Wardziak, T., Baaren, J. van, and Alphen, J.J.M. van (2011b). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Funct. Ecol.* 25, 641–651.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2005). A new mode of information transfer in foraging bumblebees? *Curr. Biol.* 15, R447–R448.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2008). Social transmission of nectar-robbing behaviour in bumble-bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 1669–1674.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2009). Bumble-bees learn the value of social cues through experience. *Biol. Lett.* 5, 310–312.
- Lee, J.C., and Heimpel, G.E. (2003). Nectar availability and parasitoid sugar feeding. In *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 220–225.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., and Moreno, C.R. (2009). Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 573–592.
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., and López, S.D. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.* 21, 9–21.
- Levine, J.M., and HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461, 254–257.
- Lichtenberg, E.M., Hrnčir, M., Turatti, I.C., and Nieh, J.C. (2011). Olfactory eavesdropping between two competing stingless bee species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 763–774.
- Lindauer, M., and Kerr, W.E. (1958). Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. *Z. Für Vgl. Physiol.* 41, 405–434.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., and Smith, H.G. (2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20161641.
- Llandres, A.L., De Mas, E., and Rodríguez-Gironés, M.A. (2012). Response of pollinators to the tradeoff between resource acquisition and predator avoidance. *Oikos* 121, 687–696.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., *et al.* (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804–808.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1998a). Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79, 2143–2152.

- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1998b). The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour. *Ecol. Entomol.* 23, 53–61.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1999). Factors facilitating synergistic predation: the central role of synchrony. *Ecol. Appl.* 9, 378–386.
- Louda, S.M. (1982). Inflorescence spiders: A cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55, 185–191.
- Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B.J., Ford, C.R., Forman, D.W., Greig, C., Hegarty, M., Jones, L., Neyland, P.J., and de Vere, N. (2018). Floral resource partitioning by individuals within generalised hoverfly pollination networks revealed by DNA metabarcoding. *Sci. Rep.* 8.
- Lundin, O., Smith, H.G., Rundlof, M., and Bommarco, R. (2012). When ecosystem services interact: crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122243–20122243.
- Luoto, M., Pykälä, J., and Kuussaari, M. (2003). Decline of landscape-scale habitat and species diversity after the end of cattle grazing. *J. Nat. Conserv.* 11, 171–178.
- MacArthur, R., and Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385.
- Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., van Achterberg, K., and Memmott, J. (2011). Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 3387–3394.
- Magrach, A., González-Varo, J.P., Boiffier, M., Vilà, M., and Bartomeus, I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1299–1307.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., and Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecol. Appl.* 22, 1535–1546.
- Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B., and Steffan-Dewenter, I. (2015). Pest control of aphids depends on landscape complexity and natural enemy interactions. *PeerJ* 3, e1095.
- Martin, E.A., Seo, B., Park, C.-R., Reineking, B., and Steffan-Dewenter, I. (2016). Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecol. Appl.* 26, 448–462.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., *et al.* (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol. Lett.* 22, 1083–1094.
- Michener, C.D. (2007). *The bees of the world* (Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press).
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. (Washington, DC)
- Morse, D.H. (1986). Predatory Risk to Insects Foraging at Flowers. *Oikos* 46, 223–228.

- Nagamitsu, T., and Inoue, T. (1997). Aggressive Foraging of Social Bees as a Mechanism of Floral Resource Partitioning in an Asian Tropical Rainforest. *Oecologia* 110, 432–439.
- Nakashima, Y., and Senoo, N. (2003). Avoidance of ladybird trails by an aphid parasitoid *Aphidius ervi*: active period and effects of prior oviposition experience. *Entomol. Exp. Appl.* 109, 163–166.
- Nieh, J.C., Barreto, L.S., Contrera, F.A.L., and Imperatriz-Fonseca, V.L. (2004). Olfactory eavesdropping by a competitively foraging stingless bee, *Trigona spinipes*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, 1633–1640.
- Nieminen, M., and Nouhuys, S. van (2017). The Roles of Trophic Interactions, Competition and Landscape in Determining Metacommunity Structure of a Seed-Feeding Weevil and Its Parasitoids. *Ann. Zool. Fenn.* 54, 83–95.
- Ortiz-Martínez, S., Pierre, J.-S., van Baaren, J., Le Lann, C., Zepeda-Paulo, F., and Lavandero, B. (2019). Interspecific competition among aphid parasitoids: molecular approaches reveal preferential exploitation of parasitized hosts. *Sci. Rep.* 9.
- Paini, D.R., and Roberts, J.D. (2005). Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biol. Conserv.* 123, 103–112.
- Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham, R.K., and Tylianakis, J.M. (2014). Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host–parasitoid food webs. *Ecology* 95, 1888–1896.
- Pereira, H.M., Navarro, L.M., and Martins, I.S. (2012). Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 25–50.
- Pianka, E.R. (1980). Guild Structure in Desert Lizards. *Oikos* 35, 194–201.
- Pierre, J., Le Guen, J., Pham Delègue, M.H., Mesquida, J., Marilleau, R., and Morin, G. (1996). Comparative study of nectar secretion and attractivity to bees of two lines of spring-type faba bean (*Vicia faba* L var *equina* Steudel). *Apidologie* 27, 65–75.
- Pimm, S.L., and Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature* 403, 843–845.
- Pineda, A., Morales, I., Marcos-García, M.A., and Fereres, A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biol. Control* 42, 274–280.
- Pinheiro, L.A., Torres, L., Raimundo, J., and Santos, S.A.P. (2013). Effect of floral resources on longevity and nutrient levels of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Biol. Control* 67, 178–185.
- Pinkus-Rendon, M.A., Parra-Tabla, V., and Meléndez-Ramírez, V. (2005). Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. *Can. Entomol.* 137, 441–449.
- Polis, G.A., and Strong, D.R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *Am. Nat.* 147, 813–846.

- Polis, G.A., Myers, C.A., and Holt, R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *20*, 297–330.
- Pontin, D.R., Wade, M.R., Kehrl, P., and Wratten, S.D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Ann. Appl. Biol.* *148*, 39–47.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* *25*, 345–353.
- Poveda, K., Gómez, M.I., and Martínez, E. (2008). Diversification practices: their effect on pest regulation and production. *Rev. Colomb. Entomol.* *34*, 131–144.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A.J., and Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J. Appl. Ecol.* *46*, 1080–1087.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., Mayfield, M.M., Arthur, A.D., Andersson, G.K.S., *et al.* (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *113*, 146–151.
- Rader, R., Cunningham, S.A., Howlett, B.G., and Inouye, D.W. (2020). Non-Bee Insects as Visitors and Pollinators of Crops: Biology, Ecology, and Management. *Annu. Rev. Entomol.* *65*, 391–407.
- Raguso, R.A. (2020). Don't forget the flies: dipteran diversity and its consequences for floral ecology and evolution. *Appl. Entomol. Zool.* *55*, 1–7.
- Reader, T., MacLeod, I., Elliott, P.T., Robinson, O.J., and Manica, A. (2005). Inter-Order Interactions Between Flower-Visiting Insects: Foraging Bees Avoid Flowers Previously Visited by Hoverflies. *J. Insect Behav.* *18*, 51–57.
- Reader, T., Higginson, A.D., Barnard, C.J., and Gilbert, F.S. (2006). The effects of predation risk from crab spiders on bee foraging behavior. *Behav. Ecol.* *17*, 933–939.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* *39*, 157–176.
- Rodríguez-Gironés, M.A. (2012). Possible top-down control of solitary bee populations by ambush predators. *Behav. Ecol.* *23*, 559–565.
- Rodríguez-Gironés, M.A., González, F.G., Llandres, A.L., Corlett, R.T., and Santamaría, L. (2013). Possible role of weaver ants, *Oecophylla smaragdina*, in shaping plant–pollinator interactions in South-East Asia. *J. Ecol.* *101*, 1000–1006.
- Rogers, S.R., Cajamarca, P., Tarpy, D.R., and Burrack, H.J. (2013). Honey bees and bumble bees respond differently to inter- and intra-specific encounters. *Apidologie* *44*, 621–629.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., and Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* *179*, 78–86.

- Romero, G.Q., and Vasconcellos-Neto, J. (2004). Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology* 85, 446–457.
- Root, R.B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317–350.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124.
- Ropars, L., Affre, L., Schurr, L., Flacher, F., Genoud, D., Mutillod, C., and Geslin, B. (2020). Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. *Acta Oecologica* 104, 103546.
- Rosas-Ramos, N., Baños-Picón, L., Tormos, J., and Asís, J.D. (2019). The complementarity between ecological infrastructure types benefits natural enemies and pollinators in a Mediterranean vineyard agroecosystem. *Ann. Appl. Biol.* 175, 193–201.
- Rosenheim, J.A., and Corbett, A. (2003). Omnivory and the Indeterminacy of Predator Function: Can a Knowledge of Foraging Behavior Help? *Ecology* 84, 2538–2548.
- Rosenheim, J.A., and Harmon, J.P. (2006). The Influence of Intraguild Predation on the Suppression of a Shared Prey Population: An Empirical Reassessment. In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, J. Brodeur, and G. Boivin, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 1–20.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J., and Jaffee, B.A. (1995). Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biol. Control* 5, 303–335.
- Roubik, D.W. (1980). Foraging Behavior of Competing Africanized Honeybees and Stingless Bees. *Ecology* 61, 836–845.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., and Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.* 16, 250–259.
- Saleh, N., and Chittka, L. (2006). The importance of experience in the interpretation of conspecific chemical signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 215–220.
- Santos, C.F. dos, and Absy, M.L. (2012). Interactions between carpenter bees and orchid bees (Hymenoptera: Apidae) in flowers of *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae). *Acta Amaz.* 42, 89–94.
- Saunders, M.E., Peisley, R.K., Rader, R., and Luck, G.W. (2016). Pollinators, pests, and predators: Recognizing ecological trade-offs in agroecosystems. *Ambio* 45, 4–14.
- Schellhorn, N.A., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 524–530.
- Seppänen, J.-T., Forsman, J.T., Mönkkönen, M., and Thomson, R.L. (2007). Social Information Use Is a Process across Time, Space, and Ecology, Reaching Heterospecifics. *Ecology* 88, 1622–1633.

- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., and Sait, S.M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops: Comparison of pollinators and natural enemies. *Biol. Rev.* 88, 1002–1021.
- Sih, A., Englund, G., and Wooster, D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13, 350–355.
- Simberloff, D., and Dayan, T. (1991). The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115–143.
- Snyder, W.E., and Ives, A.R. (2001). Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705–716.
- Snyder, W.E., and Ives, A.R. (2003). Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84, 91–107.
- Srivastava, D.S., and Lawton, J.H. (1998). Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. *Am. Nat.* 152, 510–529.
- Stachowicz, J.J. (2001). Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51, 235.
- Steffan-Dewenter, I., and Tschardt, T. (2000). Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122, 288–296.
- Stone, G.N., Gilbert, F., Willmer, Pat., Potts, S., Semida, F., and Zalut, Samy. (1999). Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecol. Entomol.* 24, 208–221.
- Stout, J.C., and Goulson, D. (2001). The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Anim. Behav.* 62, 183–189.
- Stout, J.C., Goulson, D., and Allen, J.A. (1998). Repellent Scent-Marking of Flowers by a Guild of Foraging Bumblebees (*Bombus* spp.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 317–326.
- Straub, C.S., Finke, D.L., and Snyder, W.E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* 45, 225–237.
- Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, S.R. (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. *Insects Plants Community Patterns Mech.*
- Sutter, L., and Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20152529.
- Sutter, L., Albrecht, M., and Jeanneret, P. (2017). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620.
- Suttle, K.B. (2003). Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecol. Lett.* 6, 688–694.

- Takizawa, T., Yasuda, H., and Agarwala, B.K. (2000). Effects of parasitized aphids (Homoptera: Aphididae) as food on larval performance of three predatory ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Entomol. Zool.* *35*, 467–472.
- Taylor, A.J., Müller, C.B., and Godfray, H.C.J. (1998). Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *J. Insect Behav.* *11*, 297–302.
- Teder, T., Tammaru, T., and Kaasik, A. (2013). Exploitative competition and coexistence in a parasitoid assemblage. *Popul. Ecol.* *55*, 77–86.
- Thomas, J.A. (2004). Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science* *303*, 1879–1881.
- Thomine, E., Jeavons, E., Rusch, A., Bearez, P., and Desneux, N. (2020). Effect of crop diversity on predation activity and population dynamics of the mirid predator *Nesidiocoris tenuis*. *J. Pest Sci.*
- Thomson, D. (2004). Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* *85*, 458–470.
- Thomson, D.M. (2016). Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecol. Lett.* *19*, 1247–1255.
- Thomson, J.D., Peterson, S.C., and Harder, L.D. (1987). Response of Traplining Bumble Bees to Competition Experiments: Shifts in Feeding Location and Efficiency. *Oecologia* *71*, 295–300.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure* (Princeton University Press).
- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *96*, 5995–6000.
- Tilman, D., Isbell, F., and Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *45*, 471–493.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., and Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* *17*, 199–209.
- Traugott, M., Bell, J.R., Raso, L., Sint, D., and Symondson, W.O.C. (2012). Generalist predators disrupt parasitoid aphid control by direct and coincidental intraguild predation. *Bull. Entomol. Res.* *102*, 239–247.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., *et al.* (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* *87*, 661–685.
- Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., *et al.* (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biol. Conserv.* *204*, 449–458.

- Tylianakis, J.M., and Binzer, A. (2014). Effects of global environmental changes on parasitoid–host food webs and biological control. *Biol. Control* 75, 77–86.
- Tylianakis, J.M., and Romo, C.M. (2010). Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. *Basic Appl. Ecol.* 11, 657–668.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., and Wardle, D.A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351–1363.
- Uelmen, J.A., Lindroth, R.L., Tobin, P.C., Reich, P.B., Schwartzberg, E.G., and Raffa, K.F. (2016). Effects of winter temperatures, spring degree-day accumulation, and insect population source on phenological synchrony between forest tent caterpillar and host trees. *For. Ecol. Manag.* 362, 241–250.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., and Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 3–14.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Q. Rev. Biol.* 85, 183–206.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Wäckers, F.L., and Van Rijn, P.C. (2012). Pick and mix: selecting flowering plants to meet the requirements of target biological control insects. *Biodivers. Insect Pests Key Issues Sustain. Manag.* 9, 139–165.
- Walter, G.H. (1991). What is resource partitioning? *J. Theor. Biol.* 150, 137–143.
- Walther-Hellwig, K., Fokul, G., Frankl, R., Büchler, R., Ekschmitt, K., and Wolters, V. (2006). Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie* 37, 517–532.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharrntke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* 6, 961–965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharrntke, T. (2006). Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149, 289–300.
- Wheeler, A.G. (1977). STUDIES ON THE ARTHROPOD FAUNA OF ALFALFA: VII. PREDACEOUS INSECTS1. *Can. Entomol.* 109, 423–427.
- Williams, C.S. (1998). The identity of the previous visitor influences flower rejection by nectar-collecting bees. *Anim. Behav.* 56, 673–681.
- Willis, K.J., and Bhagwat, S.A. (2009). Biodiversity and Climate Change. *Science* 326, 806–807.
- Willmer, P., Stanley, D.A., Steijven, K., Matthews, I.M., and Nuttman, C.V. (2009). Bidirectional Flower Color and Shape Changes Allow a Second Opportunity for Pollination. *Curr. Biol.* 19, 919–923.

- Wilms, J., and Eltz, T. (2008). Foraging scent marks of bumblebees: footprint cues rather than pheromone signals. *Naturwissenschaften* 95, 149–153.
- Winfree, R., and Kremen, C. (2009). Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 229–237.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., and Kremen, C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecol. Lett.* 10, 1105–1113.
- Winfree, R., W. Fox, J., Williams, N.M., Reilly, J.R., and Cariveau, D.P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecol. Lett.* 18, 626–635.
- Wojcik, V.A., Morandin, L.A., Davies Adams, L., and Rourke, K.E. (2018). Floral Resource Competition Between Honey Bees and Wild Bees: Is There Clear Evidence and Can We Guide Management and Conservation? *Environ. Entomol.* 47, 822–833.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., McCracken, M., Chapman, R.E., Ball, S.L., Edwards, M.E., Nowakowski, M., and Pywell, R.F. (2016). Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 231, 15–23.
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., and Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122.
- Ximenez-Embun, M.G., Zaviezo, T., and Grez, A. (2014). Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biol. Control* 69, 1–7.
- Yachi, S., and Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 1463–1468.
- Yip, E.C. (2014). Ants versus spiders: interference competition between two social predators. *Insectes Sociaux* 61, 403–406.
- Yokoi, T., and Fujisaki, K. (2009). Recognition of scent marks in solitary bees to avoid previously visited flowers. *Ecol. Res.* 24, 803–809.

4. Objectifs et problématique de la thèse

Les travaux réalisés lors de cette thèse se placent dans le cadre de la conservation de la biodiversité et de ses services dans les systèmes agricoles, avec un focus sur l'effet des stratégies de diversification végétale sur les populations d'ennemis naturels et de pollinisateurs, et leur impact sur le contrôle biologique. **La thèse prend un point de vue centré sur les assemblages des communautés d'insectes bénéfiques floricoles, et en particulier des interactions trophiques et non-trophiques entre ces insectes, pour permettre de mieux comprendre les mécanismes expliquant l'impact de la diversification des ressources végétales sur le fonctionnement des agroécosystèmes.**

L'originalité de cette thèse est notamment de prendre en compte simultanément deux groupes d'insectes bénéfiques, les ennemis naturels et les pollinisateurs, en considérant les interactions qui pourraient exister entre ces groupes, en particulier les interactions de compétition pour les ressources florales. En effet, l'étude de plusieurs groupes fonctionnels est, comme mis en évidence dans la revue bibliographique, rarement considérée dans les études portant sur l'augmentation simultanée des populations de plusieurs espèces à l'origine de services écosystémiques.

Les questions posées sont les suivantes :

Question 1 : Quel est l'effet des stratégies de diversification des ressources végétales sur les populations des différents groupes d'insectes bénéfiques ? **Chapitres 2, 3 et 4.**

→ **Hypothèse :** On s'attend à une réponse différente des groupes à l'augmentation des ressources cultivées en lien avec une utilisation différentielle des ressources, et ce à différentes échelles. L'utilisation des ressources par les insectes bénéfiques a été étudiée de l'échelle de la plante (**Chapitres 2 et 4**), de la parcelle (**Chapitres 2 et 3**) et du paysage (**Chapitre 4**), avec parfois une approche fonctionnelle (**Chapitres 3 et 4**).

Question 2 : Quel est l'effet des stratégies de diversification des ressources végétales sur le contrôle biologique des pucerons ? **Chapitre 1.**

→ **Hypothèse :** La diversification des ressources devrait augmenter la diversité des parasitoïdes de pucerons. Au vu de la variabilité des résultats de l'effet de la diversité

des ennemis naturels sur le contrôle biologique dans la littérature, nous proposons deux hypothèses alternatives : soit la diversité de parasitoïdes augmente l'efficacité de la communauté à contrôler les pucerons : le taux de parasitisme sera donc plus haut dans les cultures diversifiées ; soit la diversité de parasitoïdes limiterait le contrôle des pucerons, par exemple en lien avec des interactions négatives, menant à une absence d'amélioration du service ou un effet négatif sur le service. Ceci est vu en question 3.

Question 3 : La diversification des ressources végétales impacte-elle les interactions entre espèces d'une même guildes et de guildes différentes ? **Chapitres 1, 2 et 4.**

→ **Hypothèse :** Lorsqu'il y a chevauchement dans l'utilisation des ressources florales, on s'attend à ce qu'il y ait des interactions de compétition pour ces ressources entre les espèces ou les groupes fonctionnels. Au sein de la guildes des parasitoïdes, on peut s'attendre à ce que les parasitoïdes généralistes, utilisant les hôtes alternatifs en plus des pucerons des céréales, soient majoritaires dans le système, ce qui pourrait augmenter les interactions de compétition entre parasitoïdes primaires et limiter le contrôle des pucerons (**Chapitre 1**). La diversification des ressources pourrait aussi augmenter la diversité des parasitoïdes secondaires, et donc mener à un taux d'hyperparasitisme plus important (**Chapitre 1**). Au sein des pollinisateurs, on s'attend à ce que l'espèce généraliste *Apis mellifera* limite l'utilisation des ressources florales des pollinisateurs sauvages, via un mécanisme de déplacement spatio-temporel (**Chapitre 2**). De même, on peut s'attendre à ce que l'attraction de pollinisateurs dans des champs avec des ressources florales affecte négativement soit l'abondance d'ennemis naturels, soit leur efficacité dans le contrôle biologique des pucerons dû à un chevauchement spatio-temporel des ressources (**Chapitre 4**).

Question 4 : Les ennemis naturels sont-ils capables de discriminer des ressources florales visitées par des compétiteurs ? **Chapitre 5.**

→ **Hypothèse :** On s'attend à ce que les fleurs visitées par des compétiteurs conspécifiques (syrphes) et hétérospecifics (syrphes pour les parasitoïdes, bourdons pour les syrphes) présentent une quantité moindre de ressource, ce qui va limiter l'ingestion de sucres par les parasitoïdes et les syrphes. Si les ressources sont réellement limitantes, on s'attend à ce que les syrphes et les parasitoïdes discriminent ces ressources et préfèrent les patchs non exploités.

Organisation du manuscrit

Dans un premier temps, le matériel biologique étudié ainsi que les méthodes utilisées (sites d'étude, protocoles d'échantillonnage) sont présentés dans le « Matériel et Méthodes ».

La première partie porte sur l'effet des stratégies de diversification sur l'utilisation des ressources et les interactions au sein de chaque guild. Le **chapitre 1** se concentre sur l'effet d'une stratégie de diversification intra-champs sur les interactions entre parasitoïdes et leur contrôle sur les pucerons des céréales. Il met en avant un changement fonctionnel de la communauté de parasitoïdes primaires, avec plus d'espèces généralistes, et une augmentation de l'hyperparasitisme en présence de ressources florales ajoutées. Le contrôle biologique des pucerons des céréales n'est pas favorisé par l'addition de ressources florales. Ce chapitre a été soumis à *Journal of Applied Ecology* en Août 2020 puis ressoumis en mars 2021 après révisions. Le **chapitre 2** porte sur le partage de la ressource au sein d'une guild de pollinisateurs, dans un contexte de cultures de fleurs avec une haute densité d'abeilles domestiques. Ce chapitre met en avant le partage à une échelle fine des ressources florales au cours de la journée et au sein d'une même plante entre les différents pollinisateurs, et l'effet de la dominance de l'abeille domestique dans la communauté sur ce partage est discuté. Ce chapitre a été publié dans la revue *Acta Oecologica* en janvier 2020. Le **chapitre 3** présente des résultats préliminaires sur l'utilisation spatio-temporelle des ressources cultivées et spontanées dans les champs de céréales par les différents groupes de pollinisateurs.

La seconde partie de cette thèse porte sur l'effet des stratégies de diversification sur les interactions entre ennemis naturels et pollinisateurs. Le **chapitre 4** met en évidence un antagonisme entre l'augmentation des populations de pollinisateurs et le contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes. Il étudie l'effet des ressources florales entre ces différents groupes de l'échelle de la plante au paysage pour discuter de cet antagonisme. Ce chapitre est en cours de préparation. Le **chapitre 5** cherche à comprendre par une expérience en laboratoire les réponses physiologiques et comportementales de deux ennemis naturels à la compétition par exploitation de ressources florales par d'autres insectes floricoles. Ce dernier a été soumis à *Oikos* en mars 2021.

Enfin, les résultats obtenus et les perspectives à ces travaux sont discutés dans la partie « Discussion Générale ».

1. Organismes étudiés

Les études réalisées au cours de cette thèse ont impliqué de travailler sur plusieurs modèles biologiques de la classe des insectes (Arthropoda : Insecta L.). L'étude du service écosystémique de contrôle biologique des phytophages s'est effectuée sur le système pucerons des céréales (Homoptera : Aphididae) – parasitoïdes (Hymenoptera : Braconidae) – hyperparasitoïdes (Hymenoptera : Cynipidae, Megaspilidae et Pteromalidae). La guilda de pollinisateurs comprenait les abeilles (Hymenoptera : Apoidea Apiforme) et les syrphes. (Diptera : Syrphidae) Les spécificités écologiques de chacun de ces groupes sont présentées ici.

1.1. Les pucerons des céréales

Les pucerons sont des insectes piqueurs-suceurs comprenant environ 5000 espèces qui se développent sur la plupart des plantes dans une grande variété de milieux. Une cinquantaine d'espèces sont considérées comme nuisibles car elles causent des dommages importants sur des plantes cultivées, en limitant le développement des plants par un prélèvement de sève, mais surtout par la transmission de virus aux plantes, ce qui peut diminuer drastiquement le rendement. En Europe de l'Ouest, les cultures de céréales comptent trois espèces de pucerons majoritaires : *Sitobion avenae* (Fabricius), *Metopolophium dirhodum* (Walker), et *Rhopalosiphum padi* (Linné), qui peuvent transmettre des viroses telles que la Jaunisse Nanisante de l'Orge (Andrade et al., 2015; Gagic et al., 2011).

Les pucerons des céréales sont des espèces holocycliques : ils alternent entre reproduction parthénogénétique (vivipare, production de clones) et reproduction sexuée (ovipare, production d'œufs) en hiver. *Sitobion avenae* est une espèce monœcique car elle se reproduit toute l'année sur des plantes hôtes de la famille des Poacées. *Metopolophium dirhodum* et *Rhopalosiphum padi* sont quant à elles des espèces diœciques, avec une plante hôte primaire ligneuse sur laquelle se déroule la reproduction sexuée en hiver, et une plante hôte secondaire (Poacées) sur laquelle les espèces se développent durant le printemps (Blackman and Eastop, 2000). Néanmoins, en fonction des conditions environnementales et climatiques, et en particulier si les hivers sont doux, ces trois espèces peuvent présenter uniquement des cycles anholocycliques, c'est-à-dire

comportant seulement la phase de reproduction parthénogénétique. C'est le cas en Bretagne, où ces espèces n'ont pratiquement plus de phase sexuée (Andrade et al., 2016; Dedryver et al., 2001), dont *R. padi* pour lequel son hôte primaire n'est pas présent.

On distingue deux types de morphes chez les pucerons : les morphes ailés et aptères. Les morphes ailés sont qualifiés de « disperseurs », avec des vols à l'automne et au printemps. Une fois que la femelle a colonisé son nouvel habitat, elle produit des morphes aptères qui vont former des colonies sur les plants de céréales ce qui peut entraîner des pullulations dans les champs de céréales au printemps (Honek et al., 2017).

1.2. La guilde des parasitoïdes de pucerons des céréales

Les pucerons représentent une ressource alimentaire pour de nombreux ennemis naturels, dont les parasitoïdes. Les parasitoïdes des pucerons des céréales sont des hyménoptères braconidés de la sous-famille des Aphidiinae, la majorité étant du genre *Aphidius* en Europe de l'Ouest (*Aphidius avenae* (Haliday), *A. ervi* (Haliday), *A. rhopalosiphii* (De Stephani-Perez), *A. matricariae* (Haliday)), et deux autres espèces étant en plus faible abondance (*Ephedrus plagiator* (Nees) et *Praon volucre* (Haliday)) (Andrade et al., 2015; Powell, 1982). Ces espèces ont des gammes d'hôtes différentes. *Aphidius rhopalosiphii* est un spécialiste de l'habitat car il ne parasite que les pucerons qui se nourrissent exclusivement de poacées sauvages ou cultivées. Les autres espèces d'*Aphidius* sont plus généralistes puisqu'elles parasitent aussi des espèces de pucerons se développant sur d'autres familles de plantes hôtes. Certaines espèces de parasitoïde auront toutefois un hôte principal et des hôtes secondaires. Par exemple, *A. ervi* a pour hôte principal le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* (Harris) mais peut également parasiter des pucerons de plusieurs autres genres (Derocles et al., 2016). Néanmoins, le généralisme des parasitoïdes de pucerons est remis en cause par des études récentes, soulignant que la gamme d'hôtes actuellement utilisée *in natura* est souvent plus étroite que celle citée dans la littérature (Derocles et al., 2019), car ces espèces regrouperaient des populations spécialisées sur une partie seulement de la gamme d'hôtes (Derocles et al., 2016).

Les parasitoïdes des pucerons des céréales ont une phase de développement larvaire dans l'organisme hôte (on parle d'endoparasitoïdes) et sont dits koïnobiontes car ils maintiennent leur hôte vivant jusqu'à la nymphose. A la fin de leur développement ils émergent et rentrent en phase adulte libre et sexuée. Ces parasitoïdes sont dits solitaires

car un seul individu se développe dans chaque hôte (Fig. 1). Après la ponte de la femelle dans le puceron, l'œuf éclot et la larve parasitoïde se nourrit sur les tissus du puceron. Le puceron meurt au moment de la nymphose, ne laissant que la cuticule dans laquelle le parasitoïde tisse un cocon, ce que l'on appelle une momie. C'est à ce stade que les parasitoïdes sont généralement échantillonnés, car ces momies sont facilement observables et capturables. L'adulte émerge quelques jours plus tard. Les parasitoïdes hyménoptères sont haplodiploïdes : les mâles résultent d'œufs non fécondés, et sont donc haploïdes, alors que les femelles proviennent d'œufs fécondés et sont diploïdes. Les femelles adultes utilisent des ressources en carbohydrates, tel que du nectar de fleur ou du miellat de puceron, ce qui augmente leur longévité et fécondité et donc leur fitness (Azzouz et al., 2004; Hogervorst et al., 2007; Wade and Wratten, 2007).

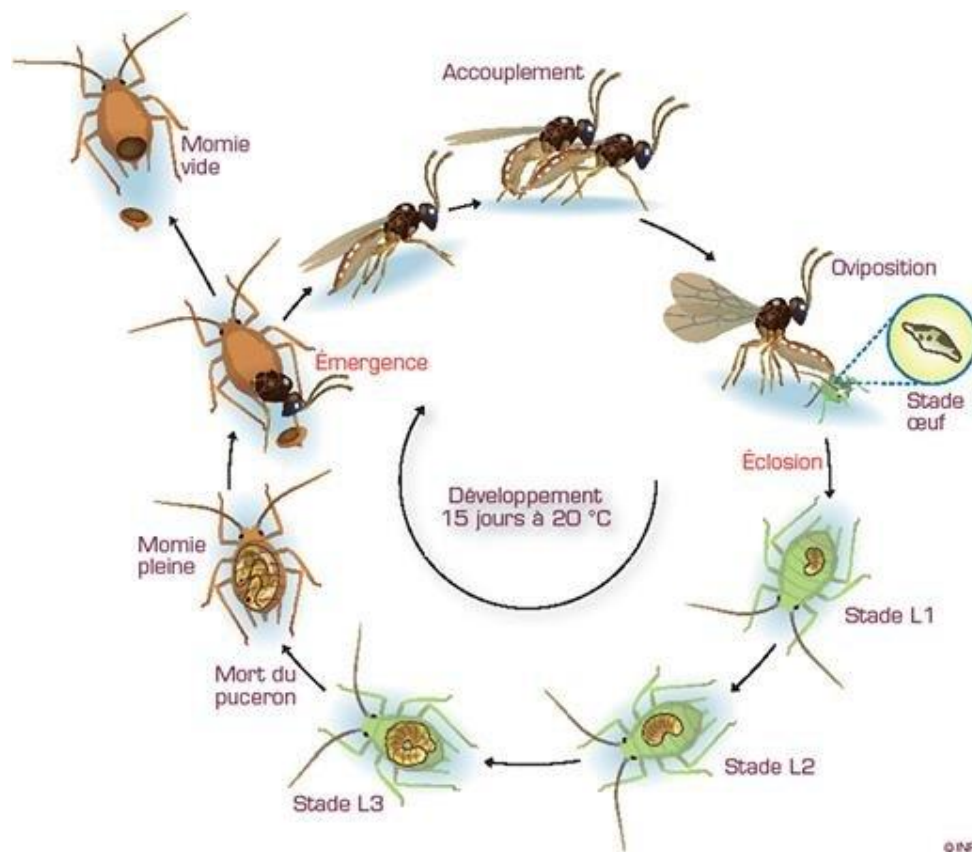


Figure 1: Cycle de développement d'un hyménoptère parasitoïde de pucerons. Source : Bernard Chaubet, INRA, Encyclop'Aphid

Ces espèces, dites parasitoïdes primaires, peuvent être parasitées par des parasitoïdes secondaires, ou hyperparasitoïdes. Ces derniers se développent à l'état larvaire sur des pucerons parasités par des parasitoïdes primaires. Six genres d'hyperparasitoïdes ont été détectés sur les parasitoïdes des céréales en Bretagne : *Alloxysta* et *Phaenoglyphis*

(Hymenoptera: Figitidae), *Dendrocerus* (Hymenoptera: Megaspilidae), *Asaphes*, *Pachyneuron* et *Coruna* (Hymenoptera: Pteromalidae). Deux comportements de ponte s'observent au sein de ces genres (Sullivan, 1987) : (a) Les espèces endoparasites (au sein des genres *Alloxysta* et *Phaenoglyphis*) pondent dans la larve de parasitoïde primaire pendant son développement, le puceron étant encore vivant ; l'œuf éclot après momification du puceron. (b) Les espèces ectoparasites (*Dendrocerus*, *Asaphes*, *Pachyneuron* et *Coruna*) pondent leur œuf à la surface de la larve du parasitoïde primaire après momification du puceron.

La spécificité d'hôte des hyperparasitoïdes semble être liée à leur comportement de ponte (Sullivan, 1987). Les endoparasites sont souvent polyphages, mais peuvent montrer des spécificités d'hôtes à l'échelle du genre ou de l'espèce (Gutierrez and Van Den Bosch, 1970; Schär and Vorburger, 2013; Singh and Srivastava, 1990; Sullivan, 1987). Par exemple, *Alloxysta pleuralis* parasite des Aphidiinae de 5 genres différents, alors qu'au sein du genre *Aphidius*, il parasite *A. uzbekistanicus* mais pas *A. matricariae* (Singh and Srivastava, 1990). À l'inverse, les ectoparasites sont très peu spécifiques (Chow and Mackauer, 1999; Sullivan, 1987).

1.3. La guilde des abeilles

Les abeilles, ou Apoidea Apiformes, sont un groupe d'hyménoptères nectarivores et palynivores présentant une étonnante diversité de formes, de couleurs et d'écologies (en termes de nidification, de socialité et de régime alimentaire par exemple). On estime qu'il y a plus de 25 000 espèces d'abeilles dans le monde (Michener, 2007), dont presque 1000 en France (Rasmont et al., 1995). Elles sont divisées en 7 familles dont 6 sont présentes en France : les Melittidae, les Apidae, les Megachilidae, les Andrenidae, les Halictidae, et les Colletidae ; les Stenotridae sont uniquement présentes en Australie. Les abeilles sont des insectes thermophiles vivant plutôt dans les milieux chauds, secs et ouverts : la plus grande diversité d'abeilles se trouve dans les milieux au climat méditerranéen. Au sein des abeilles se retrouve toute la gamme de comportements sociaux, des espèces eusociales (seulement 6% des espèces, comprenant l'abeille domestique *Apis mellifera* et les bourdons *Bombus spp.*), aux espèces solitaires, en passant par une grande variété de niveaux de coopération (Danforth, 2007; Michener, 2007). Le cycle de vie typique d'une abeille solitaire univoltine (i.e. avec une génération par an) consiste en une phase de

dormance ou diapause à l'état larvaire pendant l'hiver, l'émergence des adultes au printemps ou en été, l'accouplement, puis de la construction du nid par les femelles. Celles-ci construisent des cellules individuelles dans lesquelles elles pondent un œuf et déposent un « pain de pollen », qui consiste en un mélange de nectar et de pollen. Une femelle construit typiquement un nid avec 10 à 20 œufs (Danforth, 2007). La majorité des espèces sont terricoles, c'est-à-dire qu'elles font leur nid dans des surfaces terreuses ou sableuses, mais les substrats utilisés pour faire les nids peuvent être très divers (bois, boue, tiges, cavités dans des roches etc...). On estime que 20% des espèces sont cleptoparasites, c'est-à-dire que les femelles pondent leurs œufs dans les nids d'une autre espèce (Danforth, 2007). Les préférences alimentaires varient aussi beaucoup en fonction des familles et des espèces. Les adultes comme les larves se nourrissent de nectar et de pollen, voire des huiles de plantes. Les espèces dites polylectiques collectent du pollen de nombreuses familles de plantes (par exemple, plus de 100 familles ont été détectées dans les pelotes de pollen d'*Apis mellifera* (Danforth, 2007)). Au contraire, les espèces oligolectiques ne collectent du pollen que sur une famille de plante. Les capacités de dispersion des abeilles sont positivement corrélées à leur taille corporelle (Greenleaf et al., 2007), et vont conditionner leur recherche de ressources florales autour de leur nid (autrement dit, les abeilles sont des « central-place foragers »). Ainsi, deux types de ressources sont indispensables aux abeilles sauvages pour compléter leur cycle de vie et doivent se trouver dans le rayon de dispersion des espèces : des ressources florales et des sites de nidification.

Durant nos travaux, nous avons divisé les abeilles en quatre morpho-groupes, facilement identifiables visuellement et présentant des écologies contrastées : les abeilles domestiques *A. mellifera*, les bourdons (*Bombus spp.*), les petites abeilles sauvages (moins de 1 cm) et les grandes abeilles sauvages (plus de 1 cm, autres que bourdons), tel que fait dans d'autres études (Rollin et al., 2013). Les abeilles domestiques et bourdons sont des abeilles de grande taille, avec une grande capacité de dispersion (de 500 m à 10 km (Zurbuchen et al., 2010)). Elles sont eusociales, largement généralistes (à part quelques espèces de bourdons) et souvent opportunistes. Comme expliqué précédemment, les abeilles sauvages présentent une grande diversité d'écologies. Néanmoins, catégoriser ce groupe par taille permet d'ajouter une information concernant leur capacité dispersion, et parfois leur préférence alimentaire (les grandes abeilles ayant souvent une langue plus longue et préférant ainsi les fleurs à corolle plus profonde). Ces traits variés se retrouvent

dans l'utilisation des ressources par les différents groupes dans les paysages agricoles : les abeilles domestiques et les bourdons sont souvent attirés par les floraisons massives des cultures, alors que les abeilles sauvages se retrouvent en général plutôt dans les éléments semi-naturels (Mandelik et al., 2012; Rollin et al., 2013; Westphal et al., 2003).

1.4. Les syrphes

Les syrphes (Diptera : Syrphidae) comprennent plus de 6000 espèces dans le monde et environ 500 espèces en France (Dunn et al., 2020; Speight and Sarthou, 2006). La majorité des espèces sont floricoles au stade adulte, et se nourrissent de pollen et/ou de nectar sur plusieurs familles de plantes. Les syrphes ont une bonne efficacité de pollinisation car elles visitent les fleurs fréquemment et montrent une constance florale (Rader et al., 2016). De plus, ces espèces sont moins sensibles aux perturbations d'habitats que les abeilles, et jouent donc un rôle important d'assurance du service de pollinisation (Rader et al., 2016). Les larves présentent une grande diversité de stratégies alimentaires pouvant être zoophages, microphages ou phytophages (Sarthou and Speight, 2005). Environ un tiers des espèces sont aphidiphages, c'est-à-dire qu'elles se nourrissent de pucerons. Dès l'émergence, les larves de syrphes aphidiphages sont mobiles et peuvent se nourrir de plusieurs centaines de pucerons par jour (Nelson et al., 2012) (Fig. 2). Cette voracité, couplée à une stratégie de ponte efficace sur les plants infestés de pucerons, font des syrphes de bons agents de contrôle des pucerons (Almohamad et al., 2009; Dunn et al., 2020).

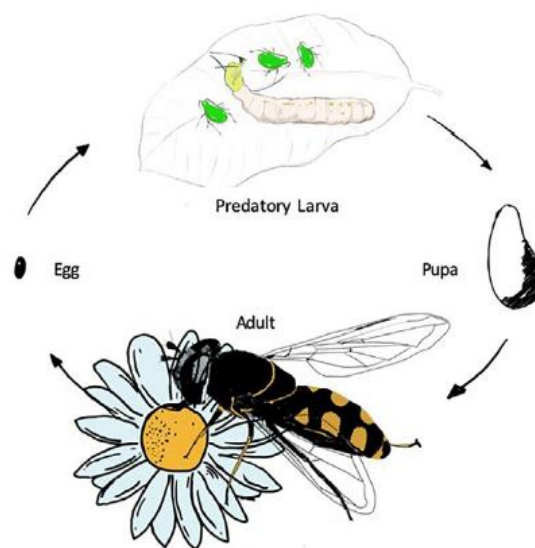


Figure 2 : Cycle de développement d'un syrphe aphidiphage. Source : Dunn et al., 2020

2. Sites d'études

Des relevés de terrain ont été réalisés en 2018 et en 2019, dans deux types de cultures : des cultures de fleurs monospécifiques (2018, **chapitre 2**), et des cultures de céréales monospécifiques ou en mélange avec des légumineuses (18 parcelles suivies en 2018 et 24 en 2019, **chapitres 1, 3 et 4**). Toutes les cultures étudiées étaient conduites en Agriculture Biologique. Ces parcelles étaient réparties sur deux sites d'étude, présentés ci-dessous.

2.1. Zone d'étude autour de La Gacilly, Morbihan

Cette thèse bénéficiant d'un financement CIFRE avec l'entreprise Yves Rocher, les échantillonnages se sont principalement réalisés dans les parcelles appartenant à l'entreprise (pour les cultures de fleurs monospécifiques en 2018) et dans des parcelles appartenant à des agriculteurs travaillant en collaboration étroite avec l'entreprise (pour les cultures de céréales en 2018 et 2019).

Le service agronomique d'Yves Rocher a la particularité de produire des fleurs pour la production de cosmétiques. Ainsi, l'entreprise possède 60 ha de terres en Agriculture Biologique, réparties autour de La Gacilly (Morbihan, 56200, 47.77549, -2.135537). Les cultures principales sont le bleuet (*Centaurea cyanus*), l'arnica (*Arnica chamissonis*), la camomille matricaire (*Matricaria recutita*), la camomille romaine (*Chamaemelum nobile*) et le calendula (*Calendula officinalis*). Le paysage est structuré par des exploitations de polyculture-élevage, 75% du territoire étant occupé par des prairies temporaires, des parcelles de blé d'hiver et du maïs de printemps ainsi qu'un réseau de haies assez dense, des bois et des marais (Dervenn, 2013) (Fig. 3).

2.2. L'observatoire Zone Atelier Armorique Sud

En 2019, la zone d'étude a été élargie au sud de l'Ille-et-Vilaine (sud de Rennes) de façon à augmenter le nombre de parcelles de céréales suivies, sur la Zone Atelier Armorique (ZAAR) (<https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique/>). La ZAAR est un dispositif labellisé au niveau européen (réseau des Long Term Ecosystem Research) de suivis à long terme ayant pour but de mener des recherches interdisciplinaires sur l'environnement et les systèmes anthropisés en relation avec les questions sociétales. Ainsi, 18 parcelles faisant

partie du secteur sud de la ZAAr ont été suivies en 2019 (et 6 autres dans la zone autour de La Gacilly). Cet observatoire ZAAr Sud a pour particularité de présenter un double gradient indépendant d'intensification agricole, l'un en termes de pratiques agricoles (avec un gradient 6 à 35% de pourcentage de surfaces cultivées en agriculture biologique par opposition à l'agriculture conventionnelle (Puech et al., 2015)) et l'autre en termes de boisement (avec un gradient de pourcentage en bois et haies de 0.1 à 30.5% (Puech et al., 2015)). Cette zone d'étude fait l'objet, depuis 2012, d'une cartographie fine de mailles paysagères comprenant l'occupation des sols et les pratiques agricoles (Fig. 3). Le paysage autour des parcelles étudiées est similaire à celui autour de la Gacilly, caractérisé par une proportion importante de prairies permanentes, un réseau dense de haies, et des parcelles de petite taille.

En 2019, le paysage dans un rayon de 1 km autour de nos 24 parcelles d'études (dans la ZAAr et la zone autour de la Gacilly) a été digitalisé par l'entreprise Kermap, Stéphanie Aviron et Emma Jeavons, sur le logiciel QGIS (v 3.10.1) (Fig. 3 et **chapitre 4**).

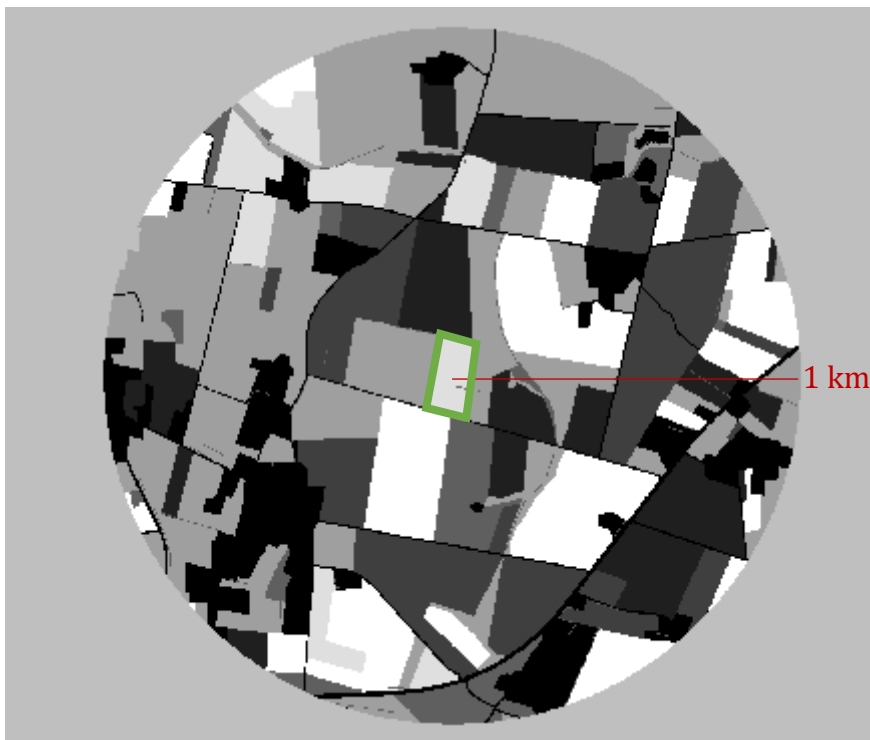


Figure 3 : Exemple de caractérisation du paysage environnant dans un rayon de 1 km autour d'une parcelle d'étude de mélange céréalier (en vert). En 2019, huit types d'occupation du sol ont été catégorisés (du plus clair au plus foncé) : les cultures de céréales monospécifiques, les cultures de mélanges céréaliers (céréales et légumineuse), les habitats prairiaux (prairies, bandes enherbées, marais), les cultures de légumineuses, les habitats boisés (haies, bois), les autres cultures entomophiles (colza majoritairement), les autres cultures non entomophiles (e.g. maïs de printemps) et les zones artificialisées (surfaces bâties, route et eau).

3. Acquisition des données biologiques

3.1. Les réseaux trophiques pucerons - parasitoïdes - hyperparasitoïdes

Les pucerons et leurs parasitoïdes ont été échantillonnés dans les cultures de céréales en mélange ou non avec les légumineuses en 2018 et 2019. L'abondance en pucerons et la mesure du taux de parasitisme a été réalisée via des comptages sur les plants des pucerons vivants et momifiés. Les momies ont été récoltées et conservées dans des tubes Eppendorfs fermés par des cotons à température ambiante, jusqu'à émergence du parasitoïde (primaire ou secondaire). Les méthodes d'échantillonnages sont détaillées dans le **chapitre 1**.

Les pucerons vivants et momifiés ont été identifiés sous loupe binoculaire selon les critères d'identification morphologiques de Blackman and Eastop (2000).

Deux méthodes complémentaires ont été utilisées pour l'identification des parasitoïdes primaires :

- **La détermination morphologique** a été utilisée par Christelle Buchard, Stéphanie Llopis, Morgane Ferrand et Emma Jeavons, sous loupe binoculaire et microscope optique. Les différentes espèces d'*Aphidius* sont proches phylogénétiquement et se distinguent principalement grâce à des critères morphologiques tels que le nombre d'articles antennaires et la striation du pétiote (le premier tergite, Fig. 4).

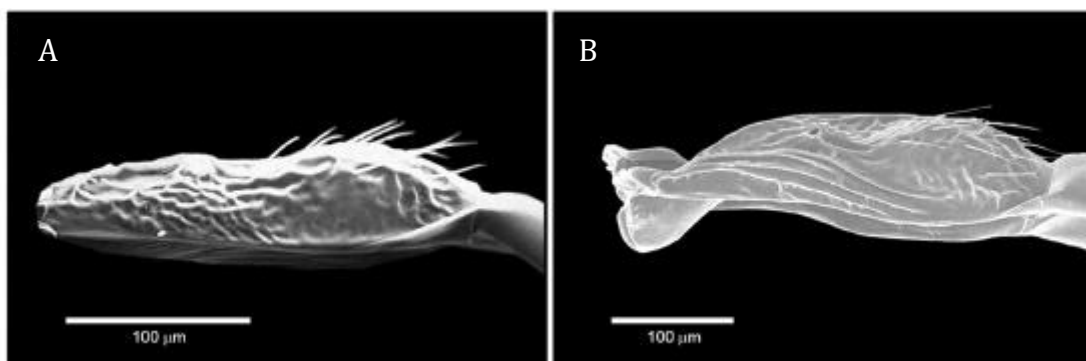


Figure 4 : Vue latérale des pétiotes de (A) *Aphidius ervi* et (B) *A. avenae*. Source : Ghaliow et al., 2018

- **La détermination moléculaire** a été réalisée par Franck Duval, Estelle Postic et Emma Jeavons. Deux catégories de méthodes moléculaires basées sur l'ADN peuvent être distinguées : le séquençage d'une partie du génome (« barcoding »), et la PCR (Polymerase Chain Reaction) de diagnostic. C'est cette deuxième méthode qui a été utilisée, car, une fois au point pour le système étudié, elle est plus rapide et moins onéreuse (Traugott et al., 2008). Cette méthode consiste à amplifier des séquences d'ADN avec des paires d'amorces spécifiques à un groupe ou à une espèce, puis de détecter la présence de ces séquences grâce à une électrophorèse sur gel. Pour notre système pucerons de céréales – parasitoïdes, nous avons suivi le protocole de Traugott et al. (2008) et Ye et al. (2017).

Les hyperparasitoïdes ont pu être identifiés au genre grâce à des critères morphologiques (Powell, 1982). Les analyses moléculaires (par PCR) ont aussi pu permettre la mesure d'un taux d'hyperparasitisme en utilisant une amorce généraliste des hyperparasitoïdes. Toutefois, la détermination moléculaire à l'espèce n'a pu être réalisée dû à l'absence d'amorces spécifiques de chaque espèce d'hyperparasitoïde, ceux-ci n'ayant jamais été examinés en région Bretagne.

Complémentarité des méthodes :

Dans notre étude, l'identification moléculaire par PCR de diagnostic a été utilisée sur des momies dégradées (e.g. présence de moisissures) et/ou dont le parasitoïde n'avait pas émergé. Cette méthode a donc permis d'augmenter le nombre d'échantillons pour l'analyse des réseaux trophiques pucerons-parasitoïdes. Un autre avantage de cette méthode est de pouvoir tester le parasitisme des pucerons avant formation de la momie, et donc de mesurer le taux de parasitisme réel de la parcelle à un instant t. Néanmoins, le taux de parasitisme via cette méthode peut être surestimé puisque certains parasitoïdes peuvent ne pas terminer leur développement (Traugott et al., 2008). Ces analyses ont été effectuées sur des pucerons récoltés dans les champs étudiés en 2018 par Maximilien Abomes au cours d'un stage de M2 co-encadré IGEPP – ECOBIO. Cette méthode n'a pas fonctionné correctement, probablement dû à un problème d'extraction d'ADN, et les résultats ne sont donc pas présentés dans cette thèse. De plus, l'analyse moléculaire de pucerons peut permettre de détecter le multi-parasitisme, c'est-à-dire la présence de plusieurs œufs/larves de parasitoïdes d'espèces différentes au sein d'un même puceron (Traugott et al., 2008). De telles informations sont intéressantes pour l'étude des

interactions entre parasitoïdes dans les champs (Ortiz-Martínez et al., 2019), mais ne permettent pas de connaître le parasitoïde émergent, contrairement à la détermination morphologique. Enfin, l'analyse moléculaire des déjections d'hyperparasitoïdes peuvent permettre l'identification des parasitoïdes primaires, et donc de construire des réseaux complets pucerons – parasitoïdes – hyperparasitoïdes (Ye et al., 2017). Ce travail n'a pas encore pu être réalisé avec les échantillons récoltés durant la thèse, mais fait partie des perspectives de travail de celle-ci.

Contrairement à la détermination morphologique, la détermination moléculaire est une méthode onéreuse et qui demande un temps de mise au point important, en particulier pour la création d'amorces spécifiques. Ces amorces doivent aussi être testées, et possiblement corrigées, en fonction de la zone géographique des espèces étudiées. Ces amorces spécifiques peuvent être difficiles à créer, par exemple pour les espèces paraphylétiques (Derocles et al., 2016). Ainsi, les amorces utilisées aux cours de nos analyses n'ont pas permis de détecter de façon fiable *A. matricariae*. Ceci n'a pas posé de problème majeur dans notre étude, puisque *A. matricariae* ne représentait que 1.7% de la guilda de parasitoïdes primaires au printemps, mais cela représente une limite importante pour l'étude des réseaux trophiques pucerons de céréales – parasitoïdes en hiver par exemple, où *A. matricariae* représente près d'un tiers des espèces. La méthode d'identification moléculaire par PCR de diagnostic et celle par critères morphologiques sont donc complémentaires dans la compréhension fine des réseaux trophiques pucerons – parasitoïdes – hyperparasitoïdes.

Le séquençage d'individus peut quant à lui permettre de confirmer ou non une identification morphologique, en particulier dans le cas de complexes d'espèces (Ghaliow, 2018). Par exemple, au cours de cette thèse, nous avons cherché à déterminer la communauté de parasitoïdes du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum*, très présent dans nos champs de mélanges céréaliers. En plus du parasitoïde généraliste *A. ervi* que nous avons aussi retrouvé dans les pucerons des céréales, d'autres espèces de parasitoïdes ont été détectées, telles que *A. eadyi* et *A. smithi*. Or, certains individus avaient des caractéristiques morphologiques ressemblant à *A. banksae* (Fig. 5), une espèce n'ayant pas encore été détectée en Bretagne. *Aphidius eadyi*, *A. smithi* et *A. banksae* forment un complexe d'espèces, difficile à identifier avec des critères morphologiques, et ont donc fait l'objet de mise au point de méthodes moléculaires pour aider à leur identification

(Ghaliow, 2018). Le séquençage à venir de ces individus devrait nous permettre de confirmer ou non la présence d'*A. banksae* en Bretagne. Les résultats préliminaires de ces analyses ne sont pas présentés dans cette thèse car ne rentrent pas dans les questions de recherche.

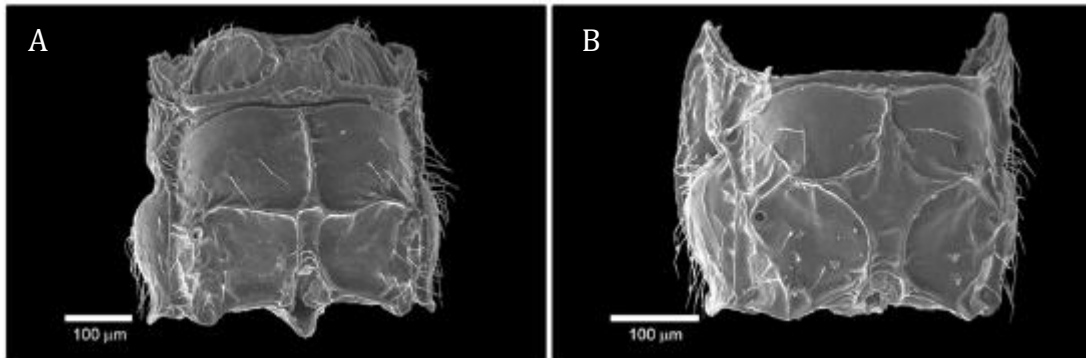


Figure 5 : Vue dorsale des propodeum de (A) *A. eadyi* et (B) *A. banksae*. Source : Ghaliow et al., 2018

3.2. Les pollinisateurs

L'abondance de visiteurs de fleurs dans les parcelles et leur comportement d'utilisation de la ressource ont été mesurés grâce à des comptages visuels sous forme de transects dans les parcelles. Le protocole précis est détaillé dans les **chapitres 2 et 4**.

Des pièges constitués de coupelles colorées ont aussi permis de déterminer la richesse spécifique en abeilles dans les cultures de fleurs et dans les cultures de céréales en 2018. Les syrphes ont aussi été récoltés par ces pièges et analysés, mais cette méthode de piégeage n'est pas la plus efficace pour déterminer la richesse spécifique en syrphes (Le Féon, 2010). L'identification morphologique des pollinisateurs récoltés a été réalisée par un entomologiste du GRETIA (Groupe d'Etude des Invertébrés Armoricaïns), Maël Garrin (Fig. 6). Les traits fonctionnels de chacune des espèces identifiées, tels que la taille, la longueur de langue, le régime alimentaire et la spécialisation d'habitat ont été fournis par des spécialistes (David Genoud et Stuart Roberts pour les abeilles, Maël Garrin et la base de données SyrphTheNet pour les syrphes). Seuls les résultats de la richesse spécifique et fonctionnelle de la communauté de pollinisateurs dans les cultures monospécifiques de fleurs sont présentés (**Chapitre 2**). Les insectes récoltés dans les champs de céréales sont encore en phase d'identification, et seront exploités après la thèse pour analyser l'effet des ressources cultivées et spontanées dans les champs de céréales sur la richesse

spécifique et fonctionnelle des pollinisateurs (questions de recherche et résultats préliminaires présentés dans le **chapitre 3**).



Figure 6 : Principaux critères de détermination morphologique des abeilles. Source : Carrié, 2016

PARTIE I

Effet des stratégies de diversification sur l'utilisation des ressources et les interactions intra-guildes

CHAPITRE 1

Interactions within and between trophic levels in an aphid-parasitoid-hyperparasitoid foodweb hinder the benefits of an intercropping system

Second submission in Journal of Applied Ecology

CHAPITRE 2

Resource partitioning among a pollinator guild: a case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure

Published in Acta Oecologica, 2020

CHAPITRE 3

Etude de la répartition spatio-temporelle des pollinisateurs au sein de parcelles de céréales sur la flore cultivée ou spontanée

Résultats préliminaires

CHAPITRE 1

Les interactions intra- et inter- niveaux trophiques d'un réseau trophique céréales – pucerons – parasitoïdes – hyperparasitoïdes compromettent l'effet d'un mélange cultural

Publication soumise dans Journal of Applied Ecology, 13 Août 2020

Resoumission après révisions le 08/03/2021

Résumé

La modification des habitats est l'une des causes majeures de perte de la biodiversité et des fonctions écosystémiques associées en impactant la structure des communautés et des réseaux trophiques. Rediversifier les systèmes agricoles pour soutenir ses fonctions écosystémiques, et notamment les services fournis par les insectes en systèmes agricoles, est essentiel, mais la variabilité des résultats obtenus est un frein majeur à l'implémentation de ces stratégies par les agriculteurs, et demande donc de comprendre les mécanismes sous-jacents à l'efficacité de ces stratégies.

Nous avons étudié durant deux saisons l'effet d'une pratique de diversification intra-champs, le mélange de céréales avec des légumineuses, sur la structure d'un réseau trophique céréales – pucerons – parasitoïdes – hyperparasitoïdes. Contrairement à notre hypothèse, l'augmentation des ressources n'a pas impacté la diversité en parasitoïdes primaires, ni la complexité du réseau pucerons – parasitoïdes, ni le contrôle des pucerons des céréales.

Néanmoins, la diversification des ressources a entraîné un changement fonctionnel de la communauté de parasitoïdes primaires, favorisant les espèces généralistes, due à la présence d'hôtes alternatifs qui ne peuvent être utilisés que par des espèces généralistes. Ce changement de la structure de la communauté pourrait avoir modifié l'efficacité de la communauté due à une compétition directe et indirecte pour la ressource en pucerons des céréales entre parasitoïdes généralistes et spécialistes. De plus, notre étude renforce l'hypothèse de plusieurs études suggérant qu'augmenter la diversité des ressources

favorise les parasitoïdes secondaires et que cela peut impacter négativement le contrôle biologique produit par les parasitoïdes primaires.

Nous suggérons que regarder la diversité et la complexité des réseaux trophiques n'est pas suffisant pour prédire la fonctionnalité d'une communauté, mais que les interactions au sein d'un niveau trophique et entre niveaux trophiques sont essentiels à considérer. Une approche fonctionnelle de l'utilisation des ressources par une communauté est une première étape pour comprendre les effets de la diversification des ressources sur l'assemblage des communautés. Une étude fine des mécanismes associés à la diversification des ressources est à mener pour chaque système spécifique pour pouvoir mettre en place des méthodes efficaces promouvant la biodiversité et ses services associés dans les systèmes agricoles.

Interactions within and between trophic levels in an aphid-parasitoid-hyperparasitoid foodweb hinder the benefits of an intercropping system

Emma Jeavons^{a, b, c}, Joan van Baaren^a, Anne Le Ralec^d, Christelle Buchard^e, Franck Duval^e, Stéphanie Llopis^a, Estelle Postic^d, Cécile Le Lann^a

^a University of Rennes, CNRS, ECOBIO [(Ecosystèmes, biodiversité, évolution)] - UMR 6553, Rennes, France

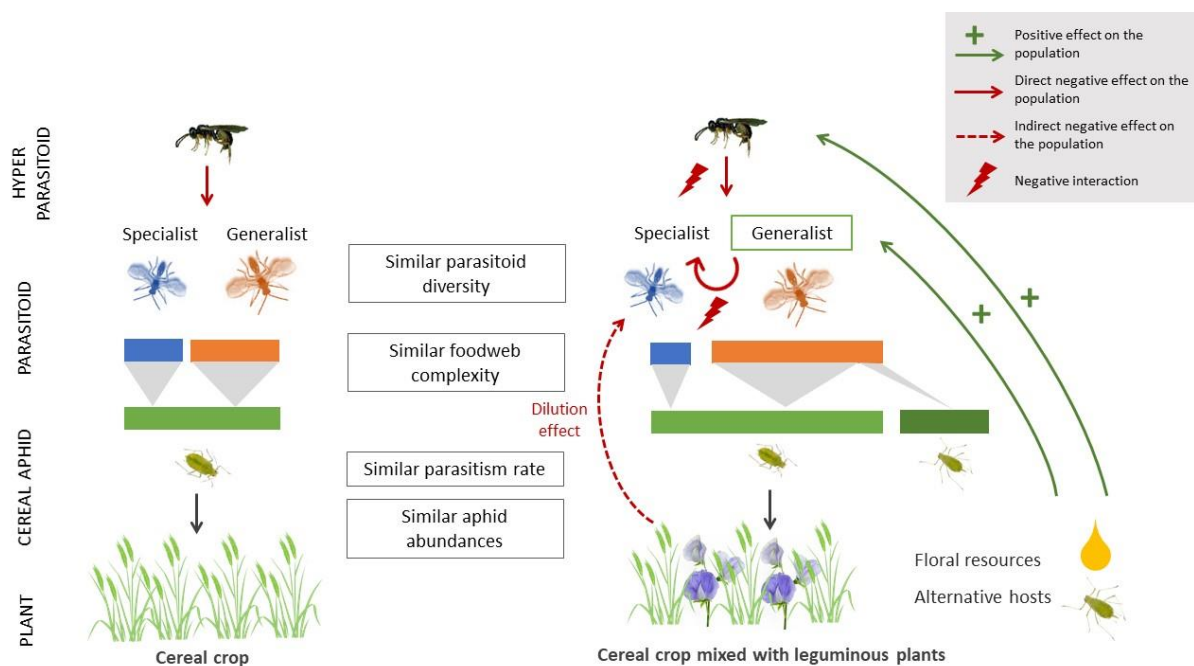
^b Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher, La Croix des Archers, 56200 La Gacilly, France

^c LTSER « Zone Atelier Armorique », CNRS, Rennes, F-35043, France

^d IGEPP, Institut Agro, INRAE, Université de Rennes 1, Université Bretagne-Loire, 35000 Rennes, France

^e IGEPP, Institut Agro, INRAE, Université de Rennes 1, 35650 Le Rheu, France

Graphical abstract



Abstract

1. Understanding how resource diversification affects ecological interactions, foodweb structure and ecosystem functioning is essential in both fundamental and applied ecology. While plant diversification strategies (either in- or around-field) are often proposed in agricultural landscapes as practices to improve the biological control of herbivores by natural enemies, results remain variable and unsure.

2. Here, we studied the effect of an in-field diversification practice (the intercropping of leguminous crops within cereal fields, an increasingly common practice but with inconsistent results on biological control) on cereal aphid control and the structure of a cereal-aphid-parasitoid-hyperparasitoid foodweb for two years.

3. We report that aphid control was not increased in mixed fields, nor was cereal parasitoid diversity and foodweb complexity. Nevertheless, the provision of alternative hosts in mixed fields lead to a functional community composition shift, favouring generalist parasitoid species over specialist ones, which seemed to enhance direct and indirect intra-guild competition for cereal aphids.

4. Moreover, we observed a higher hyperparasitism rate in mixed fields, suggesting that secondary parasitoids were favoured by alternative resources and disrupted aphid control by primary parasitoids.

5. *Synthesis and applications.* This study proposes a novel perspective to disentangle the positive, negative or neutral effects of plant diversification strategies with a more holistic and functional approach of the foodweb by considering interactions both within and between trophic levels.

Key words: alternative resource; biological control; competition; fourth trophic level; functional community; intercrop, cereal crop

1. Introduction

Habitat modification is undeniably one of the main anthropic factors impacting biodiversity and the functioning of ecosystems (Foley et al., 2005; Tylianakis et al., 2007). It not only affects the presence or absence of species, but also their interactions, impacting

the structure of communities and foodwebs (Bartomeus et al., 2016; Rand et al., 2006; Tylianakis and Binzer, 2014). One reason is that modifying an environment alters the availability of resources, affecting trophic interactions (Albrecht et al., 2007; Tylianakis et al., 2007) as well as resource-related non-trophic interactions such as competition (Rand et al., 2007). Predicting the effect of diverse habitat alterations, both negative (e.g. habitat loss) and positive (e.g. diversification) on ecological interactions is therefore critical to sustain essential ecosystem functions and services.

The manipulation of agricultural habitats, such as in-field or around-field plant diversification, is often proposed as a solution to enhance biodiversity and its functions (Benton et al., 2003). The Resource Specialization Hypothesis predicts that increased plant diversity will enhance higher trophic levels diversity by favouring species specialized on the additional resources (Hutchinson, 1959). Therefore, plant diversification is expected to support biological control of phytophagous pests in agricultural landscapes by the enhancement of their natural enemy populations due to a higher abundance and diversity of refugia, microhabitats and alternative food resources such as host/prey, pollen or nectar (the Enemy Hypothesis (Root, 1973; Shameer et al., 2018; Strong et al., 1984)). Plant diversification can also impact herbivore abundances through several bottom-up effects (Altieri and Letourneau, 1982; Poveda et al., 2008). For instance, the Resource Concentration Hypothesis (Root, 1973) predicts that host plants are more attractive, accessible and suitable for the development of specialist insect herbivores when plant diversity is low. Diversified agricultural field should thus be less attractive to specialist crop pests while providing higher amounts of resources to their natural enemies and increase their control.

Nevertheless, despite those predictive theories, field studies show contrasted results, with either positive, neutral or negative effects of plant diversification on herbivore control (Heimpel, 2019; Letourneau et al., 2011; Poveda et al., 2008; Tscharrntke et al., 2016). Neutral or negative effects were suspected to be due to either a lack of natural enemy population increase (due for example to local disturbances or landscape context (Tscharrntke et al., 2016)) or to a lack of efficiency of increased diversity due to negative interactions among natural enemies (Straub et al., 2008) and higher trophic levels. Indeed, the development of a species is predicted to depend on its trophic level position in the foodweb and the total number of trophic levels. In foodwebs comprising an even

number of trophic levels, odd-numbered levels are expected to be limited by top-down forces (Fretwell and Barach, 1977; Shanafelt and Loreau, 2018). Nevertheless, higher trophic levels in plant-herbivore-natural enemy systems are still scarcely considered in biological programs (Rand et al., 2012). We argue here that a more functional study of the use of alternative resources by natural enemies (i.e. their diet range) and a more global foodweb approach considering interactions across and between trophic levels could boost our understanding of the mechanisms explaining the success or failure of different plant diversification strategies on biological control of pests. While most field studies focus on multi-predator systems interacting through intra-guild predation, we chose to study a host-parasitoid system considering intra-guild interactions among primary parasitoid species (direct and indirect interspecific competition) and inter-guild interactions (hyperparasitism). In host-parasitoid systems, such questions are scarcely studied in natural conditions (Cusumano et al., 2016).

Here, we tested whether a resource diversification strategy, the intercropping of leguminous crops within cereal fields, impacted the control of cereal aphids by modifying the structure of an aphid-parasitoid-hyperparasitoid foodweb. Legume plants can provide carbohydrate food resources (Bugg et al., 1989) and alternative hosts (legume aphids) that could benefit primary parasitoids of the targeted herbivores (cereal aphids) but also secondary parasitoids (i.e. hyperparasitoids). Following the Enemy hypothesis, intercropping should lead to 1) higher parasitism rates of cereal aphids and lower cereal aphid abundances in mixed crops compared to cereal crops. Several mechanisms at both the third and the fourth trophic levels could explain the reported aphid control. At the third trophic level, 2) intercropping should produce a more diverse parasitoid community with an enhancement of generalist parasitoid species using both cereal and legume aphids, which should lead to a complexification of the aphid-primary parasitoid trophic foodweb. At the fourth trophic level, 3) the addition of resources could foster secondary parasitoids and increase hyperparasitism rates, which could disrupt aphid control.

2. Material and methods

2.1. Study design

The two-year study was conducted during spring 2018 and 2019, from mid-March to mid-June, corresponding to the main insect activity period. Cereal fields were either intercropped with leguminous crops (hereafter called “Mixed crops”; 23 fields: 10 in 2018 and 13 in 2019) or not (hereafter called “Cereal crops”, 20 fields: 8 in 2018 and 12 in 2019). Cereals were commonly a mixture of triticale (*Triticosecale* spp.), oat (*Avena sativa* L.), spelt and/or wheat (*Triticum* spp). In intercropped fields, faba bean (*Vicia faba* L.) and pea (*Pisum sativum* L.) were mixed within cereals with no distinct row arrangement. Proportions of leguminous plants per field ranged from 16.7 to 55.6 % of the sowing density (Table S1). All fields were managed organically and were distributed across eastern Brittany (France) (Cartographic representation in S2; maximum distance between fields in 2018: 34 km; in 2019: 74 km).

2.2. Study organisms

Three aphid species (Hemiptera: Aphididae) can be commonly found in cereal crops in western Europe: *Sitobion avenae* (Fabricius), *Metopolophium dirhodum* (Walker) and *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus). These species are attacked by primary parasitoids from the Aphidiinae sub-family (Hymenoptera: Braconidae), mainly *Aphidius* species (*Aphidius avenae* (Haliday), *A. ervi* (Haliday), *A. matricariae* (Haliday), *A. rhopalosiphii* (De Stephani-Perez)), as well as *Ephedrus plagiator* (Nees) and *Praon volucre* (Haliday) (Powell, 1982). These parasitoid species vary in their host range: the oligophagous species *A. rhopalosiphii* is specialized on aphids developing on Poaceae (Powell, 1982) (in cereals: *S. avenae*, *M. dirhodum* and *R. padi*, hereafter referred as “the Poaceae specialist”). The others species are more polyphagous, as they develop on several aphid species attacking other plant families besides Poaceae (Raymond et al., 2016). In the rest of the manuscript, we will consider these species as “generalists”. Primary parasitoids are attacked by secondary parasitoids (hereafter referred as “hyperparasitoids”) mainly from the genera *Alloxysta*, *Phaenoglyphis* (Hymenoptera: Figitidae); *Dendrocerus* (Hymenoptera: Megaspilidae); *Asaphes*, *Pachyneuron* and *Coruna* (Hymenoptera: Pteromalidae) (Sullivan, 1987).

Faba beans and peas are attacked by other aphid species, among which *Acyrtosiphon pisum* (Harris) can be used as an alternative host by several generalist cereal aphid parasitoids: *A. ervi*, *A. avenae*, *E. plagiator* and *P. volucre* (Starý, 2009). *Aphis fabae* (Scopoli) can be found on faba bean plants and can be parasitized by *A. matricariae*

(Barczak, 1990). Faba bean provides extra-floral nectar which is used as a carbohydrate resource by many parasitoid species (Bugg et al., 1989; Jamont et al., 2013).

2.3. Insect sampling

During both years, aphid abundance on cereals was estimated during five sampling sessions from mid-March to mid-June (see Table 1 for sampling dates) by counting the number of alive aphids on 50 randomly-selected cereal plants per field (mean of four shoots per plant, i.e. 200 shoots per field). Cereal aphid parasitism rate per field was estimated as the ratio between the number of mummified aphids and the total number of aphids per field. In 2018, this scoring was performed among the 50 plants sampled for cereal aphid abundance (see sample sizes in Table 1). In 2019, to increase the number of aphids sampled in a field, a specific scoring of 30 cereal plants bearing at least one aphid was performed eight times during the sampling season (Table 1). All encountered mummies were collected and placed in 1.5 mL Eppendorf tubes closed by a cotton ball and stored at room temperature until primary parasitoid or hyperparasitoid emergence. The emerged parasitoid and the aphid mummy were preserved in absolute alcohol for later identification.

To account for the variability in crop phenology between years, sampling sessions were pooled into three periods corresponding to the three main development stages of cereals: elongation (Period 1), heading (Period 2) and ripening (Period 3) (see specific sampling dates in Table 1).

To evaluate the use of alternative hosts by primary and secondary parasitoids, 267 mummified *A. pisum* were collected on pea and faba bean plants during both years and stored in similar conditions until parasitoid emergence (Table 1). As very few mummies of *Aphis* spp. (N = 26) were found in the field and none of them were parasitized by *A. matricariae*, we concluded that *A. pisum* was the major alternative host present in our system and *Aphis* aphids were discarded from the analyses.

Table 1: Overview of the sampling methods used in 2018 and 2019 to collect the different variables, the number of sampling sessions pooled into the three periods (P1: cereal elongation; P2: cereal flowering; P3: cereal milk-ripening), the dates of the sampling sessions (number of the week from the 1st of January of the sampled year), and the total number of individuals collected and identified at each period in cereal and mixed crops.

Variable	2018					2019				
	Method	Period	Sampling sessions	N		Method	Period	Sampling sessions	N	
				Cereal crop	Mixed crop				Cereal crop	Mixed crop
Cereal aphid abundance	Prospection on 50 plants of cereal		Number of live aphids							
			P1	Week 12	122	32	P1	Week 12	14	68
				Week 15	239	187		Week 15	63	56
			P2	Week 18	250	314	P2	Week 20	30	209
Week 21	119	158		Week 23	460	805				
P3	Week 24	59	75	P3	Week 25	592	492			
Cereal aphid parasitism rate	Prospection on 50 cereal plants, calculation on plants bearing at least 1 aphid		Number of live + mummified aphids							
			P1	Week 12	122+7	32+2	P1	Week 12	136+23	144+12
				Week 15	239+44	187+10		Week 15	411+82	479+83
			P2	Week 18	250+79	314+66	P2	Week 20	608+42	1092+67
Week 21	119+17	158+28		Week 21	940+56	964+58				
P3	Week 24	59+40	75+67	P3	Week 22	1297+82	1391+89			
Aphid-parasitoid-hyperparasitoid trophic foodwebs	Collection of mummies encountered on the 50 prospected plants Morphological and molecular analysis identification		Number of collected mummies/identified primary parasitoids/identified hyperparasitoids							
			P1	Week 12	NA	NA	P1	Week 12	34/30/0	25/19/0
				Week 15	34/34/2	16/16/0		Week 15	132/77/2	120/83/4
			P2	Week 18	71/33/6	67/48/0	P2	Week 20	101/70/12	137/89/18
Week 21	15/6/1	23/14/3		Week 21	124/88/5	157/109/7				
P3	Week 24	17/6/18	29/14/29	P3	Week 22	120/81/5	175/122/17			
Use of alternative hosts	Collection of pea aphid mummies on pea and faba bean plants		Number of collected mummies/identified primary parasitoids/identified hyperparasitoids							
			28/18/1				239/194/16			

2.4. Insect identification

Aphid mummies and parasitoids were identified morphologically under a binocular magnifying lens (Leica M125C, X100). Primary parasitoids were identified to the species level and hyperparasitoids were identified to the genus level (Powell, 1982). In 2018, due to unsuitable humidity conditions during storage, only 38% of the mummies emerged which led us to use a molecular approach for parasitoid identification of the un-emerged mummies. Sample DNA was extracted following a “salting-out” protocol (Sunnucks and Hales, 1996). We used a two-step diagnostic multiplex PCR using group and species-specific cytochrome oxidase I mtDNA primer pairs of species of interest in our system

(protocol and primers available in Ye et al., 2017). In the first step, Aphidiinae and hyperparasitoid group-specific primer pairs were used which allowed to measure hyperparasitism rate. In the second step, primary parasitoid species-specific primer pairs were used to identify *A. avenae*, *A. ervi*, *P. volucre* and *E. plagiator*. *Aphidius rhopalosiphi* was not targeted in Ye et al. (2017), but as this species is dominant in our system, we also performed a singleplex PCR following Traugott et al. (2008) using the species-specific *A. rhopalosiphi* primer pair. *A. matricariae* is a paraphyletic species (Derocles et al., 2016) and cannot be detected with a single primer pair. As this species was poorly represented in the parasitoid community (mean of 1.7% during both years), it was discarded from the molecular analyses. There was a low detection of multiparasitism (several primary parasitoids species identified on a single sample) and the few samples (N=3) in which several species were detected were discarded. This molecular approach allowed to analyse 69.6% of the collected mummies for the first step (hyperparasitism rate), and 54.6% for the second step (primary parasitoid community).

Body size is often linked to higher foraging or competitive abilities and to a better fitness among parasitoids (Ellers et al., 1998). Despite differential competitive abilities inherent to species, developing in larger hosts may lead to a larger body size of parasitoids using both the focal and alternative hosts. Therefore, to understand if the higher proportion of generalists in mixed crops could be explained by their larger size, the sizes of the main generalist *A. ervi* and the Poaceae specialist *A. rhopalosiphi* from both crop types were compared. The methods and the results are presented in S3.

2.5. Data analyses

All statistical analyses were performed with R Studio (RStudio Team, 2018) v 3.6.1.

The effects of intercropping (Crop Type: Cereal crop and Mixed crop), development period (Periods 1, 2 and 3) and sampling year (2018 and 2019) were tested on cereal aphid parasitism rates and cereal aphid abundances with Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). Models included the sampled field as a random factor to account for a correlation matrix between sampling sessions. Cereal aphid parasitism rates per field were analysed by creating a two-vector response variable binding the number of aphid mummies with the number of live aphids per field per period (*cbind* command) (Crawley, 2005) and with a binomial error distribution (link function: "logit", function *glmer* from

the “lme4” package (Bates et al., 2014)). Cereal aphid abundances per plant were analysed considering a quasi-Poisson error distribution (*glmmPQL* function from the “MASS” package, “log” link function).

Comparisons of the proportions of each species in each period were calculated with χ^2 tests (with a Yates’ correction if needed). The effect of explanatory variables on the proportions of aphid species, parasitoid species and hyperparasitoid genera were analysed by binding the abundance of the species per field and the sum of the other species abundances per field (Crawley, 2005). For proportion calculations, fields with less than 5 samples were discarded from the analyses. Only dominant species (i.e. with a sufficient number of individuals) were analysed (*S. avenae* and *M. dirhodum* for the aphid trophic level; *A. ervi*, *A. avenae* and *A. rhopalosiphi* for the parasitoid trophic level; *Alloxysta* spp. and *Dendrocercus* spp. for the hyperparasitoid trophic level). Similarly, a two-vector response variable was created to analyse the ratio between the generalist *A. ervi* and the Poaceae specialist *A. rhopalosiphi* (*A. ervi* abundance per field with *A. rhopalosiphi* abundance per field) as well as hyperparasitism rates (number of hyperparasitoids emerged per field with the number of primary parasitoids emerged per field). For aphid proportions, the effect of intercropping, development period and sampling year was analysed with a GLMM specified with a binomial error distribution, including the sampled field as a random effect. For parasitoid proportions and hyperparasitism rates, GLMMs specified with a binomial error distribution were used to analyse the effect of intercropping and crop development period on the bound response variables in 2019, including the sampled field as a random effect. In 2018, for sample size purposes, the cumulative numbers over the whole sampling season were used and the effect of intercropping on the response variables was analysed with Generalized Linear Models (GLMs, *glm* function) specified with a quasibinomial distribution. The effect of intercropping and crop development period on the proportions of hyperparasitoid genera were analysed in 2019 with Generalized Linear Models (GLMs) specified with a quasibinomial distribution.

Primary parasitoid Shannon diversity index per field and cereal aphid-parasitoid foodweb metrics (Connectance, Interaction evenness, Generality, Vulnerability) per field were generated respectively with the *diversity* function from the “vegan” package (Oksanen et al., 2019) and the *networklevel* function from the “bipartite” package (Dormann et al.,

2008). For all calculations, fields with less than 5 samples were discarded from the analyses. In 2019, the effects of intercropping and crop development period were assessed on diversity and foodweb indices with Linear Mixed Models (LMMs, *lmer* function), including the sampled field as a random factor. In 2018, for sample size purposes, diversity and foodweb indices per field were calculated for cumulative individuals over the whole season, and the effect of intercropping was assessed with Student permutation tests (*perm.t.test* from the “RVAideMemoire” package, 999 permutations). Hyperparasitoid genera diversity and cereal aphid-hyperparasitoid foodweb complexity indices were calculated in 2019 with cumulative samples over the whole sampling season and the effect of intercropping was analysed with Student permutation tests. They could not be calculated in 2018 due to the small number of samples (Table 1).

For each model, the significance of each effect was tested with a Wald Chi-square test using a type II sum of squares (*Anova* function from the “car” package). Interactions between variables were tested in the models and removed if not significant. Post-hoc tests were used for pairwise comparisons with the *emmeans* function (“lme4” package (Bates et al., 2014)). Final models were checked to ensure they met model assumptions (Crawley, 2005).

3. Results

3.1. Cereal aphid parasitism rate and cereal aphid abundances

Mean cereal aphid parasitism rate was of 0.25 ± 0.034 (mean \pm standard error) in 2018 and 0.10 ± 0.0068 in 2019 (Fig. 1.a). The interaction between crop type, period and year had a significant effect on parasitism rate (Table 2.a). Parasitism rate increased throughout the season in 2018, and remained stable in 2019 (Table 2.a, Fig. 1.a). No difference in parasitism rates between crop types was detected for neither period during both years (Table 2.a, Fig. 1.a).

Cereal aphid abundances had a mean of 0.35 ± 0.019 aphids per plant in 2018 and 0.51 ± 0.038 aphids per plant in 2019 (Fig. 1.b). The interaction between crop type, period and year had a significant effect on cereal aphid abundances (Table 2.a). In 2018, aphid abundances remained similar among periods ((Table 2.a, Fig. 1.b); in 2019, abundances

increased at P3 ((Table 2.a, Fig. 1.b). No difference in aphid abundances was detected between crop types for neither period and neither year (Table 2.a, Fig. 1.b).

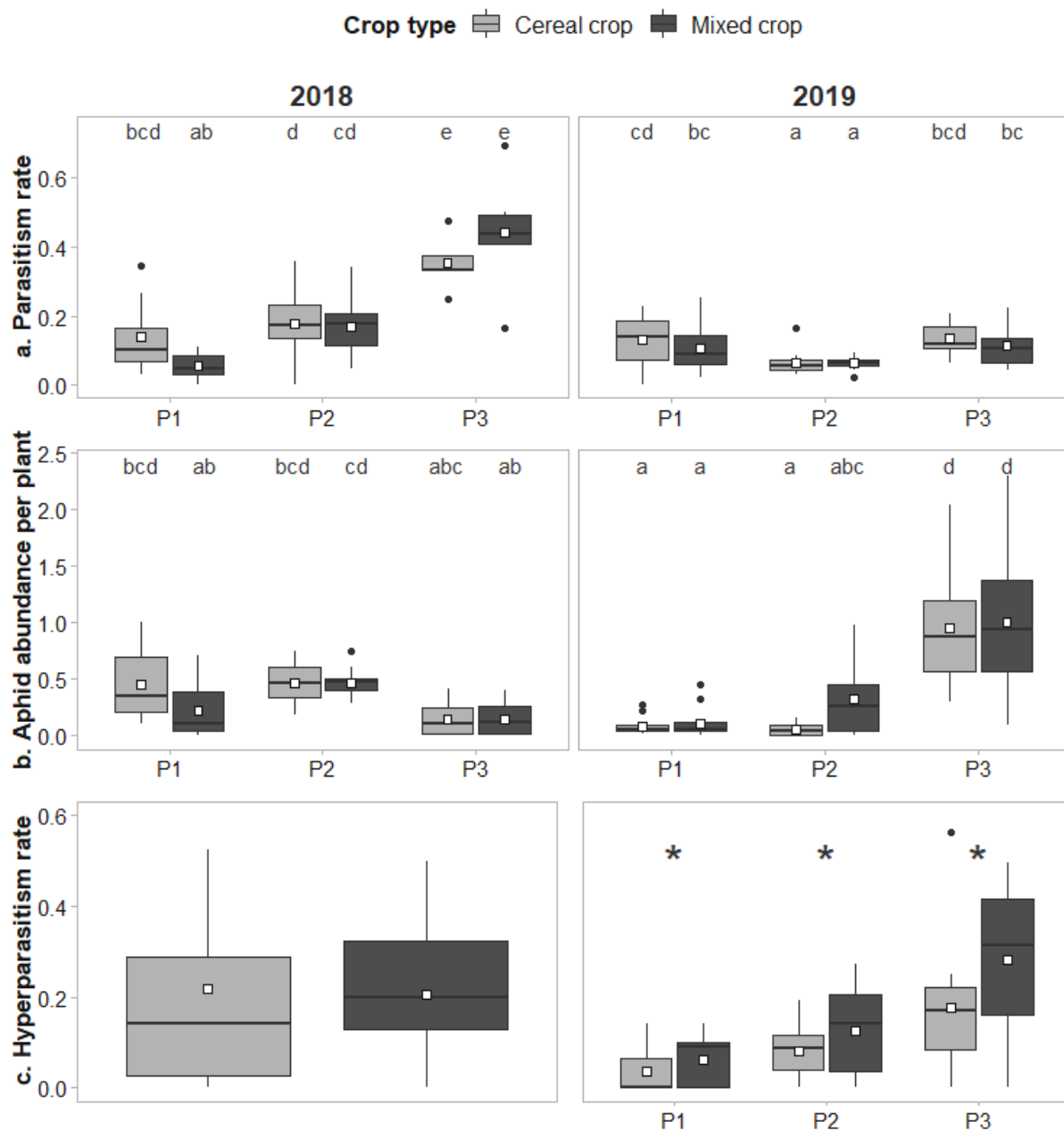


Figure 1. Distribution of a. mean parasitism rates per field, b. mean cereal aphid abundances per plant and c. mean hyperparasitism rate per field in cereal crops (light grey) and mixed crops (dark grey) during the three crop development periods (P1: cereal elongation; P2: cereal heading; P3: cereal milk-ripening, except for hyperparasitism rate in 2018 for which data was pooled) in 2018 (left) and 2019 (right). Horizontal lines represent the median and white squares represent the mean. Statistical results of the pairwise comparisons of the triple interaction Crop type: Year: Period are represented by the letters (for a. and b.). For c., the interaction Crop type: Period was not significant, therefore only significant differences between crop types are represented with asterisks: *: p-value < 0.05; **: p-value < 0.01; ***: p-value < 0.001. Sample sizes are given in Table 1.

a.

	Crop type		Year		Period		Crop type:Year		Crop type:Period		Year:Period		Crop type:Year:Period		Field							
	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	SD (standard deviation)						
Parasitism rate	2.51	1	0.113	84.5	1	<0.001	167.01	2	<0.001	0.39	1	0.531	7.88	2	0.019	99.33	2	<0.001	6.53	2	0.038	0.288
Aphid abundance	0.02	1	0.894	0.55	1	0.458	95.38	2	<0.001	5.29	1	0.021	12.56	2	0.002	106.72	2	<0.001	6.24	2	0.044	0.382
Proportion of <i>S. avenae</i>	1.69	1	0.193	0.24	1	0.624	16.11	2	<0.001				9.42	2	0.009							0.856
Proportion of <i>M. dirhodum</i>	2.17	1	0.141	0.99	1	0.320	6.28	2	0.043				9.38	2	0.009							0.840

b.

	2018		2019		2019		2018		2019		2019	
	t	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	SD
Parasitoid diversity	1.56	0.626	2.39	1	0.12	9.61	2	0.008	6.88	1	0.008	0.077
Connectance	-0.15	0.914	2.13	1	0.144	14.00	2	<0.001	17.93	1	<0.001	0.018
Interaction evenness	0.004	0.974	0.30	1	0.583	51.91	2	<0.001	0.98	1	0.321	<0.001
Generality	-0.41	0.632	0.95	1	0.329	60.82	2	<0.001	6.26	1	0.012	0.178
Vulnerability	0.41	0.708	0.35	1	0.552	28.44	2	<0.001	0.04	1	0.837	0.152
	2019		2019		2019		2019		2019		2019	
	Crop Type		Crop type		Period		Crop Type		Crop Type		Period	
	t	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	SD
Hyperparasitoid genera diversity	-0.59	0.556							4.30	1	0.038	0.385
Connectance	-0.54	0.548							2.35	1	0.125	0.716
Interaction evenness	-1.69	0.144							2.41	1	0.121	0.877
Generality	-0.74	0.424							5.13	1	0.024	0.606
Vulnerability	-0.29	0.724							4.03	1	0.045	0.483
									0.06	1	0.813	0.009
									0.58	1	0.456	0.001

c.

	2018		2019		2019		2018		2019		2019	
	t	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	SD
Parasitoid diversity	1.56	0.626	2.39	1	0.12	9.61	2	0.008	6.88	1	0.008	0.077
Connectance	-0.15	0.914	2.13	1	0.144	14.00	2	<0.001	17.93	1	<0.001	0.018
Interaction evenness	0.004	0.974	0.30	1	0.583	51.91	2	<0.001	0.98	1	0.321	<0.001
Generality	-0.41	0.632	0.95	1	0.329	60.82	2	<0.001	6.26	1	0.012	0.178
Vulnerability	0.41	0.708	0.35	1	0.552	28.44	2	<0.001	0.04	1	0.837	0.152
	2019		2019		2019		2019		2019		2019	
	Crop Type		Crop type		Period		Crop Type		Crop Type		Period	
	t	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	χ^2	df	p	SD
Hyperparasitoid genera diversity	-0.59	0.556							4.30	1	0.038	0.385
Connectance	-0.54	0.548							2.35	1	0.125	0.716
Interaction evenness	-1.69	0.144							2.41	1	0.121	0.877
Generality	-0.74	0.424							5.13	1	0.024	0.606
Vulnerability	-0.29	0.724							4.03	1	0.045	0.483
									0.06	1	0.813	0.009
									0.58	1	0.456	0.001

Table 2. Statistical results of the tests and models used to analyse the effect of crop type, period and year (lines) on response variables (columns) associated to a. aphid parasitism rate, abundance and aphid community composition (GLMMs), b. cereal aphid-parasitoid foodweb complexity (Student permutation tests in 2018; LMMs in 2019) and cereal aphid-hyperparasitoid foodweb complexity in 2019 (Student permutation tests), and c. parasitoid community composition (GLMs in 2018; GLMMs in 2019), hyperparasitism rates (GLM in 2018; GLMM in 2019) and hyperparasitoid community composition in 2019 (GLMs). Significant effects ($p < 0.05$) are highlighted in grey.

3.2. Third trophic level and cereal aphid-primary parasitoid foodweb structure

The three main cereal aphid species (*S. avenae*, *M. dirhodum* and *R. padi*) were present in both cereal and mixed crops. *Sitobion avenae* was the dominant species during both years (2018, P1: $\chi^2=295.5$; $df=2$; $p<0.001$; P2: $\chi^2=105.2$; $df=2$; $p<0.001$; P3: $\chi^2=244.7$; $df=2$; $p<0.001$; 2019, P1: $\chi^2=158.5$; $df=2$; $p<0.001$; P2: $\chi^2=332.0$; $df=2$; $p<0.001$, P3: $\chi^2=3219.9$; $df=2$; $p<0.001$), and its abundance increased along the season ($64.0 \pm 5.5\%$ in P1, $79.0 \pm 3.1\%$ in P2 and $88.3 \pm 3.4\%$ in P3) (Table 2.a). *Metopolophium dirhodum* was the second most abundance species ($24.9 \pm 4.5\%$ in P1, $19.3 \pm 3.0\%$ in P2 and $11.3 \pm 3.4\%$ in P3) (Table 2.a). *Rhopalosiphum padi* abundances decreased along the season and disappeared in P3 ($11.1 \pm 2.8\%$ in P1, $1.7 \pm 0.63\%$ in P2 and $0.34 \pm 0.18\%$ in P3) (Table 2.a).

Cereal aphid parasitoid diversity was similar in both types of crops during both years (Table 2.b) with six species identified (Fig. 1) among which *A. rhopalosiphi*, *A. ervi* and *A. avenae* represented 90.6% of the community. In 2019, the Poaceae specialist *A. rhopalosiphi* was the dominant species during cereal elongation (P1, $49.3 \pm 4.5\%$; $\chi^2=172.9$; $df=2$; $p<0.001$) and decreased in proportion over time, disappearing at P3 ($3.4 \pm 1.3\%$) (Table 2.c, Fig. 2, Fig. 3). *Aphidius ervi* became dominant at P2 in mixed crops ($46.3 \pm 3.7\%$; $\chi^2=19.6$; $df=2$; $p<0.001$) and *A. avenae* at P3 ($56.9 \pm 5.5\%$; $\chi^2=542.1$; $df=2$; $p<0.001$) (Table 2.c, Fig. 2, Fig. 3). A similar pattern was observed in 2018 (Fig. 2). The proportion of the Poaceae specialist *A. rhopalosiphi* was significantly lower in mixed crops in 2018 compared to cereal crops but not in 2019 (Table 2.c, Fig. 3 for 2019). During both years, the proportion of the generalist *A. ervi* was significantly higher in mixed crops compared to cereal crops whereas the proportion of *A. avenae* was not affected by crop type (Table 2.c). The ratio between *A. ervi* and *A. rhopalosiphi* abundances per field was significantly higher in mixed crops compared to cereal crops during both years (Table 2.c). In 2019, the ratio increased over time, indicating a reduction of the proportion of *A. rhopalosiphi* compared to *A. ervi* along the season (Table 2.c, Fig. 3). Connectance, interaction evenness, generality and vulnerability indices were not affected by crop type for neither year (Table 2.b, Table S4). There was no effect of crop type on *A. ervi* nor *A. rhopalosiphi* female sizes (S3).

The generalist species *A. ervi* represented 71.7% of the primary parasitoids emerging from *A. pisum* (N=152 among the 212 emerged primary parasitoids, all species included). *Aphidius avenae* and *P. volucre* emerged from respectively 4.2% (N=9) and 2.4% (N=5) of

the *A. pisum* mummies. Other parasitoids emerging from *A. pisum* (21.7%, N=56) were non-cereal aphid parasitoids such as *Aphidius eadyi* and *Aphidius banksae*.

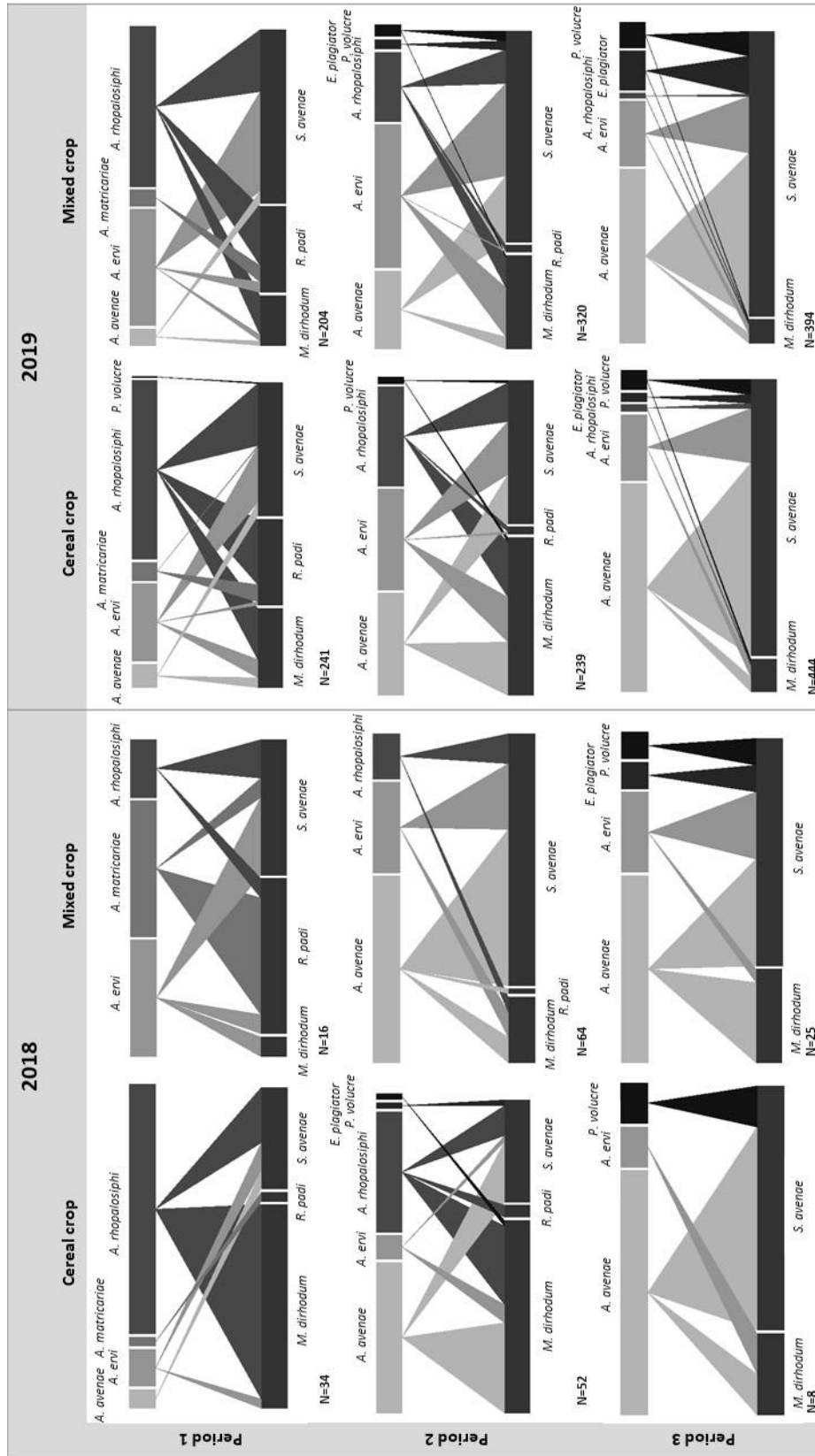


Figure 2. Cereal aphid-parasitoid trophic foodwebs from pooled data in cereal crops (left) and mixed crops (right), at the three sampling periods (Period 1: cereal elongation; Period 2: cereal milk-ripening; Period 3: cereal milk-ripening) in 2018 (left) and 2019 (right). Lower bars represent relative abundances of the three aphid species, while upper bars represent relative abundances of each parasitoid species. The arrow width represents the frequency of the trophic interaction. N is the number of aphid-parasitoid couples used to build the trophic webs.

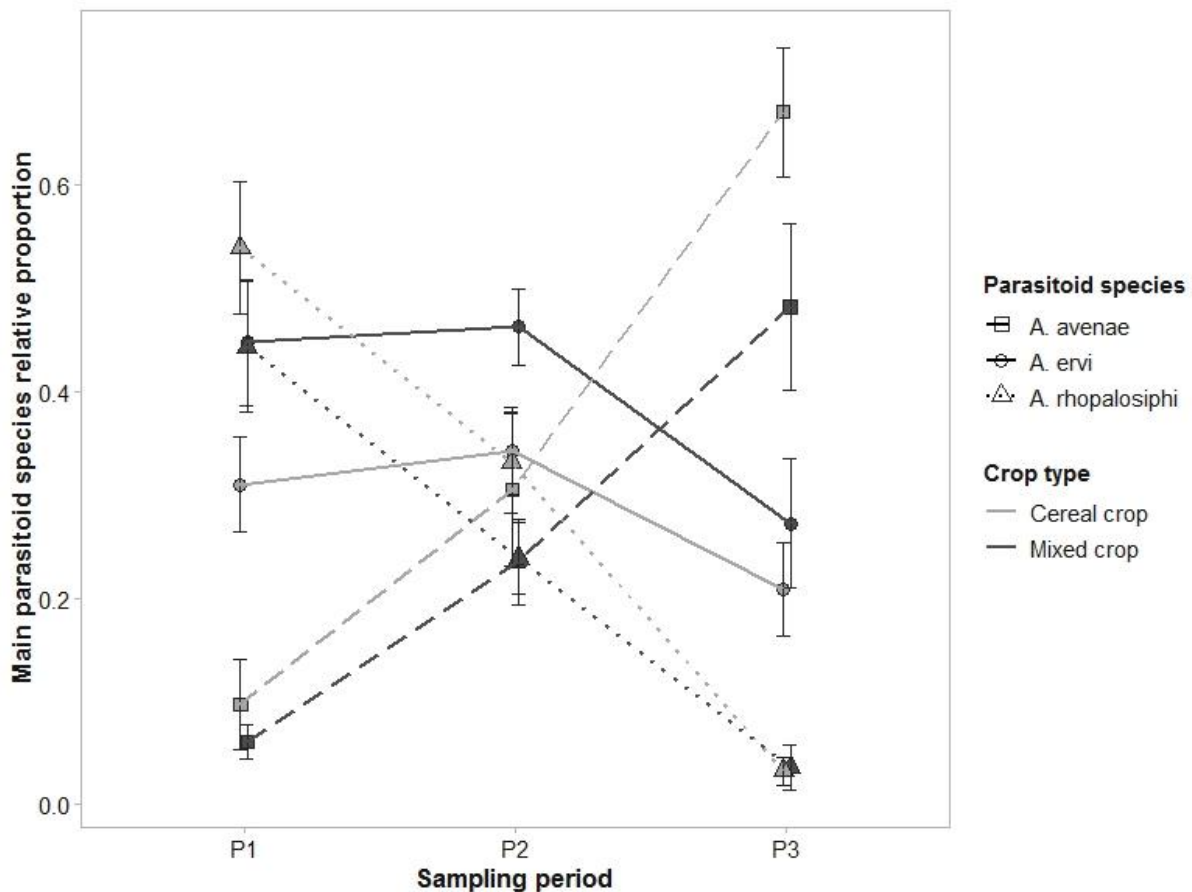


Figure 3. Mean proportions per field of *A. ervi* (round points, solid lines), *A. avenae* (square points, dashed lines) and *A. rhopalosiphi* (triangular points, dotted lines) in cereal crops (light grey) and mixed crops (dark grey) at the three sampling periods (Period 1: cereal elongation; Period 2: cereal flowering; Period 3: cereal milk-ripening) in 2019. The error bars represent the standard deviation of the mean. Statistical models were performed on each species separately (see Table 2.c).

3.3. Fourth trophic level and cereal aphid-hyperparasitoid trophic foodweb structure

In 2018, no differences in hyperparasitism rates between mixed and cereal crops were recorded, whereas in 2019, hyperparasitism rates were significantly higher in mixed crops and increased during the season (Table 2.c, Fig. 1.c). In 2019, four hyperparasitoid genera were recorded on both crop types on cereal aphids: *Alloxysta* spp., *Asaphes* spp., *Dendrocerus* spp. and *Phaenoglyphis* spp. (Fig. 4). Two individuals of *Coruna* spp. were also recorded on mixed crops only. *Alloxysta* spp. was the dominant genus during P1 ($95.0 \pm 5.0\%$; $\chi^2=14.5$; $df=4$; $p<0.001$) and P2 ($80.1 \pm 6.3\%$; $\chi^2=136.2$; $df=4$; $p<0.001$), while *Dendrocerus* spp. was the dominant genus at P3 ($71.0 \pm 3.5\%$; $\chi^2=467.4$; $df=4$; $p<0.001$) (Table 2.c, Fig.4). Neither genera diversity nor foodweb metrics were affected by crop

type (Table 2.b). *Acyrtosiphon pisum* individuals were hyperparasitized by the same hyperparasitoid genera, but hyperparasitism rate was low (0.08 ± 0.025).

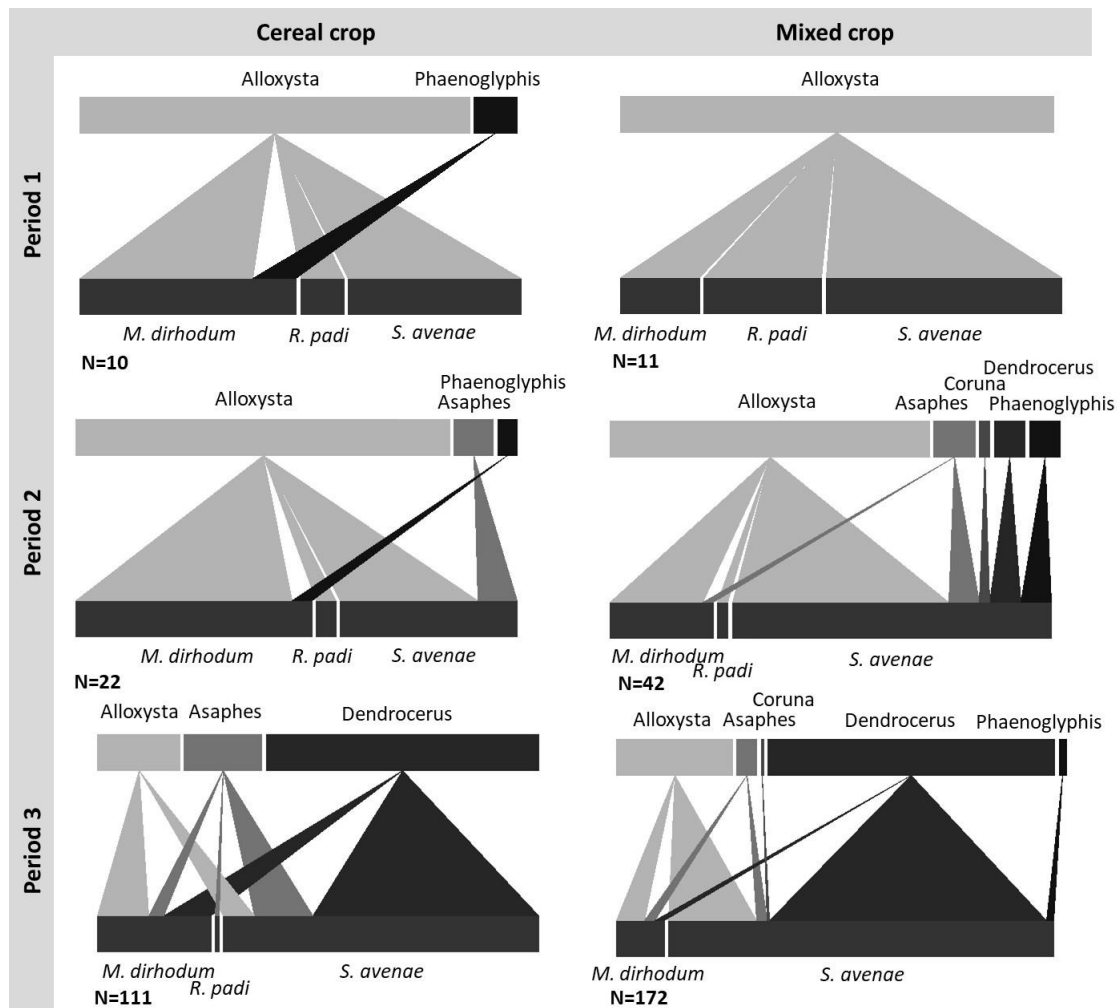


Figure 4. Cereal aphid-hyperparasitoid trophic foodwebs in cereal crops (left) and mixed crops (right), at the three sampling periods (Period 1: cereal elongation; Period 2: cereal flowering; Period 3: cereal milk-ripening) in 2019. Lower bars represent relative abundances of the three aphid species, while upper bars represent relative abundances of each hyperparasitoid genus. The arrow width represents the frequency of the trophic interaction. *N* is the number of aphid-hyperparasitoid couples used to build the trophic webs.

4. Discussion

Contrary to our first hypothesis, intercropping did not increase biological control in our studied system. To explain this result, we propose to examine the effect of the additional resources on the third and the fourth trophic levels. Primary parasitoid diversity was not enhanced by the addition of resources, and did not lead to higher foodweb complexity contrary to our second hypothesis. Nevertheless, our results report a shift in the primary

parasitoid composition, with the most generalist species being dominant in mixed crops. As predicted by our third hypothesis, hyperparasitism was increased in mixed crops, which could neutralize the benefits of increased resource availability by intercropping and explain the absence of increased aphid control.

4.1. Effect of intercropping on cereal aphid parasitism rates and abundances

A wide variety of intercropping systems have been studied and/or implemented worldwide, and show in general positive results on natural enemy enhancement and resulting biological control. Intercropping systems involving wheat crops usually lead to a lower pressure of herbivores due to the lower density of host plants (Lopes et al., 2016). Our results differ from this general trend, as the abundance of the herbivore in our system was similar in both crop types (for the same number of cereal plants) during both years, showing no global effect of additional resources on biological control. Moreover, intercropping systems with wheat scarcely enhanced natural enemies in the literature (measured by the abundance, diversity or activity-density) (Lopes et al., 2016), which was the case in our study (here, parasitism rate). Nevertheless, our results showed that the different species of our system were impacted differently by increased resource availability. We propose several mechanisms which might explain that intercropping did not foster biological control of herbivores in this system, at the parasitoid trophic level and the hyperparasitoid trophic level.

Independently of crop type, in 2018, parasitism increased along the season, leading to a stable abundance of aphids and suggesting an efficient control. Interestingly, the opposite pattern was observed in 2019, with a stable parasitism rate along the season and increased aphid abundances, showing a weaker control. These results highlight the importance of parasitism for herbivore control all along the season (Ortiz-Martínez et al., 2019).

4.2. Effect of intercropping on the third trophic level

The addition of leguminous plants led to the colonization of other herbivore species specialized on those crops such as *A. pisum*, as predicted by the Resource Specialization hypothesis (Hutchinson, 1959). This increased richness in aphids projected into an increased richness of parasitoids, with the attraction of species specialized on those aphids (*A. eaydi*, *A. banksae*). Nevertheless, contrary to our second hypothesis, resource

diversification did not increase cereal aphid parasitoid richness, probably because cereal crop already attracted all existent parasitoid species that could parasitize cereal aphids from the environment (Vollhardt et al., 2008). Diversity was also not enhanced, although there was a shift in the proportion of each species. Indeed, as predicted, resource addition promoted the relative abundance of the main generalist parasitoid (*A. ervi*) over the main specialist parasitoid (*A. rhopalosiphi*). This result is consistent with other studies that showed that generalist species are favoured when the targeted host/prey is scarce if they can develop on other resources in the environment (Rand and Tschardt, 2007). Nevertheless, most of these studies compare predators as the generalist natural enemies and parasitoids as the specialist natural enemies, whereas in our study we show that this pattern stays accurate at a much finer scale, within the parasitoid community.

Such a functional community shift may be driven by bottom-up effects impacting differently the species. The specialist species (here, *A. rhopalosiphi*) may be disfavoured in more diverse fields due to a dilution of its specific resource (here, cereal aphids) (Lopes et al., 2015). Such a dilution effect may have impacted the specialist attraction and establishment in mixed fields (Root, 1973). On the contrary, the main generalist parasitoid may be enhanced due to more abundant and profitable resources in mixed crops. Here, the presence of *A. pisum* on leguminous plants and the ability of *A. ervi* to transfer from *A. pisum* to *S. avenae* (Cameron et al., 1984; Daza-Bustamante et al., 2002) could have participated in increasing the attractivity of mixed crops to *A. ervi*, as well as *A. ervi* population on cereal aphids in mixed crops. Moreover, *A. ervi* has co-evolved with the host-plant complex Fabacea – *A. pisum*, which is very attractive for this species (Luquet et al., 2019). Therefore, *A. ervi* may have a better capacity to detect and use Fabacea extra-floral nectar than a cereal habitat specialist.

The community shift may also be driven by competitive interactions among parasitoid species, impacting the lower competitor's fitness and population development (Cusumano et al., 2016). The generalist *A. ervi* is known to be a superior competitor compared to *A. rhopalosiphi* (Le Lann et al., 2008; Ortiz-Martínez et al., 2019) and to attack preferentially hosts parasitized by *A. rhopalosiphi* compared to same host when host resource is scarce (*i.e.* multiparasitism) (Ortiz-Martínez et al., 2019). *Aphidius ervi* may thus have limited the development of *A. rhopalosiphi*, especially in mixed fields where the generalist was favoured. In addition, we checked if the presence of larger hosts (here, *A.*

pisum) in mixed fields increased the generalist species size, that is directly related to its competitiveness (Ellers et al., 1998; Sagarra et al., 2001). Our results did not support this hypothesis, as intercropping did not impact *A. ervi* size. Interestingly, *A. ervi* individuals were always larger than *A. rhopalosiphi* individuals for mummies that were the same size, which could ensue from an energetic gain of multiparasitism. Indeed, *A. ervi* is known to gain weight from superparasitized hosts (Bai and Mackauer, 1992).

The functional community composition shift may have impacted the efficiency of the community to control cereal aphids, as *A. rhopalosiphi* is expected to be more efficient in finding and parasitizing cereal aphids compared to generalist species (Raymond et al., 2016). In a comparable study, the proximity of mustard crops, which provides nectar but no alternative hosts for *A. ervi*, increased parasitism rate of cereal aphids, and *A. rhopalosiphi* was the main parasitoid in this system (Damien et al., 2017). Therefore, the presence of alternative hosts may have hindered the effect of nectar resources on the specialist parasitoid populations and limited the efficiency of the community to control aphids in our legume-diversified system.

Another hypothesis found in the literature which could explain that herbivore control is not increased in intercropping systems is the non-efficiency of the alternative resources provided to increase natural enemy populations (Lopes et al., 2016). Nevertheless, in our system, alternative hosts were used by *A. ervi*. Moreover, a recent study suggested that this same species could use faba bean extra-floral nectar in the field (Luquet, 2018). Faba bean extra-floral nectar is known to increase the longevity and the length of the oviposition period in the laboratory of several hymenopteran parasitoid species (Baggen et al., 1999; Jamont et al., 2013). Therefore, both host and nectar resources could have been used by at least one species in this system, but did not lead to increased biological control.

Independently of the crop type, our study highlighted a drastic shift in the composition of the parasitoid community in a single growing season (3 months), with the specialist (*A. rhopalosiphi*) being the predominant species at the beginning of the season, then replaced by more generalist species (*A. ervi* and *A. avenae*). Foodweb complexity was also altered along the season. While trophic foodwebs are often studied at the scale of the growing season, we suggest that a smaller time-scale should be used to better understand the functioning of an aphid-parasitoid community (Lohaus et al., 2013; Vollhardt et al., 2008).

4.3. Effect of intercropping on the fourth trophic level

Finally, our findings provide suggestive evidence that higher resource diversity may favour secondary parasitoid and dampen the effect of primary parasitoids on herbivores (Gagic et al., 2011; Rand et al., 2006). In 2019, hyperparasitism rate of cereal aphids was higher in mixed crops compared to cereal crops during the whole season. Both carbohydrate resources (Araj et al., 2008, 2009) and alternative host resources (Gagic et al., 2011; Rand et al., 2012; Van Nouhuys and Hanski, 2000) have been suggested to increase hyperparasitoid populations. In our study, *A. pisum* individuals were hyperparasitized by the same hyperparasitoid genera than cereal aphids, suggesting that they may serve as alternative hosts.

Such hyperparasitoid enhancement have been suggested to disrupt aphid control, either due to primary parasitoid mortality or, as suggested by Höller et al. (1993), dispersal of female primary parasitoids from patches containing a high hyperparasitoid density (Schooler et al., 2011). Such as for primary parasitoids, we observed a drastic change in the hyperparasitoid community composition along the season: more specialist hyperparasitoids (*Alloxysta* and *Phaenoglyphis*) (Gutierrez and Van Den Bosch, 1970; Singh and Srivastava, 1990; Sullivan, 1987) were dominant at the beginning of the season and broad generalists (*Dendrocerus* spp. in particular) (Chow and Mackauer, 1999; Sullivan, 1987) took over at the end of the season. Studying primary parasitoid-hyperparasitoid foodwebs along the season, for instance with molecular methods such as in Ye et al. (2017), would help understand the mechanisms by which hyperparasitoids are enhanced in more diverse crops and the top-down effect on the parasitoid community and its efficiency. While the fourth trophic level is still poorly taken into account in biological programs, our results support the evidence that these interactions are important drivers in the structure of the foodweb and its functioning (Tougeron and Tena, 2019).

5. Conclusion

The variability in the results of plant diversification strategies is a drag for their implementation by farmers. Understanding the mechanisms underlying such results is thus crucial to improve those strategies. We suggest that diversity and foodweb complexity are not sufficient to predict the effect of resource diversification on biological control, in particular when the system is poor in terms of richness, and that a functional

approach of the community composition and higher trophic levels are essential to consider. In our study, the addition of resources induced a functional shift of our primary parasitoid community due to the presence of alternative hosts which could be only used by the most generalist parasitoid. Such functional shift modified the community efficiency to control aphids due to direct and indirect intra-guild competition for host resources. While current knowledge on interspecific competition among parasitoids mainly focuses on laboratory studies (Cusumano et al., 2016), our study highlights the need for understanding the impact of parasitoid competition on top down control in natural conditions. Our findings also strengthen the hypothesis supported by several studies that higher resource diversity may also favour hyperparasitoids and dampen the effect of primary parasitoids on herbivores. Other resource diversification strategies, such as flowering strips or adjacent flower covers, provisioning nectar but not alternative hosts may be more efficient in similar systems to avoid intra- and inter-guild negative interactions. Each diversification strategy involves a specific system, and this study highlights the necessity to study such fine-scale mechanisms to be able to set-up efficient methods to support biodiversity and associated ecosystem services in agricultural landscapes.

Authors' contributions

CLL, JvB, ALR and EJ conceived the study. EJ, CLL, JvB and SL performed the insect sampling, and EJ, SL, CB, EP and FD conducted the identifications. EJ and CLL analyzed the data. EJ, CLL and JvB led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Acknowledgements

We thank Maximilien Abomes, Morgane Ferrand, Clara Gilles, Benjamin Hanzel, Ludovic Lagneau, Julien Lanctin, Thomas Nevers and Caroline Trochard for insect sampling and identification help as well as the ECOLEX platform (ECOBIO). We also thank Audrey Alignier, Stéphanie Aviron, Ophélie Bazin, Daniel Cancouët, Eleonor Germain, Cécile L'Haridon, Claire Ricono, Gérard Savary and Valérie Terrien for their help in the encounter of the sampled fields, as well as all farmers that generously enabled sampling in their fields. We thank Stéphane Derocles, Sebastián Ortiz-Martínez and Michael Traugott for

their advice on molecular analyses. Finally, we thank the associate editor and the two anonymous reviewers for their very constructive comments on the earlier version of the manuscript. This study was funded by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie), the company Yves Rocher and the FLEUR project (APR-PSPE Contribuer à l'essor du biocontrôle).

References

- Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B., and Müller, C.B. (2007). Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *J. Anim. Ecol.* *76*, 1015–1025.
- Altieri, M.A., and Letourneau, D.K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* *1*, 405–430.
- Araj, S.-E., Wratten, S., Lister, A., and Buckley, H. (2008). Floral diversity, parasitoids and hyperparasitoids – A laboratory approach. *Basic Appl. Ecol.* *9*, 588–597.
- Araj, S.-E., Wratten, S., Lister, A., and Buckley, H. (2009). Adding floral nectar resources to improve biological control: Potential pitfalls of the fourth trophic level. *Basic Appl. Ecol.* *10*, 554–562.
- Baggen, L.R., Gurr, G.M., and Meats, A. (1999). Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomol. Exp. Appl.* *91*, 155–161.
- Bai, B., and Mackauer, M. (1992). Influence of superparasitism on development rate and adult size in a solitary parasitoid wasp, *Aphidius ervi*. *Funct. Ecol.* *6*, 302–307.
- Barczak, T. (1990). The role of *Aphidius matricariae* Hal. and *Lysiphlebus cardui* (Marsh.) (Hym., Aphidiidae) as parasitoids of *Aphis fabae* — complex (Hom., Aphididae) in Poland. *J. Appl. Entomol.* *109*, 205–209.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., and Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* *30*, 1894–1903.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* *18*, 182–188.
- Bugg, R.L., Ellis, R.T., and Carlson, R.W. (1989). Ichneumonidae (Hymenoptera) using extrafloral nectar of Faba Bean (*Vicia Faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biol. Agric. Hortic.*

- Cameron, P.J., Powell, W., and Loxdale, H.D. (1984). Reservoirs for *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), a polyphagous parasitoid of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* *74*, 647–656.
- Chow, A., and Mackauer, M. (1999). Host handling and specificity of the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri* (Curtis) (Hym., Megaspilidae): importance of host age and species. *J. Appl. Entomol.* *123*, 83–91.
- Crawley, M.J. (2005). *Statistics: An introduction using R* (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.).
- Cusumano, A., Peri, E., and Colazza, S. (2016). Interspecific competition/facilitation among insect parasitoids. *Curr. Opin. Insect Sci.* *14*, 12–16.
- Damien, M., Le Lann, C., Desneux, N., Alford, L., Al Hassan, D., Georges, R., and Van Baaren, J. (2017). Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* *247*, 418–425.
- Daza-Bustamante, P., Fuentes-Contreras, E., Rodríguez, L.C., Figueroa, C.C., and Niemeyer, H.M. (2002). Behavioural differences between *Aphidius ervi* populations from two tritrophic systems are due to phenotypic plasticity. *Entomol. Exp. Appl.* *104*, 321–328.
- Derocles, S.A.P., Plantegenest, M., Rasplus, J.-Y., Marie, A., Evans, D.M., Lunt, D.H., and Le Ralec, A. (2016). Are generalist Aphidiinae (Hym. Braconidae) mostly cryptic species complexes? *Syst. Entomol.* *41*, 379–391.
- Ellers, J., Alphen, J.J.M.V., and Sevenster, J.G. (1998). A field study of size–fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *J. Anim. Ecol.* *67*, 318–324.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., et al. (2005). Global consequences of land use. *Science* *309*, 570–574.
- Fretwell, S.D., and Barach, A.L. (1977). The Regulation of Plant Communities by the Food Chains Exploiting Them. *Perspect. Biol. Med.* *20*, 169–185.
- Gagic, V., Tscharntke, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., and Thies, C. (2011). Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *278*, 2946–2953.
- Gutierrez, A.P., and Van Den Bosch, R. (1970). Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). I. Review of hyperparasitism and the field ecology of *Charips victrix*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* *63*, 1345–1354.
- Heimpel, G.E. (2019). Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological control. *Biol. Control* *132*, 36–41.
- Höller, C., Borgemeister, C., Haardt, H., and Powell, W. (1993). The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data. *J. Anim. Ecol.* *62*, 12–21.

- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* *93*, 145–159.
- Jamont, M., Crépellière, S., and Jaloux, B. (2013). Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biol. Control* *65*, 271–277.
- Le Lann, C., Outreman, Y., Van Alphen, J.J.M., Krespi, L., Pierre, J.-S., and Van Baaren, J. (2008). Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecol. Entomol.* *33*, 691–700.
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., and López, S.D. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.* *21*, 9–21.
- Lohaus, K., Vidal, S., and Thies, C. (2013). Farming practices change food web structures in cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid communities. *Oecologia* *171*, 249–259.
- Lopes, T., Bodson, B., and Francis, F. (2015). Associations of wheat with pea can reduce aphid infestations. *Neotrop. Entomol.* *44*, 286–293.
- Lopes, T., Hatt, S., Xu, Q., Chen, J., Liu, Y., and Francis, F. (2016). Wheat (*Triticum aestivum* L.)-based intercropping systems for biological pest control. *Pest Manag. Sci.* *72*, 2193–2202.
- Luquet, M. (2018). Effects of field diversification on food uptake and parasitism by *Aphidius parasitoids* (International Conference on Ecological, Rennes Sciences).
- Luquet, M., Tritto, O., Cortesero, A.-M., Jaloux, B., and Anton, S. (2019). Early olfactory environment influences antennal sensitivity and choice of the host-plant complex in a parasitoid wasp. *Insects* *10*, 127.
- Ortiz-Martínez, S., Pierre, J.-S., van Baaren, J., Le Lann, C., Zepeda-Paulo, F., and Lavandero, B. (2019). Interspecific competition among aphid parasitoids: molecular approaches reveal preferential exploitation of parasitized hosts. *Sci. Rep.* *9*, 19641.
- Poveda, K., Gómez, M.I., and Martínez, E. (2008). Diversification practices: their effect on pest regulation and production. *Rev. Colomb. Entomol.* *34*, 131–144.
- Powell, W. (1982). The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Syst. Entomol.* *7*, 465–473.
- Rand, T.A., and Tscharrntke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos* *116*, 1353–1362.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M., and Tscharrntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol. Lett.* *9*, 603–614.
- Rand, T.A., van Veen, F.J.F., and Tscharrntke, T. (2012). Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography* *35*, 97–104.

- Raymond, L., Plantegenest, M., Gagic, V., Navasse, Y., and Lavandero, B. (2016). Aphid parasitoid generalism: development, assessment, and implications for biocontrol. *J. Pest Sci.* *89*, 7–20.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea). *Ecol. Monogr.* *43*, 95–124.
- RStudio Team (2018). RStudio: Integrated Development for R. RStudio (Boston, MA: RStudio, Inc.).
- Sagarra, L.A., Vincent, C., and Stewart, R.K. (2001). Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bull. Entomol. Res.* *91*, 363–367.
- Schooler, S.S., De Barro, P., and Ives, A.R. (2011). The potential for hyperparasitism to compromise biological control: Why don't hyperparasitoids drive their primary parasitoid hosts extinct? *Biol. Control* *58*, 167–173.
- Shameer, K.S., Nasser, M., Mohan, C., and Hardy, I.C.W. (2018). Direct and indirect influences of intercrops on the coconut defoliator *Opisina arenosella*. *J. Pest Sci.* *91*, 259–275.
- Shanafelt, D.W., and Loreau, M. (2018). Stability trophic cascades in food chains. *R. Soc. Open Sci.* *5*, 180995.
- Singh, R., and Srivastava, P.N. (1990). Host specificity and seasonal distribution of *Alloxysta pleuralis*, a cynipoid hyperparasitoid of aphids in India. *Ecol. Entomol.* *15*, 215–224.
- Starý, P. (2009). Taxonomy, origin, distribution and host range of *Aphidius* species (Hym., Aphidiidae) in relation to biological control of the pea aphid in Europe and North America. *Z. Für Angew. Entomol.* *77*, 141–171.
- Straub, C.S., Finke, D.L., and Snyder, W.E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* *45*, 225–237.
- Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, S.R. (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. *Insects Plants Community Patterns Mech.*
- Sullivan, D.J. (1987). Insect hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* *47*–70.
- Sunnucks, P., and Hales, D.F. (1996). Numerous transposed sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I-II in aphids of the genus *Sitobion* (Hemiptera: Aphididae). *Mol. Biol. Evol.* *13*, 510–524.
- Tougeron, K., and Tena, A. (2019). Hyperparasitoids as new targets in biological control in a global change context. *Biol. Control* *130*, 164–171.
- Traugott, M., Bell, J.R., Broad, G.R., Powell, W., Van Veen, F.J.F., Vollhardt, I.M.G., and Symondson, W.O.C. (2008). Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Mol. Ecol.* *17*, 3928–3938.

Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., et al. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biol. Conserv.* *204*, 449–458.

Tylianakis, J.M., and Binzer, A. (2014). Effects of global environmental changes on parasitoid–host food webs and biological control. *Biol. Control* *75*, 77–86.

Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., and Lewis, O.T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* *445*, 202–205.

Van Nouhuys, S., and Hanski, I. (2000). Apparent competition between parasitoids mediated by a shared hyperparasitoid. *Ecol. Lett.* *3*, 82–84.

Vollhardt, I.M.G., Tscharntke, T., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., and Thies, C. (2008). Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* *126*, 289–292.

Ye, Z., Vollhardt, I.M.G., Girtler, S., Wallinger, C., Tomanovic, Z., and Traugott, M. (2017). An effective molecular approach for assessing cereal aphid-parasitoid-endosymbiont networks. *Sci. Rep.* *7*, 3138.

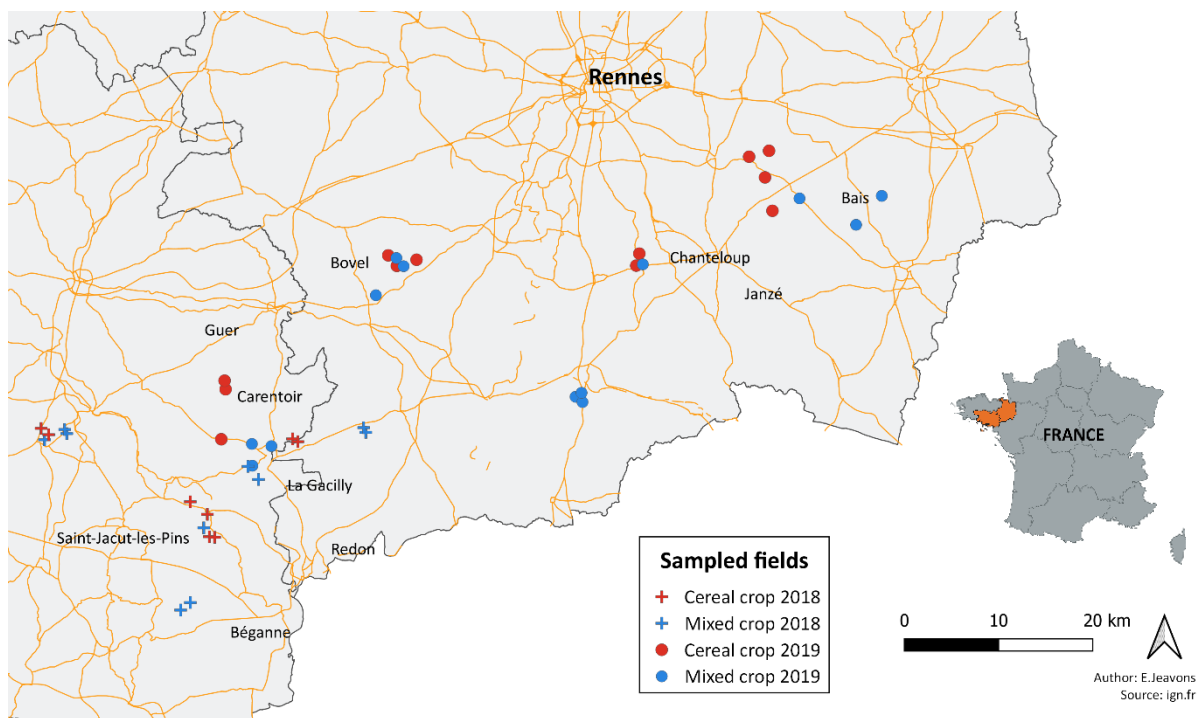
Supporting Information

Table S1: Information concerning sampled fields, including the year of sampling, the crop type (Cereal or Mixed crop), the proportion of cereals, faba bean and pea sowing, and geographical coordinates of the fields in decimal degrees (WGS84).

Year	Field	Crop type	Proportion of cereals (%)	Proportion of faba bean (%)	Proportion of pea (%)	Field coordinates	
						X	Y
2018	18C01	Cereal	100			-2.098754	47.78224
2018	18C02	Cereal	100			-2.096814	47.780359
2018	18C03	Cereal	100			-2.24299	47.72258
2018	18C04	Cereal	100			-2.218893	47.710662
2018	18C05	Cereal	100			-2.216114	47.689425
2018	18C06	Cereal	100			-2.21193	47.68892
2018	18C07	Cereal	100			-2.44701	47.792155
2018	18C08	Cereal	100			-2.446627	47.78699
2018	18M01	Mixed	48.3	48.3	3.4	-2.161537	47.756163
2018	18M02	Mixed	48.3	48.3	3.4	-2.14678	47.743744
2018	18M03	Mixed	48.3	48.3	3.4	-1.995563	47.788397
2018	18M04	Mixed	48.3	48.3	3.4	-1.998584	47.792856
2018	18M05	Mixed	67.9	30.9	1.2	-2.223978	47.697876
2018	18M06	Mixed	69.1	16.9	14.0	-2.25653	47.619751
2018	18M07	Mixed	69.1	16.9	14.0	-2.242884	47.626926
2018	18M08	Mixed	83.3	5.6	11.1	-2.417043	47.787234
2018	18M09	Mixed	83.3	5.6	11.1	-2.420064	47.791135
2018	18M10	Mixed	83.3	5.6	11.1	-2.448494	47.781384
2019	19C01	Cereal	100			-1.4551771	48.04897
2019	19C02	Cereal	100			-1.6076856	47.9461813
2019	19C03	Cereal	100			-1.9240023	47.9517429
2019	19C04	Cereal	100			-1.950278	47.948901
2019	19C05	Cereal	100			-1.4271286	48.0545459
2019	19C06	Cereal	100			-1.4327454	48.0294676
2019	19C07	Cereal	100			-1.4222778	47.9979471
2019	19C08	Cereal	100			-1.6099714	47.95754
2019	19C09	Cereal	100			-1.9532313	47.9532971
2019	19C10	Cereal	100			-2.1992411	47.7819305
2019	19C11	Cereal	100			-2.1942615	47.8344238
2019	19C12	Cereal	100			-2.1945891	47.8373999

2019	19M01	Mixed	69.2	30.8		-1.6998918	47.8221274
2019	19M02	Mixed	76.5	23.5		-1.6900615	47.817139
2019	19M03	Mixed	50.4	28.2	21.4	-1.2681302	48.0120407
2019	19M04	Mixed	55.6	44.4		-1.3840705	48.0096266
2019	19M05	Mixed	44.4	55.6		-1.304354	47.9847298
2019	19M06	Mixed	69.2	30.8		-1.6958126	47.8206785
2019	19M07	Mixed	67	33		-1.9499059	47.9500683
2019	19M08	Mixed	65.6	25.8	8.6	-1.9812836	47.9182057
2019	19M09	Mixed	50	50		-1.6049649	47.9473774
2019	19M10	Mixed	66.6	33.3		-1.9524023	47.9533762
2019	19M11	Mixed	48.3	48.3	3.4	-2.1285779	47.7753952
2019	19M12	Mixed	48.3	48.3	3.4	-2.1561067	47.7774689
2019	19M13	Mixed	48.3	48.3	3.4	-2.155472	47.7568198

S2: Cartographic representation of the sampled fields in 2018 (crosses) and 2019 (dots) of cereal crop fields (in red) and mixed crop fields (in blue).



S3: Parasitoid measurements

To understand if the higher proportion of generalists in mixed crops could be explained by their larger size, the hind tibia length (which is a good estimator of full body size in insects (Godfray, 1994)) of the main generalist *A. ervi* and the specialist *A. rhopalosiphi* from both crop types was measured. Females *A. ervi* that either developed on *S. avenae* from mixed crops, on *S. avenae* from cereal crops, or on *A. pisum* (i.e. from mixed crops) and females *A. rhopalosiphi* that either developed on *S. avenae* from mixed crops and *S. avenae* from cereal crops were photographed using a Perfex SLED-722 binocular loupe connected to an Infinity 3 camera (N=30), and hind tibia length (± 0.01 mm) was measured with an image analysis software (ImageJ v 1.8.0). The hind tibia length of the mummified aphids from which originated the parasitoid individuals was also measured to take into account the effect of aphid size on parasitoid size (Cohen et al., 2005). The effect of the aphid host species (*A. pisum* or *S. avenae*) on *A. ervi* size was analysed with a Student test. The effect of resource diversification on *A. ervi* and *A. rhopalosiphi* sizes was analysed with a linear model depending on their aphid host size, the parasitoid species and the crop type. For this analysis, a type I anova (*anova* function) was achieved to remove the effect of host size and parasitoid species on the effect of crop type.

Aphidius ervi individuals were significantly larger when they developed on *A. pisum* compared to when they developed on *S. avenae* (Student test: $t=7.15$; $df=63.4$; $p<0.001$). Nevertheless, crop type did not affect parasitoid size for neither *A. ervi* that developed on *S. avenae* nor *A. rhopalosiphi* ($F=0.11$; $df=1$; $p=0.735$). *Aphidius ervi* individuals developing on *S. avenae* were significantly larger (0.807 mm ± 0.089 (mean \pm standard error)) than *A. rhopalosiphi* individuals (0.716 ± 0.071) ($F=35.04$; $df=1$, $p<0.001$), even when removing the variability due to aphid size ($F=26/65$; $df=1$; $p<0.001$). *Sitobion avenae* mummies had a similar size whatever the parasitoid species that developed inside them and the crop type (Parasitoid species: $F=3.07$; $df=1$; $p=0.082$; Crop type: $F=0.82$; $df=1$; $p=0.37$).

Cohen, J.E., Jonsson, T., Muller, C.B., Godfray, H.C.J., and Savage, V.M. (2005). Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationships. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 684–689.

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

Table S4: Mean value \pm Standard error of calculated parasitoid diversity and foodweb complexity indices in 2018 and 2019 in both crop types, and at the three growth periods in 2019 (P1: cereal elongation; P2: cereal heading; P3: cereal ripening).

<i>Index</i>	2018		2019	
	Cereal crop	Mixed crop	Cereal crop	Mixed crop
<i>Parasitoid diversity</i>	0.946 \pm 0.0846	1.014 \pm 0.081	P1: 0.800 \pm 0.052 P2: 1.000 \pm 0.041 P3: 0.788 \pm 0.100	P1: 0.856 \pm 0.082 P2: 1.062 \pm 0.052 P3: 0.956 \pm 0.081
<i>Connectance</i>	0.688 \pm 0.052	0.674 \pm 0.064	P1: 0.708 \pm 0.031 P2: 0.817 \pm 0.044 P3: 0.750 \pm 0.035	P1: 0.652 \pm 0.039 P2: 0.803 \pm 0.042 P3: 0.689 \pm 0.027
<i>Interaction evenness</i>	0.0711 \pm 0.041	0.712 \pm 0.050	P1: 0.731 \pm 0.019 P2: 0.781 \pm 0.027 P3: 0.548 \pm 0.037	P1: 0.673 \pm 0.021 P2: 0.775 \pm 0.021 P3: 0.580 \pm 0.044
<i>Generality</i>	1.678 \pm 0.100	1.591 \pm 0.159	P1: 2.089 \pm 0.111 P2: 1.853 \pm 0.103 P3: 1.317 \pm 0.063	P1: 1.913 \pm 0.157 P2: 1.765 \pm 0.087 P3: 1.294 \pm 0.066
<i>Vulnerability</i>	2.215 \pm 0.154	2.303 \pm 0.142	P1: 1.943 \pm 0.088 P2: 2.570 \pm 0.096 P3: 2.268 \pm 0.163	P1: 1.913 \pm 0.116 P2: 2.620 \pm 0.123 P3: 2.477 \pm 0.207

CHAPITRE 2

Partage de la ressource au sein d'une guilde de pollinisateurs : cas de cultures monospécifiques de fleurs sous forte pression d'abeilles domestiques

Article publié dans Acta Oecologica en juin 2020.

Contexte de l'étude

L'entreprise Yves Rocher possède 60 ha de terres utilisées pour la production de fleurs. Une collaboration avec un apiculteur local a permis la mise en place d'environ 250 ruches d'abeilles domestiques réparties sur tout le site de production (soit environ 10 ruches par km²). L'objet de ce chapitre provient directement de deux problématiques de l'entreprise : (1) Les cultures permettent-elles de favoriser les pollinisateurs sauvages ? Si oui, lesquels ? ; (2) Y a-t-il trop de ruches d'abeilles domestiques pour permettre la coexistence avec des espèces plus rares ?

Dû à une faible force de réplication sur le site d'étude et à une abondance similaire d'abeilles domestiques dans toutes les parcelles, il n'a pas été possible de tester expérimentalement l'effet de fortes abondances de l'abeille domestique sur les assemblages de pollinisateurs dans les champs de fleurs. Néanmoins, une étude descriptive de la communauté de pollinisateurs et de l'utilisation spatio-temporelle a été mise en place, car l'utilisation des cultures à floraison massive par les pollinisateurs sauvages reste peu étudiée, et en particulier à différentes échelles spatio-temporelles, durant la période estivale et sur des cultures peu connues. L'échantillonnage et l'identification des pollinisateurs ont été réalisés grâce à un partenariat avec le GRETIA (Groupe d'Etude des Invertébrés Armoricaïns) et financés par la Fondation Yves Rocher.

Une publication scientifique a été rédigée suite à une invitation de la revue Acta Oecologica aux membres du Groupement de Recherche Pollinéco.

Résumé

L'introduction massive de ruches d'abeilles domestiques dans les milieux agricoles pour polliniser les cultures est critiquée pour son risque sur les populations sauvages de pollinisateurs. Le rôle des cultures à floraison massive dans la coexistence des espèces de pollinisateurs est néanmoins peu connu.

Nous avons étudié l'utilisation spatio-temporelle d'une guilda de pollinisateurs dominée par l'abeille domestique dans deux cultures monospécifiques de fleurs, le bleuet (*Centaurea cyanus*) et l'arnica (*Arnica chamissonis*). La communauté de pollinisateurs était largement composée d'espèces généralistes, et l'abeille domestique représentait 71% des visites de fleurs. Les pollinisateurs différaient dans leur utilisation spatio-temporelle des ressources. Alors que les abeilles domestiques utilisaient principalement les ressources florales, les abeilles sauvages utilisaient abondamment les ressources extra-florales du bleuet, et étaient préférentiellement proches des bordures de parcelles. Les syrphes différaient quant à eux dans leur exploitation temporelle des ressources, avec de plus grandes abondances le matin, lorsque les abeilles domestiques étaient moins abondantes. De plus, une régression négative entre les abondances de syrphes et d'abeilles domestiques, indépendante de la température, suggère une exclusion des syrphes lorsque beaucoup d'abeilles sont présentes. Le partage spatio-temporel observé pourrait donc être un mécanisme de limitation de la compétition par exploitation et interférence avec les abeilles domestiques. Notre étude, bien que corrélative seulement, soutient les théories concernant le risque compétitif de l'abeille domestique sur les pollinisateurs sauvages via un déplacement de ces derniers. Les cultures à floraison massive, par leur attraction importante des abeilles domestiques, ne sont pas suffisantes pour soutenir les populations de pollinisateurs sauvages, même généralistes, et d'autres habitats complémentaires doivent être mis en place autour des parcelles cultivées.

Resource partitioning among a pollinator guild: a case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure

Emma Jeavons^{1,2}, Joan van Baaren¹, Cécile Le Lann¹

¹Université de Rennes 1, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes

²Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher, La Croix des Archers, 56200 La Gacilly

Corresponding author: emma.jeavons@ntymail.com

Acta Oecologica, Elsevier, 2020, 104, pp.103527,
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103527>

Abstract

Resource partitioning is a key ecological mechanism allowing species sharing similar resources to limit competition and coexist. Pollinator communities in European agricultural landscapes are ideal models to study resource partitioning, as floral resources are often limited and honeybees, potential competitors, are widespread. Mass-flowering crops can provide abundant resources to pollinators, but spatio-temporal exploitation and resource use by wild pollinators in the presence of a managed competitor is poorly studied. Understanding how wild flower-visiting insects can exploit resources provided by crops under high honeybee abundances is primordial to tailor our management strategies to the conservation of those beneficial insects. In this study, we explored the spatio-temporal resource exploitation of four pollinator morphogroups (the honeybee *Apis mellifera*, small wild bees, large wild bees and hoverflies) on two uncommon monospecific summer flower crops (cornflower and arnica) in an environment containing a high density of honeybee hives. Our results showed that *Apis mellifera* was the dominant flower visitor; wild pollinators were also present, but most of them were common and generalist foragers. Moreover, results demonstrated a differential use of the flower crops by the four morphogroups: hoverflies foraged earlier in the day compared to honeybees, and wild bees exploited preferentially cornflower extrafloral nectaries, which are spatially separated from the flowerheads, while honeybees preferred floral resources. Intensive extrafloral nectar visitation by wild bees was a surprising result and may be a mechanism limiting exploitative and interference

competition with honeybees. Our study urges to consider simultaneously the quality of the flowers to implement and the potentially negative outcomes of intensive beekeeping practices to sustain wild pollinator communities in agroecological landscapes.

Key-words: Competition; *Apis mellifera*; wild pollinators; Syrphidae; *Centaurea cyanus*; *Arnica chamissonis*

1. Introduction

The concept of guild is central in community ecology: as defined by Root (1967), a guild is a group of species exploiting the same class of resources in a similar way but that are not necessarily close taxonomically (Simberloff and Dayan, 1991). Species in the same guild are thus predicted to interact in a competitive way, and their coexistence in a similar habitat with limited resources can mostly be possible by niche differentiation (Levine and HilleRisLambers, 2009; Macarthur and Levins, 1967; Tilman, 1982). This differentiation, called resource partitioning, can result from morphological, behavioral and physiological specializations, leading to a differential resource use and therefore to a reduction of competition (Walter, 1991). Several types of ecological differences can lead to resource partitioning through evolutionary adaptations: (i) specialization on distinct resources (Macarthur and Levins, 1967; Tilman, 1982); (ii) differential temporal use of the resource: for instance delayed phenology between species of the same guild allows a temporal partition of the resource across the year, (Losey and Denno, 1999); or (iii) differential spatial use of the resource: for instance ground-dwelling predators and foliar-dwelling predators can predate on the same prey but forage at different places (Losey and Denno, 1998). This coevolution of competitors was called the “ghost of competition past” by Connell (1980). Alternatively, avoiding competition can occur in the short term by plastic responses to the presence of a superior competitor: an inferior competitor can maintain locally through differential resource exploitation strategies, such as displacement on another resource (Fründ et al., 2013; Goulson, 2003), temporal displacement (such as foraging at different hours of the day (Santos and Absy, 2012)) and/or spatial displacement (such as avoiding resource patches where the competitor is present (Almohamad et al., 2008)). In these cases, the foraged resource may be less profitable, and

plastic partition could lead to decreased fitness of the inferior competitor (Bowers, 1985; Goulson, 2003).

Pollinator guilds are interesting groups to study resource partitioning. While pollinating insect populations are declining worldwide due to multiple factors (habitat fragmentation, plant diversity loss, pathogens, climate change etc.) (Biesmeijer, 2006; Potts et al., 2010), requirements for crop pollination services has increased in the recent years (Aizen et al., 2008; Garibaldi et al., 2011). Faced with this growing concern, addition of managed bees such as the honeybee *Apis mellifera* L. (but also some bumblebee species *Bombus spp.*, or solitary species *Osmia spp.* etc.) has become a widespread practice to ensure pollination of entomophilous crops (Aizen and Harder, 2009). Nevertheless, some studies have warned that this practice could impact wild flower-visitor communities through direct competition for pollen and nectar resources (Henry and Rodet, 2018; Lindström et al., 2016; Magrach et al., 2017; Steffan-Dewenter and Tschardt, 2000). Although *Apis mellifera* and other flower-visiting insects have coexisted in Europe since the Neolithic, decreased availability of floral resources during the last century (Baude et al., 2016; Carvell et al., 2006; Kleijn and Raemakers, 2008; Robinson and Sutherland, 2002) has affected their interactions at both the local and the landscape scales (Herbertsson et al., 2016). Honeybees are highly efficient pollen and nectar foragers: they tend to concentrate on the most profitable resource and, due to their high numeric superiority and their ability to communicate the location of profitable patches, they can seriously diminish resource availability to other flower-visiting insects (Cane and Tepedino, 2016; Steffan-Dewenter and Tschardt, 2000). Nevertheless, actual evidence of competitive interactions between honeybees and other flower-visiting insects are still scarce (Wojcik et al., 2018). Particularly, effect of honeybees on wild pollinators is often studied with hives introduced for short periods (e.g. Henry and Rodet, 2018; Lindström et al., 2016). Long-term hive introduction may have different effects on wild populations with greater competition when resource become scarcer (e.g. during summer, see Couvillon et al., 2014b).

In agricultural landscapes, mass-flowering crops, characterized by a highly abundant production of floral resources for a brief period, have a major role in structuring pollinator communities (Holzschuh et al., 2011, 2013; Westphal et al., 2003). While honeybees are highly attracted to mass-flowering resources (Rollin et al., 2013), many other insects such

as wild bees, bumblebees or hoverflies, also forage on these patches (e.g. Lindström et al., 2016; Stanley and Stout, 2014). Understanding how mass-flowering crops mediate interactions among flower visitors at the local scale is thus particularly relevant, although poorly studied (but see Lindström et al., 2016). First, mass-flowering monospecific crops may select for generalist flower foragers and certain specialist species of that resource, whereas other species may be filtered out. A high honeybee density inducing competition for floral resources could also favor generalist species, which are considered more resilient to biotic stresses. Moreover, other flower visitors may differ in their spatio-temporal resource exploitation compared to the honeybees' to limit competition. Temporal partitioning during the day is often linked to thermal preferences of flower-visiting insects. Honeybees are known to forage most at midday and in the afternoons, when temperatures are the warmest (Corbet et al., 1993). Wild bees and hoverflies daily activity appears to be depending on body size, with larger species foraging earlier (at lower temperatures) (Hoehn et al., 2008; Willmer, 1983). As bigger individuals need to acquire more resources, this strategy is suggested to be optimal to avoid competition. Partitioning can also happen at different spatial scales. The amount of resources provided by a mass-flowering crop field can be heterogeneous within the field. For instance, flower density is often higher in the field center than in the borders (Le Féon, 2010). Moreover, borders can represent visual ruptures and are closer to alternative habitats (i.e. other floral resources or nesting sites), so they may have different attractiveness to different flower visitors. Partitioning could also differ depending on resource type and its location on the plant, though it has rarely been demonstrated (but see Hoehn et al. 2008 for an example of spatial partitioning depending on flower height). Apart from nectar and pollen produced in the flowerhead, many plants also provide other resources, such as extrafloral nectar (EFN), in dedicated structures (Bentley, 1977). EFN is a sugar-rich liquid, easily accessible including to insects with short mouthparts (Géneau et al., 2013; van Rijn and Wäckers, 2016). Considering different plant resources at different locations within a plant (i.e. floral and extrafloral) could help understanding mechanisms driving species coexistence and community structure (Rudgers and Gardener, 2004).

The present study aims at evaluating the spatio-temporal use of two mass-flowering monospecific crops in the summer by a community of pollinators at high honeybee densities. The presence of numerous honeybee hives settled for several years may have impacted the community of wild pollinators visiting the crops. First, we describe these

communities at a specific and functional point of view. Second, we evaluate if the different morphogroups differ in their temporal resource exploitation at the daily scale and in their spatial exploitation at the field scale (border vs center) and the plant scale (floral vs extrafloral). Third, we examined the relationship between honeybee abundances and other flower visitor abundances. The model flowering crops used were cornflower (*Centaurea cyanus* L, 1753) and arnica (*Arnica chamissonis* Less, 1831). Both species are entomophilous plants, but little is known about their attractiveness and resource provision to pollinators, especially as mass-flowering crops. Cornflower produces extrafloral nectar on the sepals (Géneau et al., 2013) which allowed to study differential spatial exploitation of resources at the plant scale. *Arnica chamissonis* is expected to be more and more cultivated in the following years in replacement to *Arnica montana* (Kowalski et al., 2015), therefore the effect of arnica fields on insect populations is interesting to analyse. As the effect of mass-flowering crops on pollinators is mainly examined in spring, focusing on the summer period may also provide new insights on different pollinator communities and under different abiotic (e.g. climatic) and biotic (e.g. low resource availability) conditions.

We expect that 1) remaining wild insects should be common and generalist flower foragers. 2) Moreover, wild pollinators exploiting the same resource than honeybees should modify their temporal and/or spatial exploitation. More precisely, we expect 2a) wild bees and hoverflies to forage in the mornings and evenings, while honeybees will forage preferentially at the warmest moments of the day. Differential spatial exploitation can also be expected at the field scale, with 2b) hoverflies and wild bees foraging on the border of the fields, where flower densities are expected to be lower and semi-natural habitats closer, while honeybees would forage preferentially at the highest flower densities (which is expected to be in the centre of the field). We also studied spatial exploitation at the plant scale on cornflower, with a possible differential use of the floral and extrafloral resources: 2c) wild insects may be excluded from floral resources by honeybees and forage preferentially on extrafloral resources. 3) Finally, we expect that, if there is a differential use of the resources among groups, the abundance of wild pollinators should decrease with the abundance of honeybees.

2. Material and methods

2.1. Study site

The study was conducted in the fields of the cosmetic company Yves Rocher in La Gacilly (Brittany, France, GPS coordinates: 47.775361, -2.134265; altitude of 26 m above sea level, oceanic temperate climate) during July and August 2018. Landscape surrounding the studied mass-flowering crops is characterized by small-scale livestock farming, with mainly wheat crops, maize crops and grasslands representing 75% of agricultural land-use (Dervenn, 2013). Several other mass-flowering crops are also present such as oilseed rape (5%) and flower fields cultivated for cosmetic use, but none were flowering at this time of the year. A fairly dense hedgerow network connects agricultural areas to woody sectors and wetlands (Dervenn, 2013). During the survey season, spontaneous flowering resources mainly consisted in *Rubus spp.* and *Castanea sativa* (Dervenn, 2013).

Two cultivated flower species of the Asteraceae family were studied: cornflower (*Centaurea cyanus* L, 1753) and arnica (*Arnica chamissonis* Less, 1831). Cornflower produces blue flowerheads with tubuliform 2.6 mm deep flowers (van Rijn and Wäckers, 2016). From two weeks before flowering until senescence of the flower, cornflower secretes extrafloral nectar droplets on the sepals (Géneau et al., 2013). Arnica flowers are yellow tubuliform and liguliform flowers, producing pollen and nectar (Youngken and Wirth, 1947). The two crops flowered simultaneously at the end of July/beginning of August and at the end of August. Fields were harvested two to three weeks following the beginning of flowering, which limited the number of temporal replications. Two cornflower fields were surveyed during the first flowering period and two others during the second flowering period due to a later flowering period (field sizes and sampling dates are given in Table 1). Two arnica fields were surveyed during the first flowering period, one of which reflowered at the end of August (i.e. only one arnica field could be sampled during the second flowering). Minimal distance between replicated fields was 2.3 km (following Brittain et al., 2013a). As flower production was organic, weeds in the field were removed mechanically and manually and no chemical treatment was applied. Field borders are herbaceous and undisturbed.

The site was also characterized by the presence of a high number of honeybee hives: approximately 250 hives were settled in the study area (12 apiaries composed of 5 to 40 hives, and distant of less than 2 km from one another). Studied fields were always at less

than 500 m to an apiary. The mean flight distance of honeybee workers being of several kilometres depending on the landscape (Beekman and Ratnieks, 2000; Hagler et al., 2011; Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003), the abundance of honeybees at one site is considered to be only due to the attractiveness of the resource, with no effect of the distance to the hive.

Temperatures and rainfall were recorded every 30 minutes by a weather station on site (see Table 1 for mean climatic conditions for each sampling day and Fig. S1 in the Supporting Information for daily variations of temperatures).

Table 1. Number of fields, field size, sampling dates for pollinator diversity analyses and survey dates of pollinator abundances on cornflower and arnica at the two flowering times, with climatic conditions (mean temperature, minimal temperature, maximal temperature and rainfall).

		Pollinator diversity			Pollinator abundance and spatio-temporal resource exploitation			
		Method: coloured pan traps – 48h			Method: transect walks – 2 per field at 5 time slots (or 4 when*)			
	Field	Size (ha)	Sampling dates	Tmean (°C) (Tmin – Tmax)	Rain (mm)	Survey dates	Tmean (°C) (Tmin – Tmax)	Rain (mm)
Cornflower	First flowering	A	17-19/07/2018	19.9 (13.5 – 27.8)	0			
				23-25/07/2018	23.1 (13.1 – 32.1)	0	23/07/2018*	23.1 (13.1 – 31.1)
			26-30/07/2018	20.0 (13.5 – 30.1)	19.8	01/08/2018	19.7 (12.7 – 26.6)	0
			30-01/08/2018	20.0 (12.7 – 26.6)	0.4	06/08/2018	27 (15.7 – 34.2)	0
			04-06/08/2018	NA	0			
			B	0.2	23-25/07/2018	23.1 (13.1 – 32.1)		23/07/2018*
	30-01/08/2018	20.0 (12.7 – 26.6)			0.4	01/08/2018*	19.7 (12.7 – 26.6)	0

	Second flowering	C	1	22-24/ 08/2018	18.6 (11.8 – 28.8)	0.4	22/08/2018	21.2 (15.5 – 28.8)	0	
				27-29/ 08/2018	18.6 (8.8 – 28.7)	11.4	27/08/2018	19.1 (12.8 – 23.8)	0.2	
		D	0.6	22-24/ 08/2018	18.6 (11.8 – 28.8)	0.4	24/08/2018	16.2 (11.8 – 21.1)	0.2	
				27-29/ 08/2018	18.6 (8.8 – 28.7)	11.4				
	Arnica	First flowering	E	2.6	17-19/ 07/2018	19.9 (13.5 – 27.8)	0	18/07/2018*	19.7 (13.5 – 27.8)	0
					23-25/ 07/2018	23.1 (13.1 – 32.1)	0	25/07/2018*	22.1 (14.5 – 29.9)	0
F			1	17-19/ 07/2018	19.9 (13.5 – 27.8)	0	18/07/2018*	19.7 (13.5 – 27.8)	0	
				23-25/ 07/2018	23.1 (13.1 – 32.1)	0				
Second flowering		E	2.6	22-24/ 08/2018	18.6 (11.8 – 28.8)	0.4	24/08/2018	16.2 (11.8 – 21.1)	0.2	
				27-29/ 08/2018	18.6 (8.8 – 28.7)	11.4	29/08/2018	17.6 (14.4 – 20.9)	11.2	

2.2. Pollinator specific diversity

To assess pollinator specific diversity visiting cornflower and arnica fields, three pairs of coloured pan traps (white-yellow, white-blue and blue-yellow) were installed in the middle of each field with a minimal distance of 20 m between each trap. Samplings were performed during the peak of the flowering period of each crop on dry and sunny days (Table 1). Pan traps were filled with water, soap to break the surface tension, and salt for insect conservation. The traps were active for 48h and insects were collected and stored in alcohol. Apiforms and Syrphidae were identified to the species level by a specialist (Maël Garrin – GRETIA).

Ecological traits of the captured species were provided by specialists David Genoud and Stuart Roberts for Apiforms (size, tongue length, status, lecty), and Maël Garrin for Syrphidae (status, habitat specialisation) (see Table S1 in the Supporting Information).

2.3. Pollinator abundances and spatio-temporal resource exploitation

On each crop, flower visitor abundance was estimated during dry and sunny conditions with low wind speed ($<2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (Brittain et al., 2013b) along 50 m-long transect walks that were observed for 20 minutes. To assess temporal resource exploitation, surveys were performed at four or five time slots during the day: from 8h30 to 10h30 (hereafter called “Morning”), from 11h30 to 13h30 (“Noon”), from 14h30 to 16h30 (“Afternoon”), from 17h30 to 19h30 (“End of afternoon”) and from 20h30 to 21h30 (“Evening”; this data was not sampled everytime, see “*” in Table 1). To assess spatial resource partitioning at the field scale, two transects per field were carried out simultaneously, in the same direction (with the sun facing to avoid casting shade on the transect), one near the border (0 to 1 meter in the crop) and one in the centre of the field (minimum of 10 m from the field border and up to 50 m depending on the size of the field (Table 1)). Field borders were herbaceous and chosen to be next to another field (unflowered) or next to a road. For spatial resource partitioning within a plant, the flower part on which the pollinator was foraging was recorded for cornflower, i.e. flower (where floral nectar and pollen are produced) or sepals (where extrafloral nectar is secreted). Sampling dates are summarized in Table 1. Flower-visiting insects were visually categorized in morphogroups: *Apis mellifera* group (honeybees) *Bombus spp* group, wild bees smaller than 1 cm (hereafter called “Small bees”), wild bees bigger than 1 cm (“Large bees”), and hoverflies (Le Féon, 2010). As very few bumblebees were observed, they were finally discarded from the analyses.

At each sampling date, flower density was estimated by counting the number of opened inflorescences in three 1 m^2 quadrats on the field border, and three others in the field centre (Carreck and Williams, 1997).

2.4. Statistical analyses

Statistical analyses were performed with RStudio version 1.2.1335 (RStudio Team, 2018) using Generalized Linear Mixed-effect Models (GLMM) or Generalized Linear Models (GLM). Significance of each variable was tested by comparing the full model to the null

model with a type II analysis of variance (“Anova” function from the “car” package (Fox and Weisberg, 2019) which performs Wald chisquare tests), and all models were simplified by removing one by one interactions and variables that were not significant (p -value $> 0,05$). Post-hoc tests were performed to identify the effect of each treatment modality with the “emmeans” package (Lenth, 2019). All graphs were performed with “ggplot2”, “plyr” and “reshape2” packages (Wickham, 2007, 2011, 2016).

Pollinator visitation of cornflower and arnica crops: Separate GLMMs were performed for each morphogroup. Due to highly over-dispersed data, models were fitted with a quasi-poisson distribution (“glmmPQL” function from the “MASS” package (Venables and Ripley, 2002), link function is “log”). The abundance of each morphogroup was explained by the flower visiting period (first vs second flowering period), the flower crop (cornflower vs arnica) and the interaction, while the date was used as a random factor.

Differential spatio-temporal resource exploitation: Similarly, quasi-poisson GLMMs were performed for each morphogroup. To assess daily temporal resource exploitation, the abundance of each morphogroup was explained by the time slot, the flower species and the interactions between both. To compare resource exploitation at the field scale, abundances were explained by the transect location (center of the field vs border), flower density (the mean number of flowers per m^2), the time slot and the surveyed field, and the interactions of the time slot with the transect location and the time slot with flower density. Effect of transect location and surveyed field on flower density were also analysed with a linear model (“lm” function). To assess resource exploitation at the plant scale, the abundance of each morphogroups was evaluated depending on the resource location within the plant (flower or the extrafloral nectaries), the time slot, the interaction between both, and the sampled field. The sampling date was taken as a random factor in each model. Each model was replicated at both flowering periods (except for small and large bees, which were only analysed with the first flowering dataset because their abundance was too low during the second flowering to be analysed). Temperature was not included in these models because it was highly affected by the time slot (Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 39.8$, $df = 4$, p -value < 0.001).

Effect of honeybee abundance on wild pollinator abundances: The abundance of small bees, large bees and hoverflies were analysed depending on honeybee abundance using a linear regression (“glm” function with a Poisson distribution error). As temperature could act as

a confounding factor driving each group abundance, it was included as a first covariable in the model, and a type I analysis of variance table was computed to remove the effect of temperature on the effect of honeybee abundance on the variations of wild bee/hoverfly abundances. Similarly, models were replicated for both flowering periods for hoverflies, and only for the first flowering period for bees.

3. Results

3.1. Pollinator visitation of cornflower and arnica fields: general abundances and diversity

A total of 6569 pollinators were surveyed during the transect walks, including 5225 honeybees. Independently of the flowering period or the flower species, *Apis mellifera* was always the most abundant group visiting the flower crops: on cornflower, they represented 82.5% of the flower visitors during the first flowering, and 77.7% during the second flowering, on arnica 72.9% during the first flowering and 76.7% during the second flowering (Fig.1). Hoverflies were the second most abundant group on arnica (25.2% during the first flowering and 12.9% during the second flowering), and small wild bees represented 12.6% of the flower visitors on cornflower during the first flowering.

The abundance of *A. mellifera* was higher during the first flowering compared to the second ($\chi^2=22.7$, $df=1$, $P<0.001$) with no significant difference between the two flower species (Fig. 1). Small wild bees were more abundant on cornflower ($\chi^2=7.49$, $df=1$, $P=0.006$) and during the first flowering ($\chi^2=4.41$, $df=1$, $P=0.04$), such as large wild bees (interaction Flowering period – Flower species: $\chi^2=7.53$, $df=1$, $P=0.006$) (Fig. 1). In fact, wild bees were nearly absent during the second flowering : only 2 small wild bees were counted, and 10 large wild bees. For this reason, resource exploitation by wild bees was not analysed during the second flowering. Hoverflies were more abundant during the first flowering on arnica (interaction Flowering period – Flower species: $\chi^2=17.62$, $df=1$, $P<0.001$) with no difference between cornflower and arnica during the second flowering ($P=0.66$) (Fig. 1).

From the pan traps, 410 individuals were collected (excluding cleptoparasitic species) (see list of species, number of individuals captured, size, status and lecty in Table S1). 19

bee species were identified on cornflower, and 13 on arnica (Table S1). Among those species, 9 were in common. Halictids were the most abundant family. All bee species captured in the flower fields are polylectic species (i.e. generalist pollen foragers), except one species that is broadly oligolectic (i.e. specialist pollen foragers) on Asteraceae (*Hylaeus nigrinus*). They were all common (Least Concern status), except one (*Lasioglossum pygmaeum*) which is Nearly Threatened.

Regarding hoverflies, 12 species were collected, all unthreatened species of agricultural landscapes.

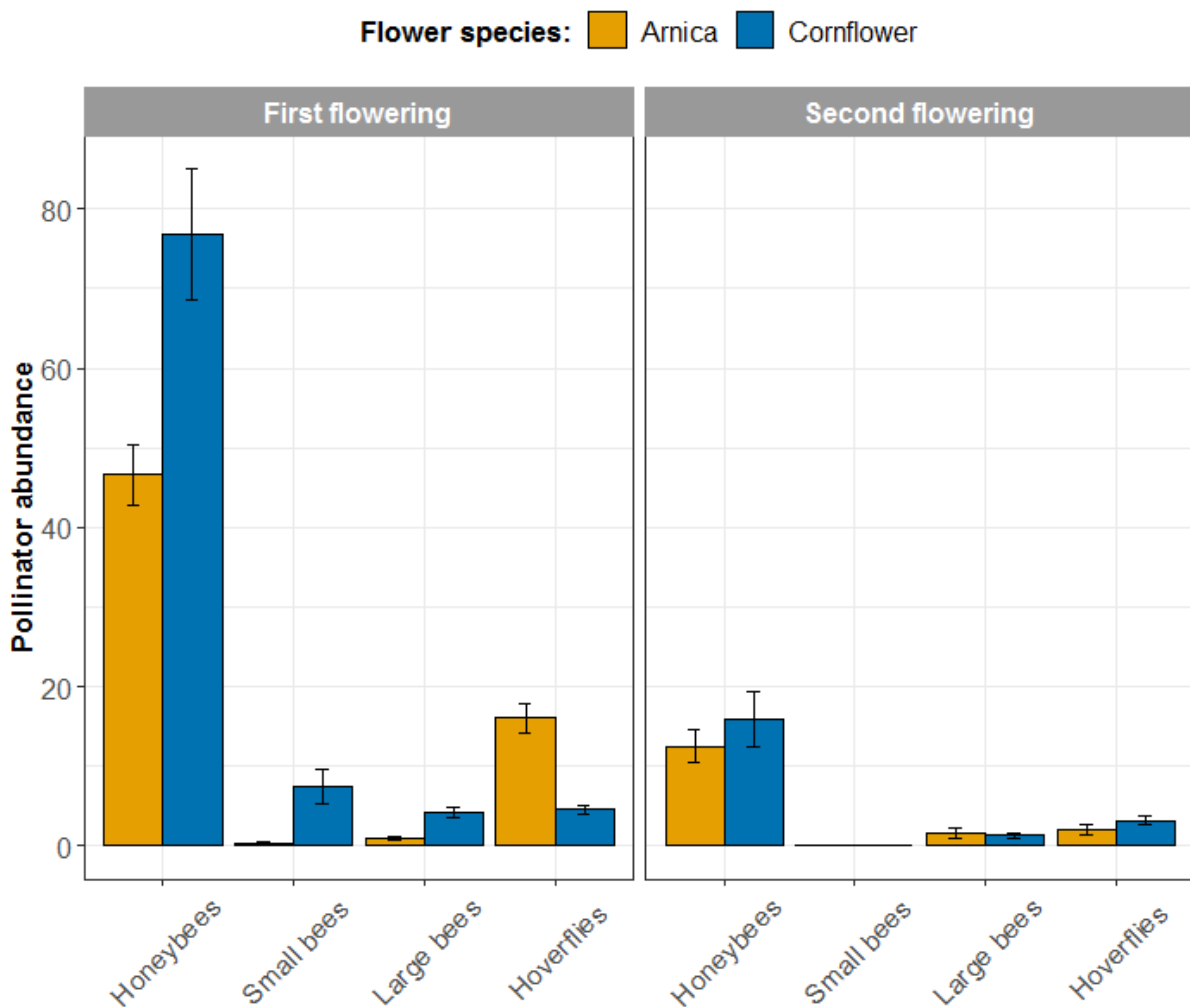


Figure 1. Mean pollinator morphogroup abundances sampled during a single transect, on two monospecific flower crops (arnica and cornflower), during the first and the second flowering. Error bars represent the standard deviation of the mean.

3.2. Do the different morphogroups differ in their resource exploitation?

Temporal resource exploitation in arnica and cornflower crops

During both flowering periods, honeybee abundances varied through the day on cornflower with significantly less honeybees in the morning ($P < 0.001$), whereas this variation was observed on arnica only during the second flowering (interaction Flower species – Time slot: $\chi^2 = 16.5$, $df = 3$, $P < 0.001$ during the first flowering, and Time slot: $\chi^2 = 32.3$, $df = 4$, $P < 0.001$ during the second flowering) (Fig. 2). Small wild bees were also affected by the time of the day on cornflower ($\chi^2 = 34.00$, $df = 3$, $P < 0.001$), being more abundant at the end of the afternoon (Fig. 2). A similar pattern was observed for large wild bees ($\chi^2 = 21.89$, $df = 3$, $P < 0.001$) (Fig. 2). During the first flowering, hoverflies were more abundant on arnica than on cornflower at any time of the day ($\chi^2 = 92.76$, $df = 1$, $P < 0.001$), and were more abundant during the morning than in the rest of the day ($\chi^2 = 53.93$, $df = 3$, $P < 0.001$) (Fig. 2). During the second flowering, hoverflies were more abundant at midday on arnica only (interaction Time slot – flower species: $\chi^2 = 10.7$, $df = 3$, $P = 0.03$) (Fig 2).

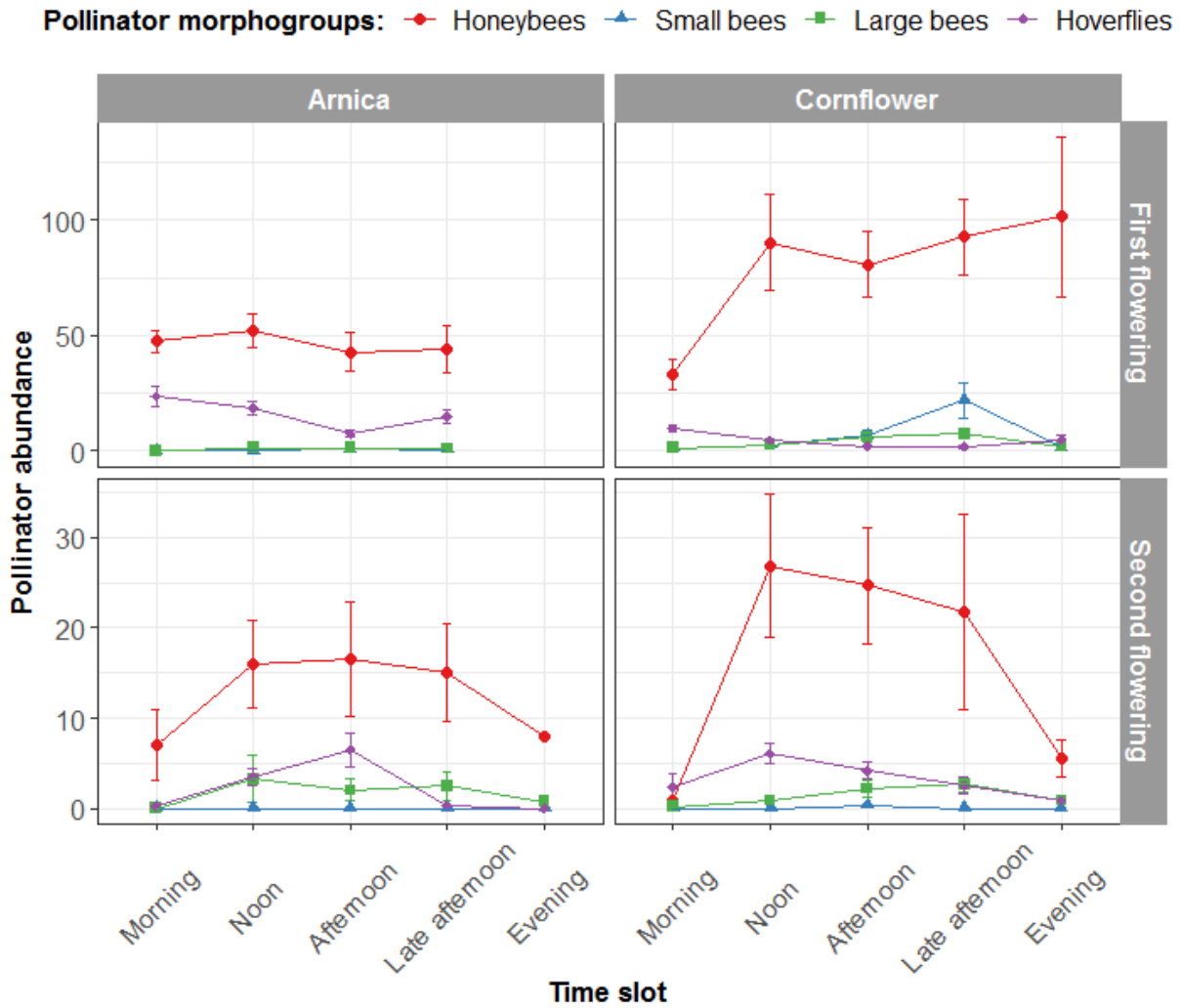


Figure 2. Temporal pattern of arnica and cornflower visitation by the four morphogroups at the two flowering periods. Error bars represent the standard deviation of the mean.

Resource exploitation at the field scale: border vs center and flower density

Apis mellifera exploited the flowers equally in the border and centre of the field during the first flowering ($\chi^2=0.25$, $df=1$, $P=0.62$), whereas during the second flowering they were more abundant on the border ($\chi^2=12.80$, $df=1$, $P<0.001$). Flower density was positively associated with the number of honeybees at each time slot except in the morning during the first flowering (interaction Time slot – Flower density: $\chi^2=16.29$, $df=4$, $P=0.003$), and during the second flowering it was positively associated regardless of the time of day ($\chi^2=51.43$, $df=1$, $P<0.001$).

During the first flowering period, the abundance of small wild bees was positively affected by the flower density ($\chi^2=4.84$, $df=1$, $P=0.028$) and location in the field in interaction with the time of the day ($\chi^2=13.54$, $df=4$, $P=0.009$). There were significantly more small wild

bees on the border in the end of the afternoon ($P < 0.001$). The abundance of large wild bees was only affected by flower density ($\chi^2 = 5.4$, $df = 1$, $P = 0.02$), with a higher abundance when the density of flowers increased.

During the first flowering, hoverfly abundance was positively affected by flower density in the afternoon and end of afternoon ($\chi^2 = 16.13$, $df = 4$, $P = 0.003$), but not by transect location ($\chi^2 = 0.25$, $df = 1$, $P = 0.62$). On the contrary, it was negatively affected by flower density during the second flowering ($\chi^2 = 26.30$, $df = 4$, $P < 0.001$). At this period, hoverflies were more abundant on the border in the mornings and ends of afternoons, and more in the center at midday ($\chi^2 = 29.8$, $df = 4$, $P < 0.001$).

For each morphogroup, the surveyed field had a significant effect on pollinator abundance. Flower density was higher in the center of the fields ($F = 4.38$, $df = 1$, $P = 0.038$), but also varied significantly depending on the surveyed fields ($F = 6.61$, $df = 3$, $P < 0.001$).

Resource exploitation on cornflower at the plant scale: extrafloral vs floral resource

Honeybees and hoverflies were significantly more abundant on the flowers than on the extrafloral nectaries at any time of the day and during both flowering periods (respectively $\chi^2 = 94.5$, $df = 1$, $P < 0.001$ and $\chi^2 = 46.1$, $df = 1$, $P < 0.001$ during the first flowering, and $\chi^2 = 45.2$, $df = 1$, $P < 0.001$ and 0 hoverflies foraging on extrafloral nectaries during the second flowering) (Fig. 3). Large wild bees did not show any preferences ($\chi^2 = 2.0$, $df = 1$, $P = 0.16$), while small wild bees were significantly more abundant on extrafloral nectaries at any time of the day ($\chi^2 = 22.60$, $df = 1$, $P < 0.001$) (Fig. 3). Most of the small bees were from the Halictidae family (pers. obs.). Up to 72 individuals were observed foraging on extrafloral nectar during a 20 minute transect. All the results were independent of the time of the day (interactions with the time slot were not significant).

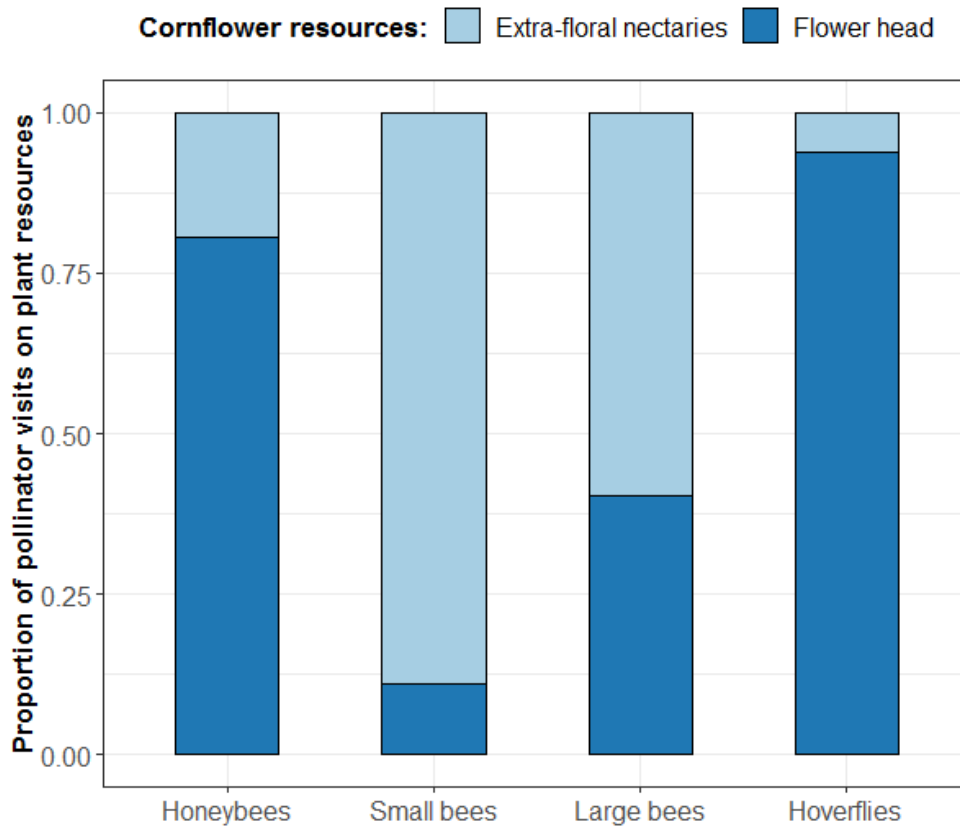


Figure 3. Proportion of each pollinator morphogroup visits on two cornflower resources: extrafloral nectaries and floral resources.

3.3. Does honeybee abundance influence wild bees and hoverfly resource exploitation?

The abundance of small wild bees was positively correlated to temperature and to honeybee abundance (respectively, $\chi^2=171.5$, $df=1$, $P<0.001$; $\chi^2=48.0$, $df=1$, $P<0.001$). Similar results were found for large wild bees (respectively, $\chi^2=65.7$, $df=1$, $P<0.001$; $\chi^2=49.4$, $df=1$, $P<0.001$). On the contrary, temperatures and honeybee abundance affected negatively hoverfly abundance (respectively, $\chi^2=132.6$, $df=1$, $P<0.001$; $\chi^2=6.1$, $df=1$, $P=0.01$) during the first flowering period (Fig. 4). See Fig. S2 in the Supporting Information for the effect of temperatures on each pollinator morphogroup abundance.

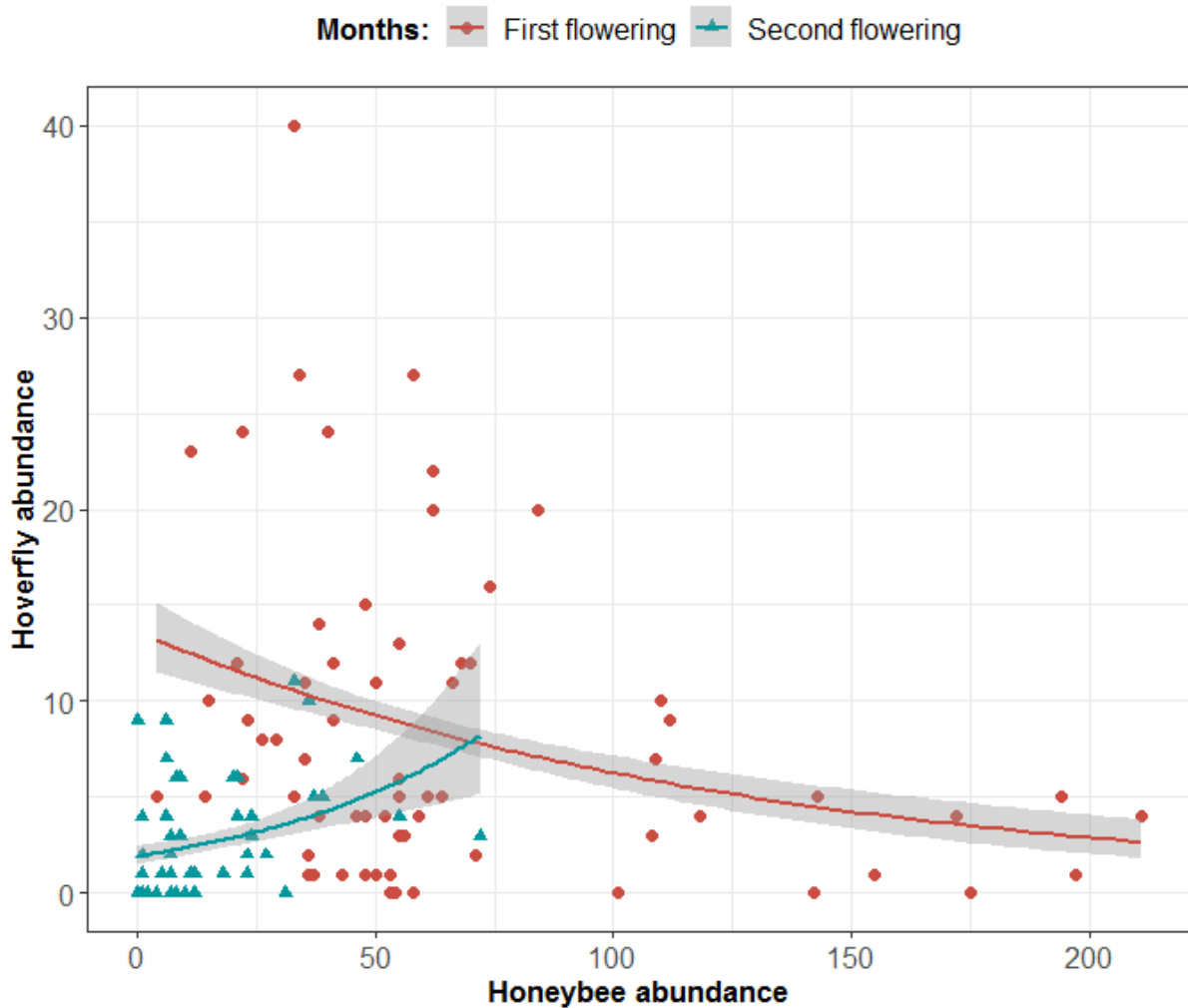


Figure 4. Hoverfly abundance depending on honeybee abundance during the first (red dots, data from 74 transects) and the second (blue triangles, data from 50 transects) flowering. Data was smoothed with a Poisson GLM (grey lines).

4. Discussion

The present study aimed at exploring the use of summer mass-flowering crops by a community of flower-visitors in an environment containing a high density of hives. As expected, the honeybee *Apis mellifera* was the most abundant flower visitor observed on the two flower crops. Nevertheless, despite this high density of honeybees, other wild insects were still found foraging on those crops. Several indices tend to indicate that the presence of honeybees resulted in effective competition. In agreement with our first hypothesis, sampled wild species were generalists. This study also demonstrated that different pollinators could co-occur due to differential resource exploitation at both temporal and spatial scales.

4.1. Pollinator visitation of summer mass-flowering crops under high honeybee pressure

Apis mellifera represented 79.5 % of observed pollinators foraging on cornflower and arnica, and 89.4% of observed bees. Studies that have found competitive effects of *A. mellifera* on other flower foragers had comparable relative abundances: e.g. in Lindström et al. (2016) honeybees represented 63.1% of pollinators on rapeseed; in Torné-Noguera et al. (2016), honeybees represent 61.2% of pollinator visits to rosmary (*Rosmarinus officinalis*); in Magrach et al. (2017), it was 67%; and in Henry et Rodet (2018), 93.3% of rosmary visits by bees were also made by *A. mellifera*. With regard to this literature, we can assume that abundances of *A. mellifera* in our study were high enough to induce competition.

As expected, wild pollinators visiting cornflower and arnica fields were mainly generalist foragers. Community composition and their ecological traits could be the result of several environmental filters excluding species or traits that cannot persist in this environment. Agricultural landscapes, with disturbances and reduced resources can act as a first filter. Polylectic bees have been shown to be less affected by agricultural disturbances than oligolectic bees (Palma et al., 2015; Williams et al., 2010). A second filter would be the incapacity to forage on cornflower and arnica plants: present individuals must thus be either generalist or specialized on Asteracea. Finally, high honeybee density inducing competition for floral resources could also be seen as an environmental filter which could explain the pool of species locally present. We could expect a filtering of ecological traits related to low competitiveness. Polylectic species may have enhanced foraging abilities in environments with scarce resources as they can shift on other resources (Palma et al., 2015). On the contrary, specialist foragers might be more affected by competition on their unique resource (Palma et al., 2015; Williams et al., 2010).

Other ecological traits could be impacted by agricultural landscape, crop resources and honeybee competition. For instance, bee size, measured with the inter-tegulae distance (ITD) can represent flight distance abilities (Greenleaf et al., 2007) and the quantity of nutritive requirements. Small-sized bees seem more affected by disturbances, probably due to their shorter flight range (Carrié et al., 2017; Palma et al., 2015). As Asteracea nectar is concealed into tubuliform flowers, large species (that usually have a longer tongue) are expected to be more able to forage on those flowers. Nevertheless, our study

showed that small-sized bees were the main wild bees foraging on cornflower fields, in both number of small species (14 out of 22 had an inter-tegular distance (ITD) < 2 mm, see Table S1) and in abundance of individuals foraging in the field (55% of wild bees). In a context of high competition, we can expect that small-sized bees, that require fewer resources for offspring production, might be favored in the community. Large-sized bees require more resources and can disperse on longer ranges, so they can be expected to be excluded from this environment and forage elsewhere (Williams et al., 2010). Therefore, large species could have been filtered by competition in our study, which also tends towards a competition between *A. mellifera* and wild pollinators. The very small numbers of bumblebees observed in our study support this hypothesis.

This study participates in increasing knowledge on arnica and cornflower visitation by different pollinator morphogroups. While honeybees did not show strong preferences for either of these crops, wild bees only scarcely visited arnica fields. Very little is known about the attractivity of *Arnica chamissonis* to nectar-foragers. In the Netherlands, Luijten (2001) observed that *Arnica montana* was mainly visited by hoverflies and honeybees, but scarcely by wild bees. *A. montana*, and *A. chamissonis* even more, may present compounds in the flowerheads (Kowalski et al., 2015) deterring wild bees which could explain their absence in arnica fields in our study. On the other hand, our study showed that *Arnica chamissonis* is very attractive to hoverflies, in accordance to Luitjen (2001), that preferred it to cornflower. Hoverflies were shown to be attracted to yellow flowers in laboratory experiments (Lunau, 1993; Sutherland et al., 1999) which could explain this foraging difference in the fields. Cornflower visitation by flower-visiting insects is more studied (though not in mass flowering situations) as it is a common spontaneous plant in agricultural landscapes which is also implemented in management vegetation schemes (Carreck and Williams, 2002; Comba, 1999; Hicks et al., 2016). Nevertheless, to the authors' knowledge, wild bee foraging on cornflower extrafloral nectaries had not been reported yet. Even more, Carreck and Williams (2002) observed no small bees foraging on cornflower. Our study showed that extrafloral nectar exploitation was a common behavior, especially within small Halictid bees, with 88.9% of small-sized bee cornflower visit being on extrafloral nectar.

Visitation of each flower crops was very contrasted between the two flowering periods. All groups, with the exception of *Bombus spp.*, saw their abundance drop during the

second flowering at the end of August compared to the first flowering at the end of July/beginning of August. Couvillon et al., (2014a, b) showed that honeybees foraged on longer distances in summer due to scarcer resources and returned significantly more often empty-handed in August. In most European agricultural landscapes, August is a seasonal challenge for flower foragers (Couvillon et al., 2014a), and the landscape in which our study is set is no exception: main resources present were *Casteanea sativa* and *Rubus spp.*, but only in small quantities (Dervenn, 2013). In such a context, competition for available flower resources may be greater (Couvillon et al., 2014a; Herbertsson et al., 2016). Further studies on the effect of landscape on interactions between wild and managed pollinators at resource shortage periods would greatly improve our understanding of impacts of beekeeping practices throughout the year. On the contrary, bumblebees, although very scarce, were more abundant during the second flowering period. The elevated temperatures during the first flowering (average temperature of 28.9°C in the afternoon) compared to the second one (22.4°C) (see Fig. S2) could be a plausible explanation as bumblebees are known to dislike temperatures above 28°C (Corbet & Fussell 1987). Interestingly, the high temperatures at the end of July and beginning of August did not seem to affect negatively the other bees, as they were positively affected by temperatures.

4.2. Do the different morphogroups differ in their spatio-temporal resource exploitation?

Temporal resource exploitation: Our results showed similar foraging pattern through the day between honeybees and wild bees. Honeybees were in low abundances during the morning and then increased during the rest of the day (followed by a diminution in the evening during the second flowering). Other bees had a peak of abundance at the end of the afternoon, around 6 PM. Thus, the temporal niche of all bees overlapped, showing no daily niche partitioning.

During the first flowering period, hoverflies were more abundant during the morning, i.e. when honeybees were the less abundant. No such effect was perceived during the second flowering, but abundances of both groups were much lower, reducing possible competition, when temperatures were lower. This temporal partitioning could then be either due to a plastic partition or to the lower thermal preferences of hoverflies. Indeed, hoverflies were observed foraging preferentially either during the mid-morning or at

noon in other studies (Gilbert, 1985; Maier and Waldbauer, 1979) suggesting that they prefer cooler temperatures.

Spatial resource partitioning at the field scale: In agreement with our hypothesis, small solitary bees foraged more on the field borders than in the centre. Nevertheless, it was not observed for large solitary bees. In fact, all bee abundances were positively affected by flower density, accordingly with the Ideal Free Distribution (Sutherland, 1983). Flower density is generally assumed to be lower on field borders than in the centre, because borders are more exposed to wind, pests, shade or competition with spontaneous vegetation (Dutilleul, 1993; Le Féon, 2010), and our study corroborates with this assumption. Therefore, small bees were likely observed on the border for another reason such as the proximity to their nests and their limited foraging range in relation to their small body size (Greenleaf et al., 2007). Hoverfly repartition in the field was not consistent across the two flowering seasons. They were more abundant on the borders during the second flowering but not during the first. Distance to field borders might not affect their abundance because the studied fields were generally small (see Table 1). Spatial exploitation at the field scale between wild bees, hoverflies and honeybees overlapped, suggesting no spatial resource partitioning.

Spatial resource partitioning at the plant scale: While temporal and field scale spatial overlap were identified, honeybees and wild bees differed drastically in terms of resource harvesting at the plant scale: honeybees used mainly the floral resources (either pollen or floral nectar), whereas wild bees, and especially small bees, exploited mostly the extrafloral nectar present on the sepals of open flowers and buds. While extrafloral nectar foraging by honeybees has been cited several times in the literature (as a non-preferred resource) (Bohart and Nye, 1956; Free, 1962), much less is known about utilization of non-floral sugar sources by wild bees and most examples are about honeydew exploitation (Bohart and Nye, 1956; Konrad et al., 2009; Müller et al., 1996). We observed up to 72 individuals foraging on cornflower extrafloral nectar, most individuals being Halictids. This result was very surprising as female wild bees usually feed on nectar while collecting pollen. Halictids are categorized as short-tongued bees (Michener, 2007; see Table S1), so females may show a preference to extrafloral nectaries due to a difficult access to floral nectar (cornflower corollas being 2.6 mm deep (van Rijn and Wäckers, 2016)). Nevertheless, cornflower pollen is easily accessible on the flowerheads. It thus

seems probable that wild bees were not foraging on flowerheads due to an exclusion from honeybees. Foraging on other resources, spatially separated from the flowerheads, could thus be a mechanism limiting nectar exploitative competition, as well as interference competition (i.e. physical interaction) with honeybees.

Contrary to expectations, hoverflies were very scarcely observed feeding on cornflower extrafloral nectaries. Laboratory experiments showed that *Episyrphus balteatus*, one of the most common hoverflies found in our study, could not access cornflower nectar due to a short proboscis (2.1 mm for females) compared to cornflower corolla depth (2.6 mm) (van Rijn and Wäckers, 2016). Nevertheless, females could successfully forage on cornflower extrafloral nectaries, which allowed them to survive as long as with sucrose (van Rijn and Wäckers, 2016). In our study, it is thus more probable that hoverflies were visiting cornflower flowerheads to forage for pollen. This hypothesis is supported by Gilbert (1981) who showed that 91% of observed *Episyrphus balteatus* females were foraging for pollen in the field, as well as other zoophagous hoverflies (Syrphinae). On cornflower, in our study, we observed that most honeybee workers were not carrying pollen pellets on the corbiculae and therefore might have been foraging preferentially for nectar as proposed by Greenleaf and Kremen (2006). Therefore, pollen-consumer hoverflies might not heavily suffer from exploitative competition on cornflower. Still, interference competition may have occurred since floral nectar and pollen are both situated on the flower heads. Interestingly, honeybees collected extrafloral nectar during the first flowering, when their abundance was high, but not during the second, suggesting a possible intra-specific competition for floral nectar during the first flowering period with some workers being displaced on extrafloral nectar.

4.3. Does honeybee abundance influence the abundance of other flower-visitors?

A decrease in wild insect abundances at high honeybee abundances could be due either to a direct negative effect of honeybees, a different foraging time or space (i.e. spatio-temporal resource partitioning), or contrasted effect of environmental factors (temperature for instance).

Wild bee and honeybee abundances were positively associated contrary to our initial hypothesis. Both groups were positively affected by temperatures, which can explain that

their temporal exploitation overlapped. Temperatures might be a more important factor driving wild bee activity than biotic interactions (Corbet et al., 1993; Hoehn et al., 2008; Stone, 1994). Moreover, our results found no difference in the spatial foraging patterns at the scale of the field (center vs border and flower density). Wild bee and honeybee exploitation only differed depending on the location of the resource on the plant. In conclusion, honeybee density might have affected the foraging behavior of wild bees by excluding them on another resource type.

On the other hand, we have found that hoverfly abundances decreased with honeybee abundances, and so irrespectively of the temperature effect. This result could be due to the differential resource exploitation at the temporal scale of honeybees and hoverflies, as hoverflies forage earlier in the day. According to the statistical regression, this differential resource use might not be only linked to thermal preferences but may also be due to the presence of honeybees. The question of possible competitive interactions between hoverflies and honeybees has received a lot less of attention than between wild bees and honeybees. Nevertheless, a few studies have observed a reduction of flower visitation by hoverflies when bees were present (Campbell et al., 2012; Pontin et al., 2006) or a displacement of hoverflies onto other flower patches (Ambrosino et al., 2006; Hogg et al., 2011). Our study suggests similar interactions, and further studies should explore this question in detail to have a better overview of beekeeping practices effects at the whole pollinator community level.

5. Conclusion

The particular cultural device in which the experiment was set enabled to acquire new knowledge on wild pollinator spatio-temporal resource partitioning at a season where resources are scarce and competition with managed pollinators is expected to be greater. We showed that a large amount of honeybees due to a huge number of hives could impact the wild pollinator community by favoring only common and generalist species. The four morphogroups studied differed in their resource exploitation, which could also be a clue for the presence of competitive interactions. For wild bees, the partitioning of resources seemed to occur at the level of the plant, with wild bees being more restricted to extrafloral nectar, whereas for hoverflies, the partitioning of resource was mostly temporal, with honey bees foraging at the warmest hours and hoverflies foraging in the mornings. At a time where more and more hives are settled at proximity of crops which

need pollination, this study shows that the number of hives should be carefully thought to sustain the biodiversity of wild pollinators. Implementing floral resources in summer is an interesting conservation practice that could help to sustain pollinators in agrosystems, but this study urges to consider the quality of the resource implemented (arnica for example attracted few bees) and to combine it with other practices to increase the resource diversity.

Acknowledgements

We would like to thank two anonymous referees for their constructive comments which greatly improved the manuscript. We want to thank the Yves Rocher agronomy service for supporting this work, and especially Cécile L'Haridon, Eleonor Germain and Valérie Terrien. Thank you to Benjamin Hanzel for field help. We also thank Maël Garrin (GRETIA) for insect identification. Stuart Roberts provided access to the European Bee Traits database which he created as part of the European Union's FP6 Program integrated project ALARM (Contract number: GOCE-CT-2003-506675) and was maintained by him within the FP7 STEP project (Status and Trends of European Pollinators, Grant no. 244090 – STEP FP). Thank you to David Genoud for pollinator ecology information, and Maxime Hervé for the useful statistical advice.

Funding: This work has been funded by the company Yves Rocher and the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie).

References

- Aizen, M.A., and Harder, L.D. (2009). The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Curr. Biol.* *19*, 915–918.
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A., and Klein, A.M. (2008). Long-Term Global Trends in Crop Yield and Production Reveal No Current Pollination Shortage but Increasing Pollinator Dependency. *Curr. Biol.* *18*, 1572–1575.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Hance, T., and Haubruge, E. (2008). Discrimination of parasitized aphids by a hoverfly predator: effects on larval performance, foraging, and oviposition behavior. *Entomol. Exp. Appl.* *128*, 73–80.
- Ambrosino, M.D., Luna, J.M., Jepson, P.C., and Wratten, S.D. (2006). Relative Frequencies of Visits to Selected Insectary Plants by Predatory Hoverflies (Diptera: Syrphidae), Other Beneficial Insects, and Herbivores. *Environ. Entomol.* *35*, 394–400.
- Baude, M., Kunin, W.E., Boatman, N.D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M.A.K., Morton, R.D., Smart, S.M., and Memmott, J. (2016). Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* *530*, 85–88.
- Beekman, M., and Ratnieks, F.L.W. (2000). Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Funct. Ecol.* *14*, 490–496.
- Bentley, B.L. (1977). Extrafloral Nectaries and Protection by Pugnacious Bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *8*, 407–427.
- Biesmeijer, J.C. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* *313*, 351–354.
- Bohart, G.E., and Nye, W.P. (1956). Bees. Foraging for Nectar and Pollen. *Glean. Bee Cult* *84*, 602–606.
- Bowers, M.A. (1985). Experimental analyses of competition between two species of bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* *67*, 224–230.
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., and Klein, A.-M. (2013a). Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *280*, 20122767–20122767.
- Brittain, C., Kremen, C., and Klein, A.-M. (2013b). Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Glob. Change Biol.* *19*, 540–547.
- Campbell, A.J., Biesmeijer, J.C., Varma, V., and Wäckers, F.L. (2012). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic Appl. Ecol.* *13*, 363–370.
- Cane, J.H., and Tepedino, V.J. (2016). Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities: *Apis* pollen depletion and native bees. *Conserv. Lett.* *10*, 205–210.

- Carreck, N.L., and Williams, I.H. (1997). Observations on two commercial flower mixtures as food sources for beneficial insects in the UK. *J. Agric. Sci.* 128, 397–403.
- Carreck, N.L., and Williams, I.H. (2002). Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *J. Insect Conserv.* 6, 13–23.
- Carrié, R., Andrieu, E., Cunningham, S.A., Lentini, P.E., Loreau, M., and Ouin, A. (2017). Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography* 40, 85–97.
- Carvell, C., Westrich, P., Meek, W.R., Pywell, R.F., and Nowakowski, M. (2006). Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. *Apidologie* 37, 326–340.
- Chagnon, M., Gingras, J., and De Oliveira, D. (1989). Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *J. Econ. Entomol.* 82, 1350–1353.
- Comba, L. (1999). Flowers, Nectar and Insect Visits: Evaluating British Plant Species for Pollinator-friendly Gardens. *Ann. Bot.* 83, 369–383.
- Connell, J.H. (1980). Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. *Oikos* 35, 131.
- Corbet, S.A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., and Smith, K. (1993). Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecol. Entomol.* 18, 17–30.
- Couvillon, M.J., Fensome, K.A., Quah, S.K., and Schürch, R. (2014a). Summertime blues: August foraging leaves honey bees empty-handed. *Commun. Integr. Biol.* 7, e28821.
- Couvillon, M.J., Schürch, R., and Ratnieks, F.L.W. (2014b). Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges. *PLoS ONE* 9, e93495.
- Dervenn (2013). Optimisation de la ressource mellifère et nectarifère (Le Chemin Chaussé 35250 Mouazé).
- Dutilleul, P. (1993). Spatial Heterogeneity and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecology* 74, 1646–1658.
- Fox, J., and Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression* (Thousand Oaks {CA}: Sage).
- Free, J.B. (1962). The Behaviour of Honeybees Visiting Field Beans (*Vicia faba*). *J. Anim. Ecol.* 31, 497.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., and Tscharrntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Greenleaf, S.S., et al. (2011). Stability

of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits: Habitat isolation and pollination stability. *Ecol. Lett.* *14*, 1062–1072.

Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., and Balmer, O. (2013). Effects of extrafloral and floral nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: Olfactory attractiveness and parasitization rates. *Biol. Control* *66*, 16–20.

Gilbert, F.S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Entomol.* *6*, 245–262.

Gilbert, F.S. (1985). Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecol. Entomol.* *10*, 385–392.

Goulson, D. (2003). Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *34*, 1–26.

Greenleaf, S.S., and Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *103*, 13890–13895.

Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., and Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* *153*, 589–596.

Hagler, J.R., Mueller, S., Teuber, L.R., Machtley, S.A., and Van Deynze, A. (2011). Foraging Range of Honey Bees, *Apis mellifera*, in Alfalfa Seed Production Fields. *J. Insect Sci.* *11*, 1–12.

Henry, M., and Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* *8*.

Herbertsson, L., Lindström, S.A.M., Rundlöf, M., Bommarco, R., and Smith, H.G. (2016). Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic Appl. Ecol.* *17*, 609–616.

Hicks, D.M., Ouvrard, P., Baldock, K.C.R., Baude, M., Goddard, M.A., Kunin, W.E., Mitschunas, N., Memmott, J., Morse, H., Nikolitsi, M., et al. (2016). Food for Pollinators: Quantifying the Nectar and Pollen Resources of Urban Flower Meadows. *PLOS ONE* *11*, e0158117.

Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., and Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *275*, 2283–2291.

Hogg, B.N., Bugg, R.L., and Daane, K.M. (2011). Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biol. Control* *56*, 76–84.

Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T., and Steffan-Dewenter, I. (2011). Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *278*, 3444–3451.

Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T., and Steffan-Dewenter, I. (2013). Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* *172*, 477–484.

- Kleijn, D., and Raemakers, I. (2008). A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. *Ecology* 89, 1811–1823.
- Konrad, R., Wäckers, F.L., Romeis, J., and Babendreier, D. (2009). Honeydew feeding in the solitary bee *Osmia bicornis* as affected by aphid species and nectar availability. *J. Insect Physiol.* 55, 1158–1166.
- Kowalski, R., Sugier, D., Sugier, P., and Kołodziej, B. (2015). Evaluation of the chemical composition of essential oils with respect to the maturity of flower heads of *Arnica montana* L. and *Arnica chamissonis* Less. cultivated for industry. *Ind. Crops Prod.* 76, 857–865.
- Le Féon, V. (2010). Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles: approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles. PhD Thesis. Université Rennes 1.
- Lenth, R. (2019). emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means.
- Levine, J.M., and HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461, 254–257.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., and Smith, H.G. (2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20161641.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1998). Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79, 2143–2152.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1999). Factors facilitating synergistic predation: the central role of synchrony. *Ecol. Appl.* 9, 378–386.
- Luijten, S.H. (2001). Reproduction and genetics in fragmented plant populations (AmsterdamUvA, IBED, EPS).
- Lunau, K. (1993). Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia* 49, 1002–1010.
- MacArthur, R., and Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385.
- Magrath, A., González-Varo, J.P., Boiffier, M., Vilà, M., and Bartomeus, I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1299–1307.
- Maier, C.T., and Waldbauer, G.P. (1979). Diurnal Activity Patterns of Flower Flies (Diptera: Syrphidae) in an Illinois Sand Area. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72, 237–245.
- Michener, C.D. (2007). *The bees of the world* (Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press).

- Müller, A., Topfl, W., and Amiet, F. (1996). Collection of extrafloral trichome secretions for nest wool impregnation in the solitary bee *Anthidium manicatum*. *Naturwissenschaften* 83, 230–232.
- Palma, A.D., Kuhlmann, M., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., Börger, L., Hudson, L.N., Lysenko, I., Newbold, T., and Purvis, A. (2015). Ecological traits affect the sensitivity of bees to land-use pressures in European agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 52, 1567–1577.
- Pontin, D.R., Wade, M.R., Kehrl, P., and Wratten, S.D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Ann. Appl. Biol.* 148, 39–47.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353.
- van Rijn, P.C.J., and Wäckers, F.L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *J. Appl. Ecol.* 53, 925–933.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., and Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 78–86.
- Root, R.B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317–350.
- RStudio Team (2018). RStudio: Integrated Development for R. RStudio (Boston, MA: RStudio, Inc.).
- Rudgers, J.A., and Gardener, M.C. (2004). Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology* 85, 1495–1502.
- Santos, C.F. dos, and Absy, M.L. (2012). Interactions between carpenter bees and orchid bees (Hymenoptera: Apidae) in flowers of *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae). *Acta Amaz.* 42, 89–94.
- Simberloff, D., and Dayan, T. (1991). The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115–143.
- Stanley, D.A., and Stout, J.C. (2014). Pollinator sharing between mass-flowering oilseed rape and co-flowering wild plants: implications for wild plant pollination. *Plant Ecol.* 215, 315–325.
- Steffan-Dewenter, I., and Kuhn, A. (2003). Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270, 569–575.

- Steffan-Dewenter, I., and Tscharrntke, T. (2000). Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122, 288–296.
- Stone, G.N. (1994). Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecol. Entomol.* 19, 177–189.
- Sutherland, W.J. (1983). Aggregation and the 'Ideal Free' Distribution. *J. Anim. Ecol.* 52, 821–828.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S., and Poppy, G.M. (1999). The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 93, 157–164.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure* (Princeton University Press).
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., and Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* 17, 199–209.
- Venables, W.N., and Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (New York: Springer).
- Walter, G.H. (1991). What is resource partitioning? *J. Theor. Biol.* 150, 137–143.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharrntke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale: Flowering crops enhance pollinator densities. *Ecol. Lett.* 6, 961–965.
- Wickham, H. (2007). Reshaping Data with the {reshape} Package. *J. Stat. Softw.* 21, 1--20.
- Wickham, H. (2011). The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *J. Stat. Softw.* 40, 1--29.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (Springer-Verlag New York).
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L., and Potts, S.G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biol. Conserv.* 143, 2280–2291.
- Willmer, P.G. (1983). Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. *Ecol. Entomol.* 8, 455–469.
- Wojcik, V.A., Morandin, L.A., Davies Adams, L., and Rourke, K.E. (2018). Floral Resource Competition Between Honey Bees and Wild Bees: Is There Clear Evidence and Can We Guide Management and Conservation? *Environ. Entomol.* 47, 822–833.
- Youngken, H.W., and Wirth, E.H. (1947). Pharmacognostical Studies of Four American Arnicas. *J. Am. Pharm. Assoc. Sci. Ed* 36, 85–95.

Supporting Information

Table S1. Bee and hoverfly species captured in pan traps. Cleptoparasitic species were excluded. Data was collected from 11 sessions during the first flowering, and 6 sessions during the second flowering.

*ITD: Inter-Tegular Distance of female Apoidae (mm)

** Tongue length: Proboscis length of female Apoidae (mm)

***Status: DD: Data Deficient; NT: Near Threaten; LC: Least Concern

Families	Species	Number of occurrences		ITD* (mm)	Tongue length**	Tongue length category	Status ***	Lecty Specialization
		Cornflower	Arnica					
Andrenidae	<i>Andrena flavipes</i>	2	1	2.29	2.36	Short	LC	Polylectic
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	187	20	3.3		Long	DD	Polylectic
	<i>Bombus lapidarius</i>	1		5.99	12.07	Long	LC	Polylectic
	<i>Bombus pascuorum</i>	1	1	4.89	9.93	Long	LC	Polylectic
	<i>Bombus terrestris</i>	2	1	5.91	11.78	Long	LC	Polylectic
Colletidae	<i>Hylaeus nigrinus</i>		1	1.62	2.77	Short	LC	Oligolectic (Asteraceae)
	<i>Hylaeus variegatus</i>	1		1.41	2.01	Short	LC	Polylectic
Halictidae	<i>Halictus eurygnathus</i>	1		2.08	2.8	Short	LC	Polylectic
	<i>Halictus maculatus</i>	1		1.49	3.35	Short	LC	Polylectic
	<i>Halictus rubicundus</i>	28		2.10	1.97	Short	LC	Polylectic
	<i>Halictus scabiosae</i>	5		2.53	1.37	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum calceatum</i>	4	3	1.74	1.20	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum fulvicorne</i>		1	1.34	2.33	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum lativentre</i>	1	1	1.51	1.76	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	2		1.60	2.04	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum morio</i>	9	11	1.05	2.15	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum pauperatum</i>	3	8	1.21	1.43	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	63	12	1.18	1.64	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	1		1.28	1.61	Short	NT	Polylectic
	<i>Lasioglossum smeathmanellum</i>		1	1.26	1.74	Short	LC	Polylectic
	<i>Lasioglossum villosulum</i>	1		1.37	1.71	Short	LC	Polylectic
<i>Seladonia tumulorum</i>	3	1	1.46	1.85	Short	LC	Polylectic	
Syrphidae	<i>Chalcosyrphus nemorum</i>	1					LC	Generalist
	<i>Episyrphus balteatus</i>	1	1		2.3		LC	Generalist

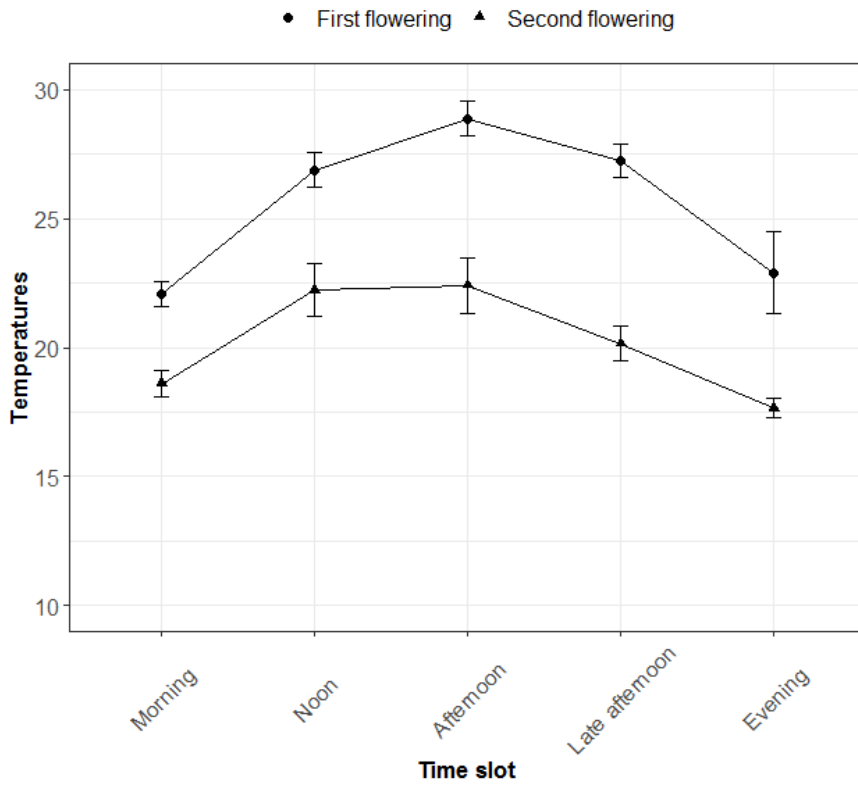


Figure S1. Average temperatures at the different time slots during the survey days, at the two flowering periods. Error bars represent the standard error of the mean.

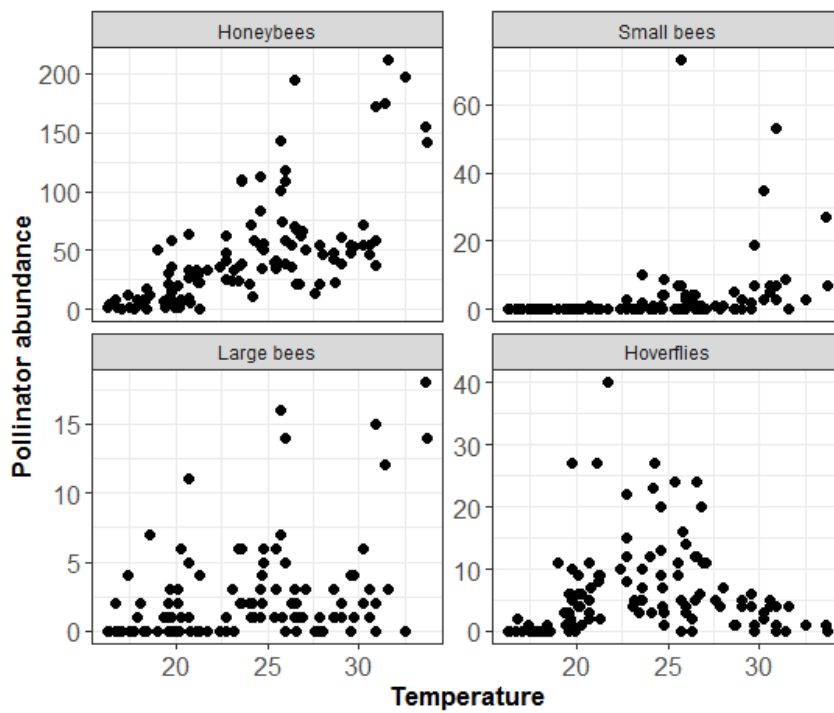


Figure S2. Each morphogroup abundance depending on temperature.

CHAPITRE 3

Etude de la répartition spatio-temporelle des pollinisateurs au sein de parcelles de céréales sur la flore cultivée ou spontanée

Résultats préliminaires

Ce chapitre présente des résultats préliminaires à l'écriture d'un article scientifique. Les données seront complétées par une analyse de la richesse spécifique et fonctionnelle des pollinisateurs, mais l'identification des individus récoltés est en cours (1200 individus). Les graphes et résultats statistiques ont été produit par Ondine Chevie durant son stage de master 2 EFCE et par Emma Jeavons. Nous avons décidé d'inclure ces résultats préliminaires car ils fournissent un support intéressant pour la discussion générale de la thèse quant à l'utilisation des adventices dans les champs par les insectes bénéfiques, et l'intérêt de la conservation de cette diversité associée.

Questions et hypothèses

Nous nous intéressons ici à la répartition des pollinisateurs au sein de plusieurs compartiments floristiques présents dans les champs de céréales : la flore cultivée, dans des parcelles de céréales en mélange avec des légumineuses, et la flore spontanée (les adventices), présente dans les champs de céréales monospécifiques et les champs en mélange. Nous nous attendons à (i) une utilisation de la flore cultivée principalement par les bourdons et les abeilles domestiques, car ce sont des espèces généralistes et opportunistes, à besoins alimentaires importants, et une utilisation de la flore spontanée principalement par les syrphes et abeilles sauvages ; (ii) une richesse spécifique et fonctionnelle de la communauté de pollinisateurs plus importante dans les parcelles présentant les plus grands recouvrements en adventices, qui devraient être les parcelles de céréales en monoculture ; (iii) une transformation fonctionnelle de la communauté de pollinisateurs en fonction de la dynamique de floraison des deux compartiments floristiques au cours de la saison. Seules la première hypothèse et une partie de la troisième ont pu être testées avec les données actuelles. Le reste des hypothèses sera testé une fois les déterminations d'abeilles et de syrphes terminées.

Matériels et méthodes

Acquisition des données

Nous avons étudié la répartition d'une guilda de pollinisateurs dans des champs de céréales en mélange avec des légumineuses (féverole, pois et/ou vesce, appelés cultures mixtes) ou de céréales en monoculture (cultures de céréales) durant les printemps 2018 et 2019 (d'avril à juin). Les parcelles d'études sont les mêmes que celles présentées dans le chapitre 1.

L'abondance de visites des pollinisateurs dans les champs a été mesurée par des échantillonnages en transect. En 2018, 3 sessions ont été réalisées (semaines 20, 22 et 26), durant lesquelles le comptage des pollinisateurs s'est fait le long d'un transect de 20 minutes, à 1 m² autour de l'observateur. En 2019, 5 sessions d'échantillonnage ont été réalisées (semaines 15, 18, 19, 20 et 21), durant lesquelles les pollinisateurs ont été comptabilisés sur un transect de 50 m sur 2 m de large, à 50 m du bord de chaque parcelle (durée d'environ 10 minutes). Les relevés ont été réalisés aux heures les plus chaudes de la journée (entre 10 et 18h), avec un vent faible et une faible couverture nuageuse. Les individus observés ont été classés en 4 morpho-groupes : les abeilles domestiques, les bourdons, les autres abeilles et les syrphes. L'activité des individus a été relevée (en repos, en vol ou en nutrition), ainsi que le type de flore sur laquelle se nourrissait l'individu (féverole, pois, vesce ou adventice). En 2018, une mesure de la richesse spécifique a été réalisée grâce à des piégeages par coupelles colorées, sur 4 sessions d'échantillonnage. 1200 individus ont été récoltés et sont en cours d'identification : les données sont donc encore en cours d'acquisition.

Des mesures du recouvrement en fleurs ont aussi été réalisées. En 2018, le pourcentage de chaque compartiment floral (féverole, pois, vesce ou adventice) a été estimé visuellement dans 3 quadrats répartis au sein de la parcelle. En 2019, le recouvrement de chaque espèce en fleur à l'échelle du transect a été classée en 7 catégories en suivant les indices de Braün-Blanquet (Braün-Blanquet, 1932) : "0" (0%), "+" (0-1%), "1" (1-5%), "2" (5-25%), "3" (25-50%), "4" (50-75%) and "5" (75-100%). Le recouvrement en flore cultivée a été calculé comme la somme du recouvrement de la féverole, du pois et de la vesce. Les températures horaires ont été récupérées dans les stations MétéoFrance les plus proches des sites d'échantillonnage (maximum 35.2 km de distance). Pour séparer

les effets de la température horaire des facteurs saisonniers, la différence entre la température horaire et la moyenne de la semaine d'échantillonnage a été calculée pour chaque champ à chaque session d'échantillonnage.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R Studio (v.3.6.2). L'effet du recouvrement en flore cultivée et spontanée a été analysé sur chaque morpho-groupe pour chaque année séparée (car les protocoles d'échantillonnage sont différents) par une GLMM (Generalized Linear Mixed Model) avec une distribution de Poisson. La différence de température ainsi que le type de culture (seulement pour les modèles avec la flore spontanée) ont été ajoutés en facteurs fixes, et le champ en facteur aléatoire. L'effet de la semaine d'échantillonnage sur le recouvrement fleuri en adventices et en espèces cultivées a été analysé avec une GLM (Generalized Mixed Model) en suivant une distribution binomiale négative et de Poisson respectivement. Il n'a pas été possible de réaliser un modèle étudiant l'évolution temporelles des abondances de chaque morpho-groupes en fonction du recouvrement en fleurs, dû à la corrélation importante entre la semaine d'échantillonnage et les recouvrements en fleurs. Un test post-hoc de Tuckey a ensuite été réalisé pour comparer l'effet des différentes modalités.

Résultats préliminaires

Hyp 1 : Répartition des pollinisateurs sur la flore cultivée versus spontanée d'une culture

Les abondances des abeilles domestiques et des bourdons ont augmenté avec le recouvrement en espèces cultivées en 2018 (abeilles domestiques : $df=1, \chi^2=9.05, p<0.01$; bourdons : $df=1, \chi^2=14.68, p<0.01$) et en 2019 (abeilles domestiques : $df=5, \chi^2=12.64, p<0.01$; bourdons : $df=5, \chi^2=20.45, p<0.01$). Ce n'était pas le cas pour les syrphes ni les abeilles sauvages, qui au contraire ont augmenté en abondance avec le pourcentage de recouvrement d'adventices en fleurs en 2018 (syrphes : $df=1, \chi^2=10.01, p<0.01$; abeilles sauvages : $df=1, \chi^2=40.10, p<0.01$) comme en 2019 (syrphes : $df=5, \chi^2=36.31, p<0.01$; abeilles sauvages : $df=5, \chi^2=21.37, p<0.01$) (Fig. 1).

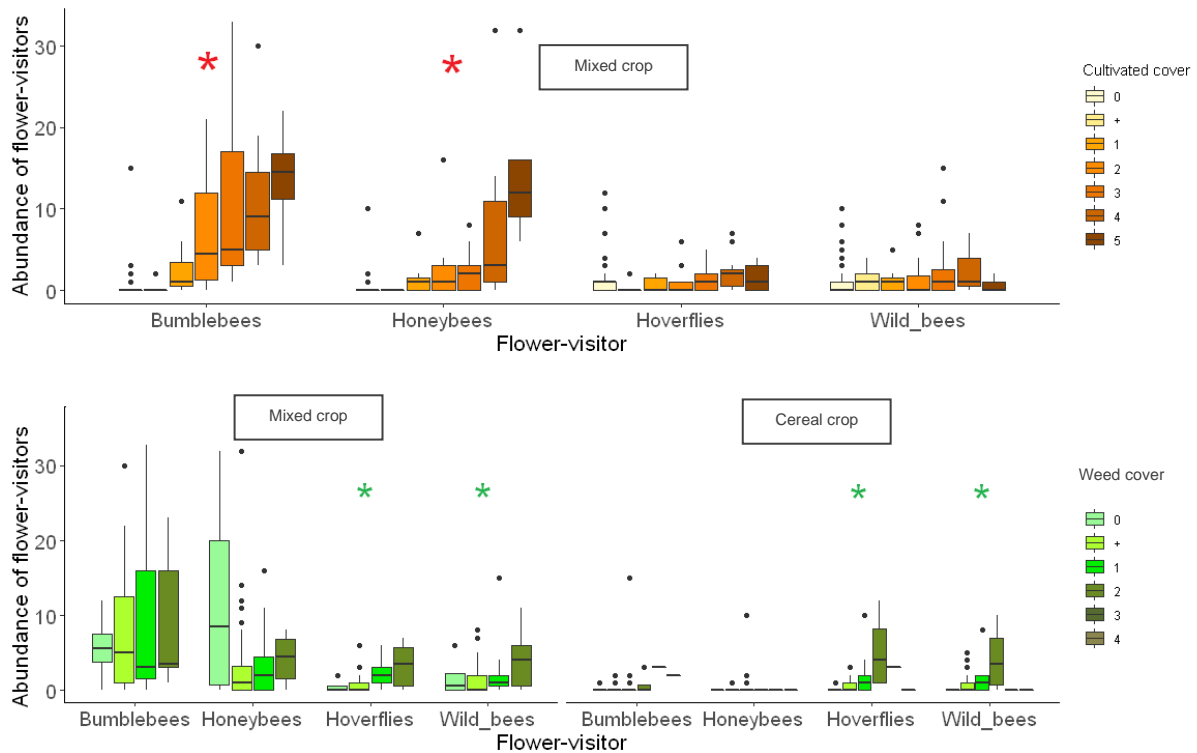


Figure 1. Abondance des 4 morphogroupes de pollinisateurs en fonction du recouvrement en flore cultivée (haut) et spontanée (bas) en 2019. Seules les parcelles en mélange céréalier (« Mixed crop ») sont présentées pour la flore cultivée. Les recouvrements sont classés en fonction des catégories de Braün-Blanquet : "0" (0%), "+" (0-1%), "1" (1-5%), "2" (5-25%), "3" (25-50%), "4" (50-75%) and "5" (75-100%). Un astérisque indique la significativité de l'effet du recouvrement en flore sur l'abondance du groupe de pollinisateurs (test du χ^2 $p < 0.05$).

Hyp 3 : Evolution temporelle de la floraison des ressources cultivées versus spontanées et de la communauté de pollinisateurs

En 2018, le recouvrement fleuri des adventices s'est révélé plus important en fin de saison qu'en début de saison ($df=2$, $\chi^2=8.8$, $p=0.012$). Un pattern inverse a été observé pour le recouvrement fleuri en espèces cultivées, ce dernier étant nul la dernière semaine ($df=1$, $\chi^2=140.52$, $p < 0.01$) (Fig. 2).

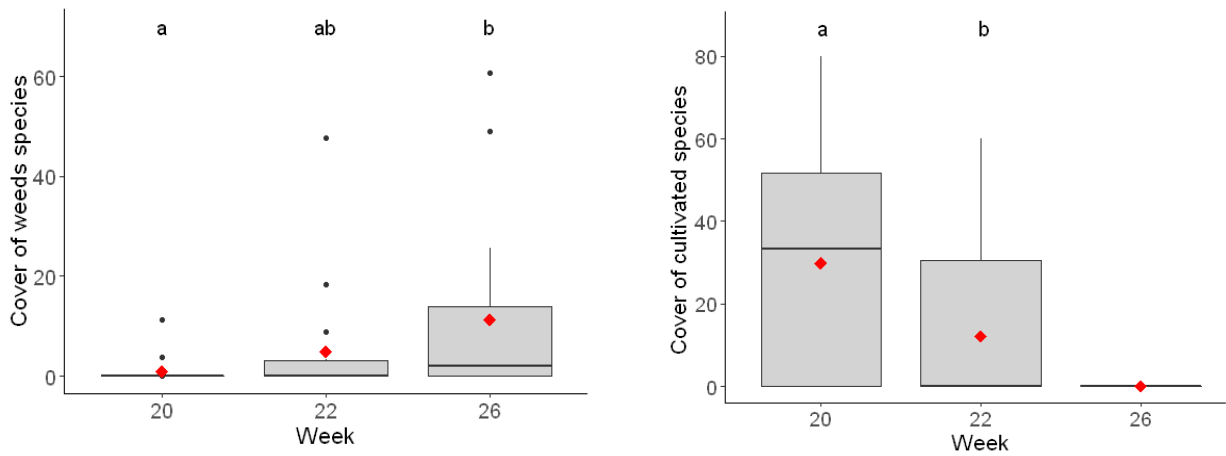


Figure 2. Pourcentage de recouvrement en flore spontanée (gauche) et cultivée (droite) dans les 18 champs suivis en 2018, en fonction des semaines d'échantillonnage. Sur chaque boxplot, les lignes horizontales correspondent à la médiane, premier et troisième quartiles, les points noirs sont les valeurs extrêmes et les carrés rouges représentent la moyenne. Des lettres différentes indiquent une différence significative du recouvrement entre les semaines (test de Tuckey $p < 0.05$ pour les espèces spontanées et test du χ^2 pour les espèces cultivées).

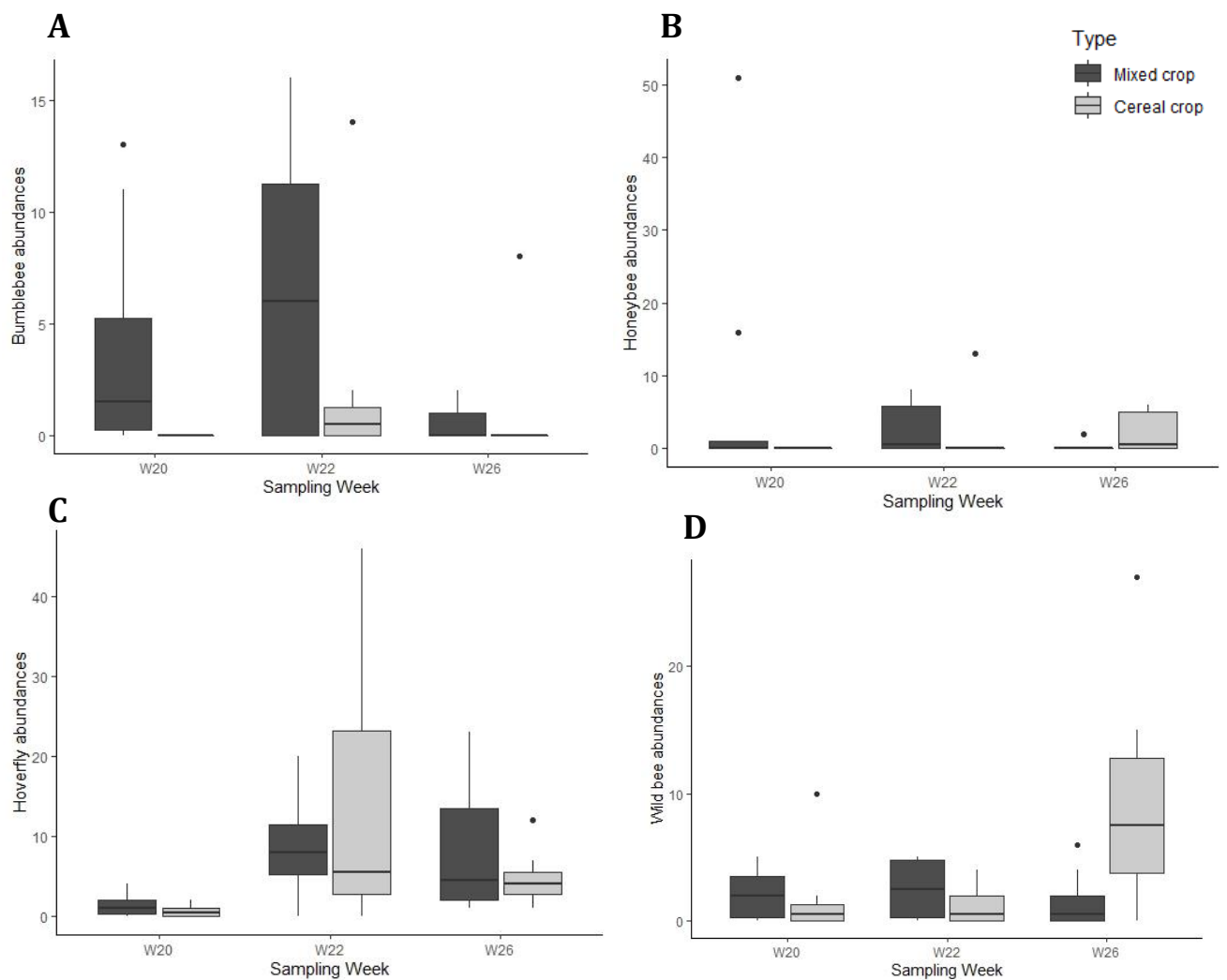


Figure 3. Abondance des bourdons (A), abeilles domestiques (B), syrphes (C), abeilles sauvages (D) en 2018 en fonction des semaines d'échantillonnage, dans les cultures mixtes (gris foncé) et dans les céréales en monocultures (gris clair). Sur chaque boxplot, les lignes horizontales correspondent à la médiane, premier et troisième quartiles et les points noirs sont les valeurs extrêmes.

Discussion préliminaire

En accord avec notre première hypothèse, nous avons observé un partage clair des différents compartiments végétaux au sein de parcelles de céréales en fonction des groupes de pollinisateurs : les pollinisateurs plus généralistes, eusociaux et de grande taille ont été favorisés par la flore cultivée (ici, des légumineuses), alors que les abeilles sauvages (souvent solitaires) et les syrphes ont été plutôt favorisés par la flore spontanée.

Nous avons aussi observé une dynamique temporelle de la flore dans les parcelles, avec un recouvrement important en flore cultivée en début de saison de floraison, remplacée ensuite par la flore spontanée. Les morpho-groupes semblent répondre à cette dynamique, les bourdons étant plus abondants dans les cultures mixtes en début de saison. Les abeilles domestiques et sauvages sont plus abondantes dans les parcelles mixtes en début et milieu de saison, pendant la floraison des légumineuses, puis dans les céréales en monocultures. Ceci pourrait être lié à l'augmentation des ressources spontanées dans les monocultures de céréales supérieures à celle des cultures mixtes en fin de saison. Pour l'abeille domestique, ce changement de préférence est probablement opportuniste, lié à son généralisme important. Pour les abeilles sauvages, cette réponse est probablement due à un changement de composition de la communauté. Bien que nous n'ayons pas encore les résultats sur la composition de la communauté de pollinisateurs à l'échelle spécifique, nous nous attendons à une modification fonctionnelle de la composition de la communauté en réponse à ce changement fonctionnel de flore : les abeilles sauvages présentes dans les légumineuses en début de saison devraient être principalement des abeilles de grande taille, à langue longue, pouvant ainsi se nourrir sur les légumineuses, alors qu'en fin de saison, la communauté serait plus riche fonctionnellement.

Perspectives

Une fois l'identification taxonomique des espèces achevée, nous pourrions calculer la diversité fonctionnelle des pollinisateurs en utilisant les bases de traits en lien avec leur acquisition des ressources (par exemple, la taille, la longueur de langue, la lecture, la socialité, etc...) (Carrié, 2016; Speight et al., 2016). Dans notre étude, nous émettons l'hypothèse d'une plus grande diversité spécifique et fonctionnelle des pollinisateurs dans les parcelles avec le plus fort recouvrement en adventices, car la diversité en adventices devrait aussi y être maximale (Carvalho et al., 2011; Holzschuh et al., 2006). Ceci pourra être vérifié sur les parcelles de 2019, où des relevés floristiques précis ont été réalisés par Audrey Alignier (UMR BAGAP) et Claire Ricono (UMR ECOBIO).

Il serait intéressant de comparer la diversité spécifique et fonctionnelle des adventices dans les champs en mélanges avec les légumineuses par rapport aux champs de céréales en monoculture, et de vérifier si elle est directement corrélée à la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés d'abeilles dans ces deux types de cultures. Une base de traits floraux des adventices a déjà été entamée par Nathan Lenestour lors d'un stage de Master 2 co-encadré BAGAP – ECOBIO.

Enfin, une approche temporelle fine du lien entre le recouvrement des deux types de flore et des communautés de pollinisateurs sera réalisée à l'échelle de la saison.

PARTIE II

Effet des stratégies de diversification sur l'utilisation des ressources et les interactions inter-guildes

CHAPITRE 4

Multi-functional vegetation scheme causes antagonistic effects on natural enemy and pollinator enhancement: a multi-spatial scale study

In prep.

CHAPITRE 5

Physiological and behavioural responses of two natural enemies to exploitative competition for floral resources

Submitted in Oikos.

CHAPITRE 4

Effet antagoniste d'une stratégie de diversification multifonctionnelle sur l'augmentation des ennemis naturels et des pollinisateurs : une étude multi-échelles

Article en cours de préparation

Résumé

Favoriser plusieurs services écosystémiques de façon conjointe est un objectif attrayant, mais difficile à atteindre. Depuis quelques années, de nombreuses études suggèrent que l'utilisation de stratégies de diversification proposant de multiples ressources pourraient permettre de favoriser à la fois le contrôle biologique des ravageurs et la pollinisation des cultures, grâce au soutien conjoint des populations d'ennemis naturels et de pollinisateurs. Néanmoins, les résultats de ces études ne sont pas toujours satisfaisants. Des éléments à la fois environnementaux et biotiques pourraient affecter différemment les populations d'insectes fournissant ces services écosystémiques, et ainsi contrebalancer l'effet de la stratégie de diversification. En particulier, les différents groupes pourraient répondre différemment aux éléments paysagers à différentes échelles, mais ceci a été peu regardé dans une même étude. De plus, favoriser plusieurs groupes via une même stratégie de diversification pourrait entraîner des interactions négatives entre ces groupes.

Dans cette étude, nous regardons l'effet d'une pratique de diversification florale (l'ajout de ressources florales cultivées en mélange avec des céréales) sur plusieurs groupes d'insectes bénéfiques (les abeilles domestiques, les bourdons, les autres abeilles sauvages, les syrphes et les parasitoïdes de pucerons), ainsi que l'effet des différents éléments paysagers à plusieurs échelles (du local au paysage). Enfin, nous regardons s'il existe des effets synergiques ou antagonistes de cette diversification des ressources entre les groupes d'insectes bénéfiques, et si cela affecte le service écosystémique de régulation des pucerons.

Nos résultats montrent que tous les groupes ne sont pas favorisés de la même manière par l'augmentation des ressources de légumineuses en champs, avec une augmentation

des pollinisateurs généralistes et opportunistes (abeilles domestiques et bourdons), mais peu d'effet sur les parasitoïdes des pucerons. Les différents groupes répondent aussi différemment aux éléments paysagers à différentes échelles. Le fait que les différents groupes n'aient pas de réponses inverses à un même élément paysager révèle qu'il n'y a pas d'antagonisme entre ces groupes liés à des ressources paysagères.

Néanmoins, nous avons trouvé un effet négatif de l'abondance des abeilles domestiques sur le taux de parasitisme des pucerons des céréales. Ce résultat suggère que les abeilles domestiques peuvent affecter négativement l'efficacité des parasitoïdes à contrôler les pucerons. Bien que cette étude soit corrélative, cette étude met en évidence le premier signal en champs d'un tel antagonisme. Les mécanismes pouvant expliquer cette corrélation sont discutés, et des études manipulatives sont nécessaires pour quantifier l'impact que pourrait avoir les abeilles domestiques sur le service écosystémique de régulation des ravageurs.

Multi-functional vegetation scheme causes antagonistic effects on natural enemy and pollinator enhancement: a multi-spatial scale study.

Emma Jeavons^{1,2,4}, Joan van Baaren^{1,4}, Stéphanie Aviron^{3,4}, Audrey Alignier^{3,4}, Cécile Le Lann^{1,4}

¹*Université de Rennes 1, UMR 6553 ECOBIO, 35042 Rennes, France*

²*Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher, La Croix des Archers, 56200 La Gacilly, France*

³*BAGAP, INRAE, Agrocampus Ouest, ESA, 35042 Rennes, France*

⁴*LTSER "Zone Atelier Armorique", CNRS, Rennes, F-35043, France*

1. Introduction

While it is now clear that biodiversity loss directly endangers the well-functioning of ecosystems, supporting ecological processes through vegetation diversification has become a major, yet challenging, research goal (Gurr et al., 2017; Tilman et al., 2002). In agricultural landscapes, agri-environmental schemes are proposed to restore and increase farmland biodiversity, and in particular organisms that provide biodiversity-based ecosystem services (ES). These agricultural practices consist mostly in increasing plant diversity, either along field edges (e.g. hedgerows, flower strips, herbaceous margins) or within fields (e.g. intercropping, spontaneous plant conservation), to provide increased nutritive and structural resource diversity for beneficial organisms (Gurr et al., 2017; Landis et al., 2000). In the recent years, much emphasis has been placed on the development of "multi-functional" schemes, with the aim of supporting conjointly different ecosystem service-providing organisms (hereafter "ES providers") (Albrecht et al., 2020; Balzan, 2017; Bennett et al., 2009; Campbell et al., 2017). Notably, natural enemies of herbivores and pollinators, which play a key role in pest regulation and crop pollination respectively, have been shown to benefit from plant diversification schemes (Bartual et al., 2019). Schemes mixing different plant traits that provide resources to different ES providers in response to the morphological and ecological traits of those insects are expected to benefit simultaneously multiple ES providers (Balzan, 2017; Campbell et al., 2012a; Wratten et al., 2012). Nevertheless, the positive impact of such multi-functional habitat management strategies on several ES provider groups and on their ES has been scarcely demonstrated (Campbell et al., 2017).

Managing multiple ecosystem services is still a challenging task and demands to understand better the mechanisms underlying the relationships between ES and their providers (Bennett et al., 2009; Garibaldi et al., 2018). Those relationships can be caused by two mechanisms: common drivers that affect the ES; or interactions among ES (Bennett et al., 2009). The absence of correlation between ES provider abundances could reflect a differential response of ES providers to environmental variables (common driver), i.e. an additive effect of these elements on final ES provider abundances (Fig. 1). A positive correlation may reflect similar responses of ES providers to environmental variables, or positive interactions among ES providers (such as facilitation for example). A negative correlation may reflect a contrasted response of different ES provider groups to environmental variables, or negative interactions between ES providers (such as competition or predation).

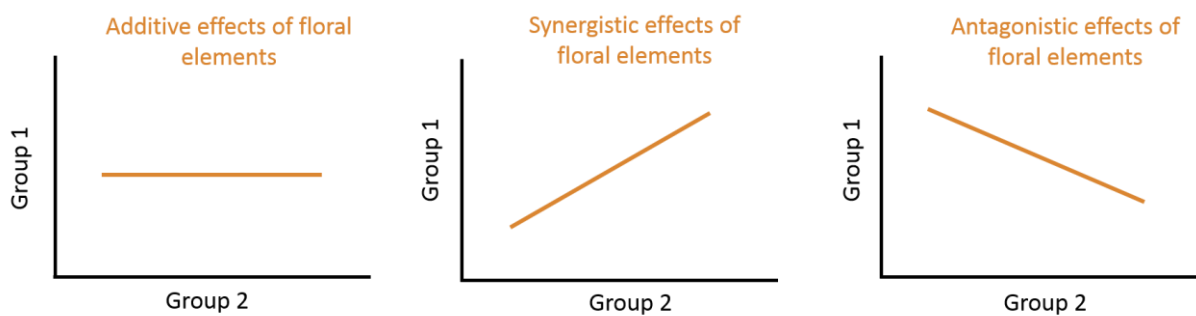


Figure 1. Theoretical correlations among two groups of ES provider abundances or ES provisioning

Comparing the effects of local and landscape elements on natural enemy and pollinator abundances, as well as on the resultant ecosystem services, has been the aim of several recent work (Albrecht et al., 2020; Bartual et al., 2019; Martin et al., 2019; Shackelford et al., 2013). More complex configuration of landscapes, i.e. with higher edge densities, was positively associated to both natural enemies and pollinator abundances and relative ecosystem services (Martin et al., 2019; Shackelford et al., 2013). Nevertheless, the different ES providers seemed to respond differently to the composition of the landscape, with natural enemies benefitting more from vegetation-structural traits, and bee pollinators responding more to floral cover (Albrecht et al., 2020; Bartual et al., 2019). Most of those studies use different data sets to analyse pollinator and natural enemy responses to local and landscape elements. Analysing how both groups respond to the same diversification strategy in the same landscape should help untangling possible contrasted responses of those organisms.

Moreover, studying relationships among the organisms responsible of those ES should provide useful insights into the effects multi-functional schemes on resultant ES (Fig.1). If pollination and pest control are mainly driven by abundance and diversity of pollinator and natural enemy communities respectively (Dainese et al., 2019), interactions sometimes disrupts the resultant effect on the ES (Straub et al., 2008). The question of interactions among ES providers has, surprisingly, very scarcely been addressed, although those organisms use similar resources, or at least are present in the same habitats. In that way, one group of ES provider could facilitate resource access for the other group (facilitative interactions) and thus synergistically improve ES. For instance, increased biological control of florivorous pests could benefit pollinators due to more attractive flowers and increase pollination rate (Lundin et al., 2012). On the other hand, exploitative or interference competition for floral resources between flower visitor ES providers could occur, and affect especially natural enemies, which are smaller and less active flower visitors than bees. The presence of bees has been suggested to diminish floral resources for parasitoids (Lee and Heimpel, 2003), reduce parasitoid visitation to flower patches (Campbell et al., 2012b, 2012a) and impact the abundances of predatory hoverflies on flower mixes (Ambrosino et al., 2006; Campbell et al., 2017; Pontin et al., 2006). Nevertheless, to the authors' knowledge, if such a competition actually impacts natural enemy fitness and resultant biological control remains entirely untested.

Untangling these different mechanisms is of primary importance to understand better how to increase several ES in agricultural landscapes. In this study, we focused on the effect of a diversification scheme on several ES provider groups simultaneously at several scales, and look if interactions among those ES providers may affect the resultant ecosystem service. We focused on a within-field diversification strategy that consists in intercropping cereal fields with leguminous crops, that provide multiple resources to a wide range of insects, such as alternative hosts/preys to parasitoids and predators (e.g. legume aphids), nectar to long-tongued pollinators, pollen and extra-floral nectar to natural enemies and pollinators. We expect that 1) multi-functional plant diversification will favour beneficial flower visitors, increasing aphid parasitoid, bee and hoverfly abundances. Depending on their morphological traits, the different groups should use different resources provided by legume-crops. If beneficial insects are not enhanced conjointly by this diversification strategy, two mechanisms can be expected: 2.a) the different functional groups have contrasted responses to local and landscape variables, or

2.b) negative interactions among those insects that share the same resources or micro-habitat disrupt their enhancement and the ES they provide. We expect bees to be the superior competitors, and to potentially disrupt biological control of aphids by parasitoids.

2. Material and methods

2.1. Biological models

We focused on a within-field diversification strategy that consists in intercropping cultivated leguminous plants (faba bean (*Vicia faba* L.), pea (*Pisum sativum* L.), common vetch (*Vicia sativa* L.)) with cereals. The target pests are cereal aphids, for which three main species in Brittany can be found: *Sitobion avenae* (Fabricius, 1794), *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849), and *Rhopalosiphum padi* (L.). Cereal aphids are parasitized by braconid parasitoids from the Aphidiinae family (mainly from the genera *Aphidius*, but also *Ephedrus* and *Praon*).

Intercropping cultivated leguminous plants with cereals is a commonly used practice in Western Europe for organic cattle fodder. In addition to numerous ecosystem services provided by those intercrops (e.g. nitrogen fixation, soil decompaction, weed limitation, higher cereal grain protein content (Bedoussac et al., 2015; Everwand et al., 2017)), the question of the role of leguminous crops in supporting farmland biodiversity has been raised (Beyer et al., 2020; Everwand et al., 2017). Indeed, legume-specific traits provide multiple resources to a wide range of insects. Those plants host several legume-specialist aphid species, such as *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) or *Aphis fabae* (Scopoli, 1763), that are used as preys or hosts by several natural enemies including predatory hoverflies (Almohamad et al., 2007) and generalist cereal aphid parasitoids (Cameron et al., 1984). The morphology of the flower provides difficult access to floral nectar and requires force to open the flower, which limits its visits only to large and long-tongued insects, such as some *Bombus* species (Bailes et al., 2018). However, legume nectar can also be accessible to mean and short tongued insects, through nectar robbing behaviours: short-tongued bumblebees can make a hole at the basis of the corolla (primary robbing), and several generalist pollinators such as the honeybee *Apis mellifera* can use this hole to access nectar as well (secondary robbing) (Free, 1962; Pierre et al., 1996). Some leguminous crops, such as faba bean (*Vicia faba* L.) and common vetch (*Vicia sativa* L.) are also known

to secrete extra-floral nectar (EFN) on stipules which is easily accessible to short-mouthed insects such as parasitoids (Bugg et al., 1989), and has been shown to increase their parasitism rate (Géneau et al., 2012; Jamont et al., 2013). Generalist bees, short-tongued bees and hoverflies were also observed using EFN (Free, 1962). EFN is available during a much longer period than floral nectar (Pacini et al., 2003).

2.2. Study site and experimental design

The experiment was carried out in spring 2019 in Brittany (western France), south of Rennes (Long Term Ecological Research site “Zone Atelier Armorique”, <https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique>) (Cartographic representation in S1, Table S2). This agricultural area is dominated by annual crops (mainly winter cereals and spring maize) and grasslands; semi-natural habitats (woody areas and hedgerows) are scattered in this mosaic in an increasing percentage from 0.1 to 30% of land-use (Puech et al., 2015) (see Table S2). Organic winter cereal fields intercropped with flowering leguminous plant crops (hereafter called “mixed crops”, n=13) were compared with organic winter cereal fields with no added cultivated flowers (hereafter called “cereal crops”, n=11). Cereals were commonly a mixture of triticale (*Triticosecale spp.*), oat (*Avena sativa* L.), spelt and/or wheat (*Triticum spp.*). In mixed crops, cereal fields were sown mixed with faba bean (*Vicia faba* L.), sometimes complemented with pea (*Pisum sativum* L.) or common vetch (*Vicia sativa* L.).

2.3. Insect sampling

Parasitoid sampling and aphid parasitism rate measurement: Aphid mummy abundance (i.e. last parasitoid larval instar) was used as a proxy of adult parasitoid abundance in the field, as they are easily countable in the field. In each field, the number of alive and mummified aphids was scored on 30 cereal plants (with a mean of 4 stems per plant, i.e. 200 stems per field) contaminated with aphids (either alive or mummified). Aphid parasitism rate (i.e. aphid control) was measured as the number of aphid mummies divided by the total number of aphids (alive and mummified). Parasitoid abundance and aphid parasitism rates were assessed every week or every two weeks from April to June, during six sampling sessions.

Pollinator sampling: Flower visitor abundances in both crop types were assessed over six sampling dates during peak flowering of the leguminous crops (April and May 2019).

Visual counts of flower-visiting insects were performed along 50 meter-long transects in the crop (corresponding to an area of 100 m²), parallel to the field border, between 10:00 and 18:00 h on warm and sunny days to coincide with the peak insect activity (Pontin et al., 2006). Pollinators were visually separated in 5 easily recognizable groups: honeybees (*Apis mellifera* L.), bumblebees (*Bombus* spp.), large wild bees (other Apoidea more than 1 cm long), small wild bees (other Apoidea less than 1 cm long) and hoverflies (Syrphidae). Hoverflies were discriminated as aphidophagous (Syrphinae family) or non-aphidophagous (Eristalinae or Microdontinae family) because they are expected to respond differently to legume-diversification. Due to very small sample size, non-aphidophagous hoverflies were discarded from the analyses. Parasitoid were not included in the visual transect due to the difficulty and scarcity to see them active on flowers. Abundances were recorded on the different resources available in the fields : on cultivated resources (faba bean, pea or vetch through the flower's main opening (foraging for pollen or nectar), through nectar robbing (primary or secondary), on extra-floral nectaries when available (on faba bean and vetch)), or other spontaneous flowering plant in the field (weeds, present in both crop types). Non-feeding insects were counted in global abundances of flower-visitors visiting the fields but were discarded from the analyses on resource use.

2.4. Local and landscape description variables

Local variables: Cultivated plant coverage (cereal, faba bean, pea and vetch) in mixed crops and spontaneous plant coverage in both crop types were assessed visually with Braün-Blanquet abundance indices on three 1 m² quadrats randomly chosen in the field six times in the season (Braün-Blanquet, 1932). As there was no effect of the sampling date on plant coverage and to have the best representativity of each field, mean coverages of the 24 m² plots per field were used in the analyses.

Landscape variables: Land cover maps in a 1000 m radius circle centered on each studied field was digitized from ortho-photographs using QGIS 3.10.1 (QGIS Development Team, 2020). Land cover types were categorized in eight categories: cereal crops, cereal-leguminous intercrops, other legume crops, other mass-flowering crops (e.g. oilseed rape, sunflower, orchards), other non-flowering crops (e.g. maize), woody habitats (woodlands, hedgerows, fallows), grassland habitats (grasslands, herbaceous strips) and urban areas (roads, buildings, gardens) (Table S1). Landscape metrics were computed using CHLOE

4.0 (Boussard and Baudry, 2017). To account for the different responses of the functional groups to different spatial scales, landscape metrics were computed in 100m, 500m and 1000m radius circles. Landscape composition was described with the proportion of surface area covered by each habitat type (except urban areas that were excluded from the analyses). Landscape configuration was described with the mean patch size, edge length (m), edge length between woody and crop habitat patches (to account for possible insect spillover between non crop and crop habitats (Tscharntke et al., 2005)) (m) and hedgerow length (m).

2.5. Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the Rstudio statistical program version 3.6.1 (R Core Team, 2019). Spatial auto-correlation between the sampled field was checked on each functional group with a Moran I test from the *ape* 5.4.1 package (Paradis and Schliep, 2019). No spatial auto-correlation was detected.

Flower visitor abundances : The effect of crop type (mixed crop versus cereal crop) and the sampling week on each beneficial flower-visitor group abundances (parasitoid (mummies), honeybee, bumblebee, small-sized bee, large-sized bee, aphidophagous hoverfly) were assessed with generalized linear mixed models (GLMMs). As abundance data were over-dispersed, models were fitted with a quasipoisson distribution (“*glmmPQL*” function from the *MASS* package (Venables et al., 2002)). Sampled field was added as a random effect to account for temporal correlation between sessions.

Local and landscape variables: To analyze the effects of local (plant coverage) and landscape (habitat composition and configuration) variables on the response variables (ES provider abundances), a three-step method based on Puech et al. (2014) and Aviron et al. (2018) was used. (1) First, variables were pre-selected based on their importance in explaining functional group abundances, assessed by the conditional Importance Score (IS), using random forest analyses from the R *party* 1.3-5 package (Strobl et al., 2009). Random forests were grown on a basis of 1000 trees, and model stabilities were checked on 40 seeds. The IS used to rank the variables were the average of those 40 repetitions. Only variables presenting an IS with an absolute value higher than the lowest negative IS value was kept in GLM models. (2) Correlations among those variables were checked with a Spearman’s rank correlation test; when two variables were highly correlated ($|r_s| > 0.7$),

only the most important one (based on the IS) was kept in the final model. (3) Generalized Linear Models (GLMs) were used to test the effect of the pre-selected variables on each functional group abundances, using quasipoisson distribution with a “log” link function. All description variables pre-selected in step (1) and (2) for each functional group, as well as their interaction, were included in the same model.

Relationship between aphid parasitism rate and pollinator abundances: To test how resultant aphid parasitism rate was correlated to the abundance of other flower visitors, we tested the effect of each pollinator group abundance on the cereal aphid parasitism rate two weeks later (corresponding to the end of the development of the eggs laid by adult parasitoids that occurred simultaneously with the bees at those temperatures (Le Lann et al., 2011)). We had six sessions that combined pollinator abundance and parasitism rate 2 weeks later. Aphid parasitism rate was analyzed by creating a two-vector response variable binding the abundance of mummies and the abundance of aphids per field (*cbind* command) (Crawley, 2005) in a GLMM model specified with a binomial error distribution (link function: “logit”, function *glmer* from the “lme4” package (Bates et al., 2014)). The response variable was explained by the abundance of the pollinator group (one model per group) crop type and sampling date as fixed effects, two by two interactions, and the field site as a random effect.

All models were simplified by removing one by one interactions with the highest p-value. Significance of each variable was assessed with a type II sums of squares (“Anova” command for the *car* package). For each model, post-hoc tests were completed with the *emmeans* package (Lenth, 2018). Graphs were obtained with the *ggplot2* package (Wickham and Chang, 2014). Model assumptions were checked visually following Zuur et al.(2009).

3. Results

3.1. Effect of local floral diversification on beneficial insects – resource use at the plant scale

During the 5 sampling sessions, 14 210 live aphids, 1 394 aphid mummies, 301 honeybees, 683 bumblebees, 99 small wild bees and 85 large wild bees and 142 aphidophagous hoverflies were sampled. Aphid mummy abundances, i.e. parasitoid abundances, were best explained by the interaction between crop type and sampling

week ($\chi^2 = 21.4$; $df=4$; $p<0.001$), with a higher value in mixed crops beginning of June (week 23) (Fig.2a). No significant difference between crop types was found during the other sampling weeks. Honeybees, bumblebees and large wild bees were more abundant in mixed crops than in cereal crops in every sampled week (respectively $\chi^2 = 23.7$; $df=1$; $p<0.001$, $\chi^2 = 46.4$; $df=1$; $p<0.001$, and $\chi^2 = 11.1$; $df=1$; $p<0.001$) (Fig.2c, d, f). Small wild bee abundance was not affected by crop type ($\chi^2 = 0.04$; $df=1$; $p=0.84$) (Fig.2e). Aphidophagous hoverflies were more abundant in mixed crops during weeks 18 and 22 (interaction Type:Week $\chi^2 = 10.6$; $df=4$; $p=0.032$) (Fig.2b). Honeybees visited mainly faba bean flowers (41.8%), vetch extra-floral nectar (28.7%) and practiced faba bean secondary robbing (14.6%) (Fig. 3). Bumblebees were mainly observed practicing nectar robbing on faba bean (64.9%). The vast majority of hoverflies, small wild bees and large wild bees were observed on spontaneous flowers (respectively 93.0%, 90.5% and 54%). Large bees also visited faba bean flowers (28%).

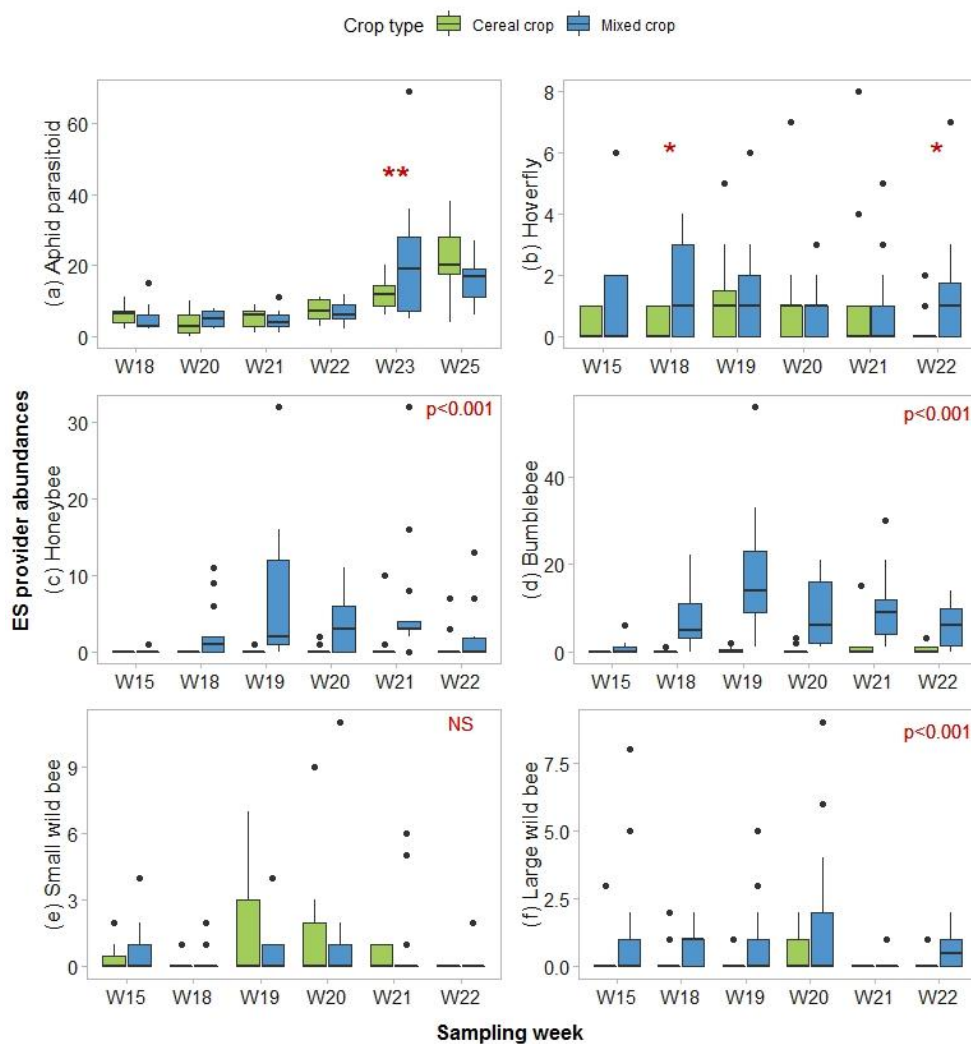


Figure 2. Distribution of the mean abundances of each ES provider sampled groups ((a) Aphid parasitoids (mummies), (b) aphidophagous hoverflies, (c) honeybees, (d) bumblebees, (e) small wild bees and (f) large wild bees), in cereal crops (green) and mixed crops (blue) at the different sampling sessions (number of the week from the 1st of January 2019). Horizontal lines represent the median. The significance of the effect of crop type is indicated in red. When the interaction crop type – sampling week is significant, significance levels between crop types are represented with asterisks: *: p -value < 0.05; **: p -value < 0.01; ***: p -value < 0.001.

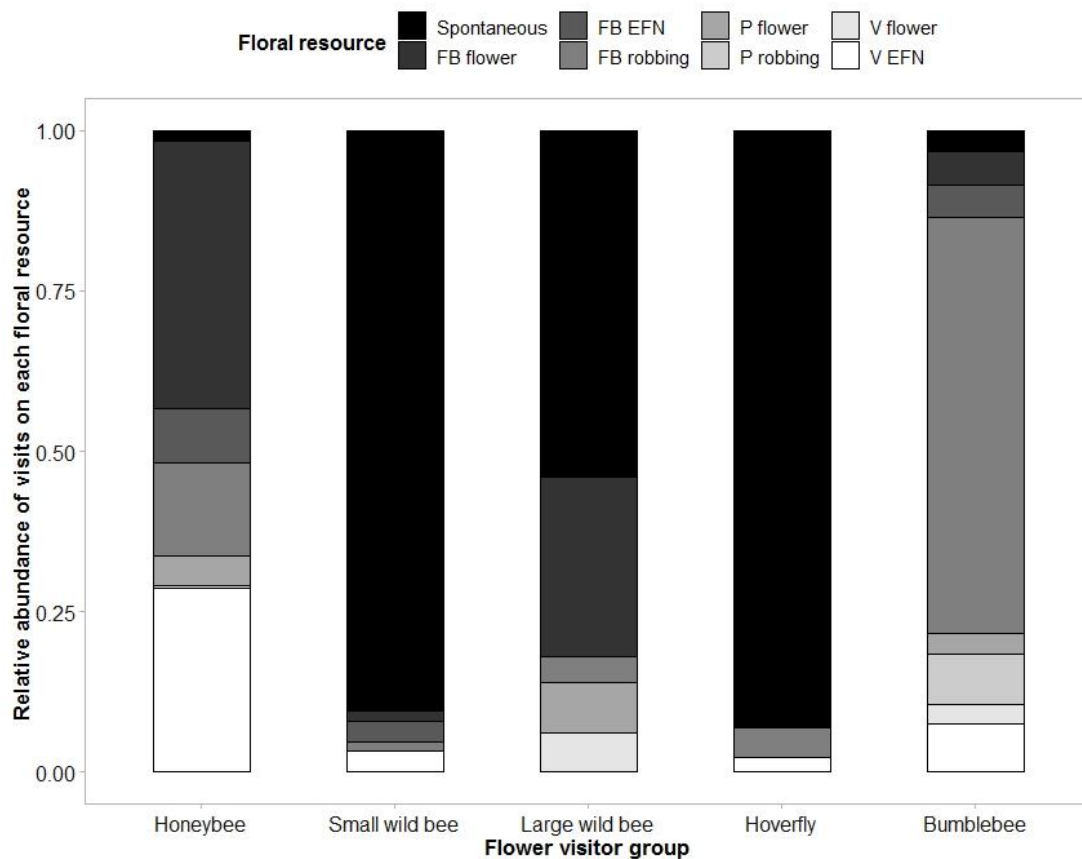


Figure 3. Relative abundance of visits of each resource type per flower visitor group (FB= faba bean, P = Pea, V= common vetch, EFN=extra-floral nectar).

3.2. ES provider responses to local and landscape variables

Aphid mummy abundances responded negatively to cereal land cover in a 1000 m radius ($\chi^2 = 8.89$; $df=1$; $p=0.003$, $R^2=0.26$) (Fig. 4). Aphidophagous hoverflies were positively affected by hedgerow length in a 1000 m radius circle ($\chi^2 = 7.0$; $df=1$; $p=0.008$) (Fig. 4). Honeybee abundances were negatively affected by cereal cover in the fields ($\chi^2 = 12.3$; $df=1$; $p<0.001$) and positively affected by the percentage of bare ground cover of mixed crops in a 100m radius ($\chi^2 = 4.4$; $df=1$; $p=0.036$) (Fig. 4). Bumblebee abundances were

positively affected by the interaction between local faba bean cover and land cover of faba bean in a 100m radius ($\chi^2 = 10.0$; $df=1$; $p=0.0016$) (Fig. 4). Small wild bees were positively affected by hedgerow length in a 1000 m radius circle ($\chi^2 = 25.5$; $df=1$; $p<0.001$), while large wild bees were negatively affected by local cereal cover ($\chi^2 = 9.7$; $df=1$; $p=0.0018$) (Fig. 4).

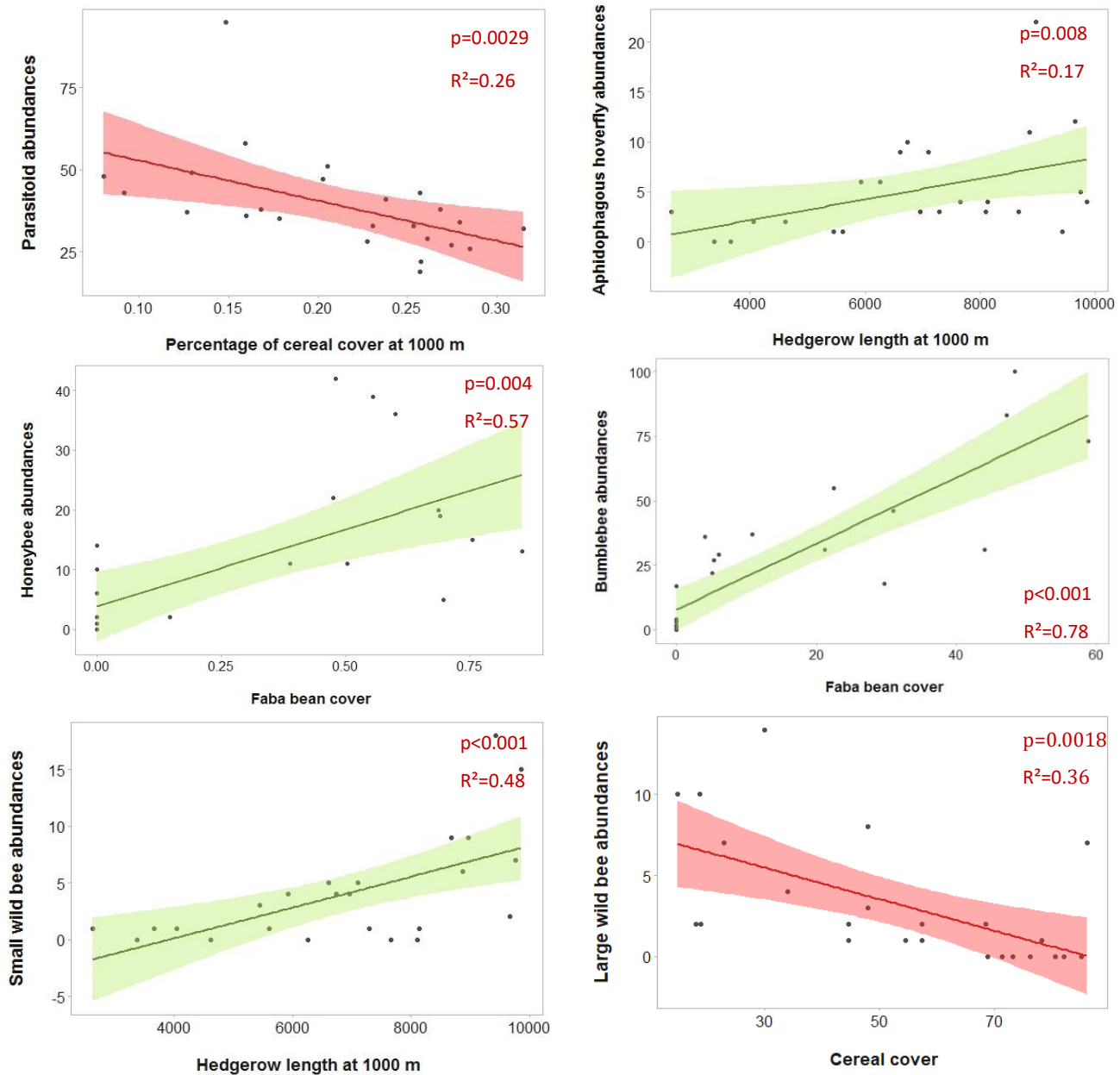


Figure 4. Linear regression of the variable explaining the best the abundance of parasitoids, hoverflies, honeybees, bumblebees, small wild bees and large wild bees.

3.3. Effect of pollinator abundances on the resultant biological control of aphids

Aphid parasitism rate of each field was negatively correlated with the abundance of honeybees visiting this same field ($\chi^2 = 10.9$; $df=1$; $p<0.001$) for both crop types and all sampling weeks (Fig. 5). Neither bumblebees, other wild bees nor hoverflies were correlated with aphid parasitism rate.

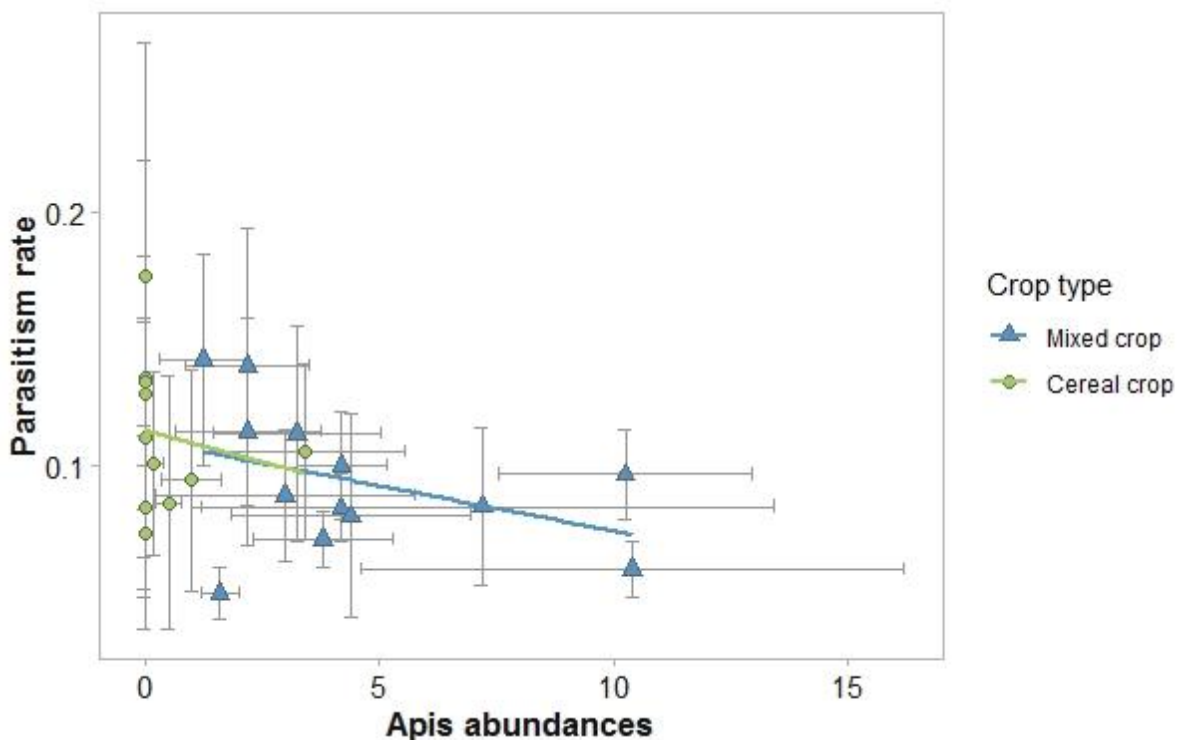


Figure 5. Mean parasitism rate per field depending on the abundance of honeybees visiting this same field in cereal crops (green circles) and mixed crops (blue triangles). The error bars represent the standard deviation to the mean.

4. Discussion

Increasing simultaneously several beneficial insects and their ecosystem service, either in an additive or in a synergistic way, is a promising way to meet the goals of biodiversity conservation and production of agricultural needs. Our study provides pathways to untangle the different factors driving the effectiveness of multi-functional agri-environmental schemes to favour multiple ES provider groups. Contrary to our hypothesis, the intercropping of legume-plants benefitted long-tongued and

opportunistic bees, and favoured natural enemies in a limited amount. Moreover, each ES provider group responded differently to the different resources at different scales. Finally, a negative correlation between the resultant regulation service and honeybee visits in the field uncovered possible antagonistic effects of plant diversification. We propose here a multi-scale evaluation of the effects that could explain this result.

The multi-functional diversification of cereal crops had mixed effects on the different functional insect groups. Despite the multiple resource trait provided with the intercropping of legume plants, not all ES provider groups were favoured. Honeybees, bumblebees and large wild bees were broadly more abundant in mixed crops during the whole flowering season. Honeybees and bumblebees are known to be attracted to mass-flowering crops (Rollin et al., 2013; Westphal et al., 2003) due to the high amount of resources produced. These species are usually more generalist (except some bumblebee species) and opportunistic. Floral resource use analysis also supported this idea of highly opportunistic behaviours, as honeybees and bumblebees used many different types of legumes resources (through the flower (probably for pollen for *A. mellifera*), by robbing nectar and on EFN). On the contrary, wild bees are usually known to prefer spontaneous resources and semi-natural habitats (Rollin et al., 2013). We show here, on the contrary to Beyer et al. (2020), that legume crops can also provide interesting resources for large wild bees. Although we did not identify the bee to the species level, it is probable that the large wild bees sampled in mixed crop fields were legume-specialist bees. Indeed, they were observed foraging mainly into the flowers, i.e. for pollen or nectar, which suggests a long-tongue specialization. Small wild bees were not affected by crop type, and hoverflies were slightly more abundant in mixed crops during certain weeks. These two groups responded in a similar manner to local plant use, with more than 90% of small wild bees and aphidophagous hoverflies observed feeding on spontaneous flowers. Therefore, the presence of spontaneous flowers in pure cereal crops might explain that small wild bees and hoverflies are as important on the two types of crops. The slight increase of hoverflies in mixed crops during two sessions might thus be more related to laying behaviours of females, that are showed to be attracted to the complex legume-legume aphids to lay their eggs. Therefore, females aphidophagous hoverflies may have been more attracted to mixed crops, and then spillover onto spontaneous flower resources to feed. Finally, aphid parasitoid abundances were higher in mixed crops only during one session. This was a

surprising result as they used alternative hosts present on legume crops, and have been shown in other studies to use EFN in the field (Pollier et al., 2016).

Effects of floral addition on parasitoid abundances may have been counter-balanced by landscape or biotic interactions. In this study, we aimed at comparing the responses of the different groups to landscape elements at different spatial scales by focusing on the effect of local (flower cover and floral elements 100 m around the sampled field) and landscape (floral element cover at 500 and 1000 m around the sampled field, and complexity) on each group. Our results show that different groups showed contrasted responses to landscape elements, at different scales.

Bumblebee and honeybee abundances were primarily explained by local legume resources (cover percentage in the field, and land use at 100 m around the field). Small wild bees and hoverflies were affected positively by the length of hedgerows in a 1 km radius circle. Semi-natural habitats might provide more diverse resources that better meet the needs of those organisms (Steffan-Dewenter et al., 2002; Vialatte et al., 2017). On the contrary, parasitoids responded to a 1 km radius around the field, with a decrease with increasing cereal cover. Thies et al. (2005) showed a diminution of cereal aphid parasitism rate with increasing cover of arable land, but did not distinguish the different crops (cereal crops are resource habitats, so its effects should be different than non-resource habitats). The authors related this result to the benefit of more structurally complex landscapes, but we show here that a large amount of cereal crops nearby might dilute host resources. Overall, few local and landscape variables explained ES provider abundances (only one or two variables per group). Landscape complexity (i.e. edge density) affected neither of the ES providers, which was surprising as it is known to have a positive effect of all groups studied (maybe except honeybees) (Martin et al., 2019; Shackelford et al., 2013). Nevertheless, our study focuses on one region only, whereas meta-analyses consider several different regions, so the differential of complexity might not be great enough between our fields to impact observed abundances.

Studying several ES provider groups simultaneously with the same diversification scheme allowed to check for possible synergistic or antagonistic effects of floral elements. We found, for the first time, a negative correlation between parasitoid parasitism rate and honeybee abundances. Such a negative correlation could be explained either by opposed responses of ES providers to the same local or landscape variables, or negative

interactions among ES provider groups. Honeybees and parasitoids do not respond to similar environmental variables, as seen above, suggesting an additive effect of floral elements on their enhancement. Therefore, we can suggest that negative interactions between pollinators and parasitoids limited the effectiveness of adult parasitoid to control aphids, leading to decreased parasitism rate. Organisms can interact negatively when they share similar resources through competition, either by the depletion of resources (i.e. exploitative competition) or the physical prevention of the access to the resource (interference competition). The greatest the niche overlap is (the closest niche), the greatest the competition is expected to be (Pianka, 1980). For this reason, competition is usually studied between closely related species. Nevertheless, organisms from very distinct groups sharing similar habitats and resources at a differential use extent, could also compete. Parasitoids were shown to use EFN in faba bean fields (Bugg et al., 1989), which happened to be highly visited by honeybees. Indeed, contrary to our hypothesis stating that mainly short-mouthed insects would use EFN, honeybees and bumblebees were the main species visiting extra-floral nectaries. Nevertheless, the negative correlation between honeybee abundances and parasitism rate was also true in cereal crops (although there was a lot of null values for honeybee visits), and no negative correlation was found between bumblebee abundances and parasitism rate, suggesting that exploitative competition for EFN is not the main mechanism underlying ES antagonism. Honeybees are also known to visit cereal, either for pollen collection, or aphid honeydew collection. In such a case, interference competition could happen, and honeybees could prevent the access of aphids to parasitoids, limiting aphid parasitism rate. Nevertheless, we did not observe any honeybee visits on cereals during our transect walks. Identifying honeybees as disruptive organisms is not new, although their impact on parasitoids is suggested for the first time. In a study on oilseed rape mass-flowering crops, the addition of honeybee hives next to the field was shown to increase honeybee abundances in the fields and decreased other flower visitors (Lindström et al., 2016). Although the mechanism of exploitative or interference competition was not determined, aggressive behaviours of honeybee individuals was raised several times (Gross and Mackay, 1998; Pinkus-Rendon et al., 2005; Rogers et al., 2013), with honeybees observed disturbing other flower visiting insects from foraging.

The interaction between honeybees and parasitoids may have been a mechanism disrupting aphid control in our study. Although this result is only correlative, this result

provides the first *in natura* signal of a possible antagonism among beneficial insects supporting pollination and biological control of pests. Several arguments support this hypothesis, but manipulative experiments are needed to understand the mechanisms by which this interaction occurs, and to quantify the effect on parasitoid fitness, population and aphid control efficiency.

References

- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N., Tschumi, M., Blaauw, B., Bommarco, R., Campbell, A., Dainese, M., Drummond, F., Entling, M., et al. (2020). Global synthesis of the effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., and Haubruge, E. (2007). Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomol. Exp. Appl.* *125*, 13–21.
- Ambrosino, M.D., Luna, J.M., Jepson, P.C., and Wratten, S.D. (2006). Relative frequencies of visits to selected insectary plants by predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae), Other Beneficial Insects, and Herbivores. *Environ. Entomol.* *35*, 394–400.
- Aviron, S., Lalechère, E., Duflot, R., Parisey, N., and Poggi, S. (2018). Connectivity of cropped vs. semi-natural habitats mediates biodiversity: A case study of carabid beetles communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* *268*, 34–43.
- Bailes, E.J., Pattrick, J.G., and Glover, B.J. (2018). An analysis of the energetic reward offered by field bean (*Vicia faba*) flowers: Nectar, pollen, and operative force. *Ecol. Evol.* *8*, 3161–3171.
- Balzan, M.V. (2017). Flowering banker plants for the delivery of multiple agroecosystem services. *Arthropod-Plant Interact.* *11*, 743–754.
- Bartual, A.M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., et al. (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* *279*, 43–52.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4.
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E.S., Prieur, L., and Justes, E. (2015). Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* *35*, 911–935.

- Bennett, E.M., Peterson, G.D., and Gordon, L.J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services: Relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* *12*, 1394–1404.
- Beyer, N., Gabriel, D., Kirsch, F., Schulz-Kesting, K., Dauber, J., and Westphal, C. (2020). Functional groups of wild bees respond differently to faba bean (*Vicia faba* L.) cultivation at landscape scale. *J. Appl. Ecol.*
- Boussard, H., and Baudry, J. (2017). *Chloe4.0: A software for landscape pattern analysis.*
- Braün-Blanquet, J. (1932). *Plant sociology. The study of plant communities.* First ed. Plant Sociol. Study Plant Communities First Ed.
- Bugg, R.L., Ellis, R.T., and Carlson, R.W. (1989). Ichneumonidae (Hymenoptera) using extrafloral nectar of Faba bean (*Vicia Faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biol. Agric. Hortic.*
- Cameron, P.J., Powell, W., and Loxdale, H.D. (1984). Reservoirs for *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), a polyphagous parasitoid of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* *74*, 647–656.
- Campbell, A., Wilby, A., Sutton, P., and Wäckers, F. (2017). Getting More Power from Your Flowers: Multi-Functional Flower Strips Enhance Pollinators and Pest Control Agents in Apple Orchards. *Insects* *8*, 101.
- Campbell, A.J., Biesmeijer, J.C., Varma, V., and Wäckers, F.L. (2012a). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic Appl. Ecol.* *13*, 363–370.
- Campbell, A.J., Sutton, P., Wilby, A., and Wäckers, F.L. (2012b). Improving pest control and pollination services in cider orchards by means of ‘multi-functional’ flowering strips. p. 9.
- Crawley, M.J. (2005). *Statistics: An Introduction using R* (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.).
- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., et al. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* *13*.
- Everwand, G., Cass, S., Dauber, J., Williams, M., and Stout, J. (2017). Legume Crops and Biodiversity. In *Legumes in Cropping Systems*, (CAB International), p.
- Free, J.B. (1962). The behaviour of honeybees visiting field beans (*Vicia faba*). *J. Anim. Ecol.* *31*, 497.
- Garibaldi, L.A., Andersson, G.K.S., Requier, F., Fijen, T.P.M., Hipólito, J., Kleijn, D., Pérez-Méndez, N., and Rollin, O. (2018). Complementarity and synergisms among ecosystem services supporting crop yield. *Glob. Food Secur.* *17*, 38–47.
- Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Daniel, C., and Balmer, O. (2012). Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic Appl. Ecol.* *13*, 85–93.

- Gross, C.L., and Mackay, D. (1998). Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biol. Conserv.* 10.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., and You, M. (2017). Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 91–109.
- Jamont, M., Crépellière, S., and Jaloux, B. (2013). Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biol. Control* 65, 271–277.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., and Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Le Lann, C., Wardziak, T., Baaren, J. van, and Alphen, J.J.M. van (2011). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Funct. Ecol.* 25, 641–651.
- Lee, J.C., and Heimpel, G.E. (2003). Nectar availability and parasitoid sugar feeding. In *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 220–225.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., and Smith, H.G. (2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20161641.
- Lundin, O., Smith, H.G., Rundlöf, M., and Bommarco, R. (2012). When ecosystem services interact: crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122243–20122243.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., et al. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol. Lett.* 22, 1083–1094.
- Paradis, E., and Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in {R}. *Bioinformatics* 35, 526–528.
- Pianka, E.R. (1980). Guild Structure in Desert Lizards. *Oikos* 35, 194–201.
- Pierre, J., Le Guen, J., Pham Delègue, M.H., Mesquida, J., Marilleau, R., and Morin, G. (1996). Comparative study of nectar secretion and attractivity to bees of two lines of spring-type faba bean (*Vicia faba* L. var *equina* Steudel). *Apidologie* 27, 65–75.
- Pinkus-Rendon, M.A., Parra-Tabla, V., and Meléndez-Ramírez, V. (2005). Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. *Can. Entomol.* 137, 441–449.
- Pollier, A., Dosdat, S., Tricault, Y., Bischoff, A., Plantegenest, M., and Jaloux, B. (2016). Using the stable isotope marker ¹³C to study extrafloral nectar uptake by parasitoids under controlled conditions and in the field. *Entomol. Exp. Appl.* 161, 131–140.

- Pontin, D.R., Wade, M.R., Kehrl, P., and Wratten, S.D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Ann. Appl. Biol.* *148*, 39–47.
- Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S., and Aviron, S. (2014). Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agric. Ecosyst. Environ.* *194*, 48–57.
- Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., and Aviron, S. (2015). Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landsc. Ecol.* *30*, 125–140.
- QGIS Development Team (2020). QGIS Geographic Information System (Open Source Geospatial Foundation).
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. (Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing).
- Rogers, S.R., Cajamarca, P., Tarpy, D.R., and Burrack, H.J. (2013). Honey bees and bumble bees respond differently to inter- and intra-specific encounters. *Apidologie* *44*, 621–629.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., and Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* *179*, 78–86.
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., and Sait, S.M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops: Comparison of pollinators and natural enemies. *Biol. Rev.* *88*, 1002–1021.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., and Tscharrntke, T. (2002). Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds. *Ecology* *83*, 1421–1432.
- Straub, C.S., Finke, D.L., and Snyder, W.E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* *45*, 225–237.
- Strobl, C., Hothorn, T., and Zeileis, A. (2009). Party on! *R J.* *1*, 14–17.
- Thies, C., Roschewitz, I., and Tscharrntke, T. (2005). The Landscape Context of Cereal Aphid-Parasitoid Interactions. *Proc. Biol. Sci.* *272*, 203–210.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* *418*, 671–677.
- Tscharrntke, T., Rand, T.A., and Bianchi, F.J.J.A. (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop—noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.* *42*, 421–432.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., and Isbn, S. (2002). *Statistics Complements to Modern Applied Statistics with S* Fourth edition by.

Vialatte, A., Tsafack, N., Hassan, D.A., Duflot, R., Plantegenest, M., Ouin, A., Villenave-Chasset, J., and Ernoult, A. (2017). Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields. *Landsc. Ecol.* *32*, 465–480.

Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tscharntke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* *6*, 961–965.

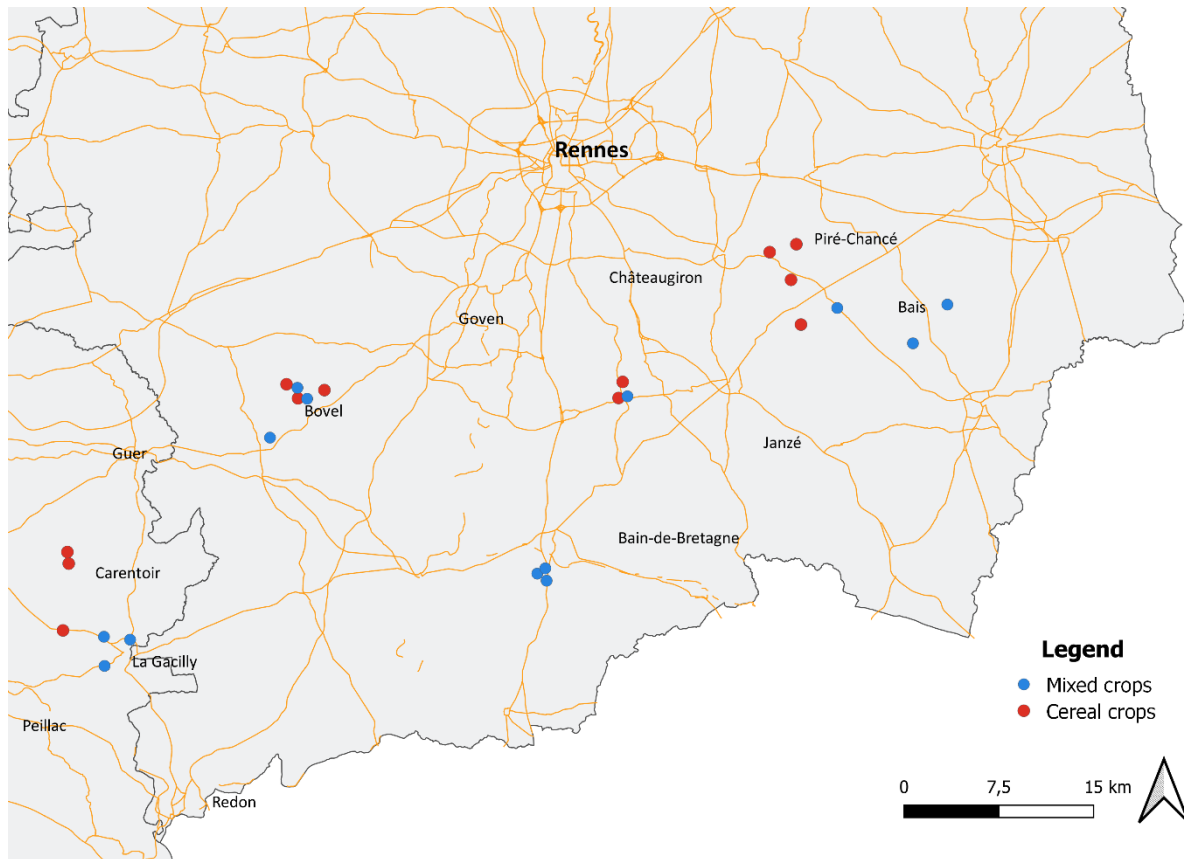
Wickham, H., and Chang, W. (2014). Package “ggplot2.”

Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., and Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* *159*, 112–122.

Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* (New York: Springer-Verlag).

Supporting information

S1. Cartographic representation of the sampled fields. Cereal crop fields are represented by red dots and mixed crop fields are represented by blue dots.



Field ID	X	Y	1000_EL	1000_MPS	1000_HL	1000_PCC	1000_PMC	1000_POIC	1000_POEC	1000_POC	1000_PW	1000_PGL	500_EL	500_MPS	500_HL	500_PCC	500_PMC	500_POIC	500_POEC	500_POC	500_PW	500_PGL
C01	368217.85	6781427.72	108862	0.49105	8965	0.23825	0	0.00439	0.01302	0.15193	0.03084	0.33166	25772	0.47306	2241	0.22487	0	0.05182	0.26985	0.04325	0.22732	
C02	356206.92	6770676.84	106752	0.47721	9427	0.26852	0.01757	0	0.01888	0.12034	0.10447	0.29014	26884	0.41114	2103	0.30904	0.04365	0	0	0.06426	0.04641	0.30496
C03	332673.72	6772118.06	83674	0.49028	7659	0.25765	0.00866	0.00957	0.06529	0.1349	0.04247	0.37012	19578	0.71389	1220	0.37229	0	0.01428	0.08688	0.13443	0.06385	0.22075
C04	330696.35	6772525.45	96246	0.46081	6954	0.25731	0.04617	0.01132	0.02766	0.07514	0.1779	0.25763	23758	0.43147	1767	0.31916	0.16892	0	0.04921	0.02632	0.1571	0.23327
C05	370339.18	6781928.89	75856	0.66272	5612	0.26138	0	0.06296	0.05035	0.30615	0.02089	0.21352	23256	0.35695	1955	0.33276	0	0.07455	0	0.17029	0.01683	0.30857
C06	369765.01	6779169.92	82092	0.37547	6735	0.17856	0.04953	0.02535	0.00414	0.32918	0.01572	0.26653	21636	0.38307	2010	0.2041	0.09132	0.00814	0	0.29642	0.01541	0.27623
C07	370347.95	6775629.03	83126	0.6837	4618	0.15975	0.0322	0.02567	0.01088	0.15771	0.08468	0.39119	22886	0.52704	1365	0.20628	0	0.04242	0	0.17094	0.12292	0.34304
C08	356110.2	6771946.81	92398	0.49123	8672	0.25366	0	0.00706	0.00978	0.11033	0.02876	0.42759	21734	0.45656	2082	0.22268	0	0	0	0.11074	0.01061	0.52358
C10	310928.55	6755206.68	50936	1.34692	7288	0.09163	0	0.02688	0.03535	0.09137	0.56994	0.15511	15594	0.9816	2193	0.10295	0	0.02615	0.1065	0.08822	0.45799	0.18949
C11	311684.04	6761002.04	67506	1.03997	4053	0.1684	0	0.05429	0.0168	0.21751	0.29526	0.18287	17294	0.92386	767	0.23591	0	0.16726	0.0056	0.20814	0.21072	0.13571
C12	311681.33	6761333.61	59986	1.10864	3376	0.12908	0	0.05429	0.01086	0.16178	0.35077	0.19354	17252	0.88234	763	0.17416	0	0.20063	0	0.24092	0.12128	0.17144
M01	348515.23	6757322.56	86444	0.48053	5454	0.23066	0.06452	0	0.07654	0.15063	0.04123	0.34378	22330	0.36525	1645	0.20023	0.08115	0	0.11032	0.10122	0.0262	0.40716
M02	349216.63	6756725.57	82818	0.45453	6603	0.28529	0.06658	0	0.08369	0.1507	0.05855	0.25462	19926	0.82661	1666	0.42286	0.1738	0	0	0.19453	0.01739	0.11456
M03	381911.87	6776560.53	93154	0.41744	9752	0.22744	0.0058	0.01478	0.00192	0.30009	0.0407	0.33188	28104	0.36188	3339	0.12368	0.02321	0.02889	0.00767	0.16266	0.0537	0.53014
M04	373265.14	6776766.07	76752	0.7813	6263	0.31542	0.00946	0.08421	0.02841	0.2245	0.07739	0.18005	22258	0.51663	2519	0.46737	0	0.05105	0	0.08381	0.04106	0.26498
M05	379049.56	6773676.74	81684	0.53413	8131	0.20544	0.08004	0.00231	0	0.30169	0.03659	0.36779	20182	0.47883	2382	0.1653	0.03216	0	0	0.26203	0.02709	0.46979
M06	348810.36	6757143.71	85902	0.44459	5928	0.27501	0.06658	0	0.07782	0.15208	0.04872	0.28941	25162	0.24237	2554	0.21368	0.19765	0	0.03303	0.09521	0.02163	0.35653
M07	330732.2	6772653.16	99292	0.45029	7105	0.25723	0.04617	0.01132	0.03123	0.06573	0.16629	0.28351	25838	0.35694	2197	0.30354	0.17967	0	0.0566	0.03076	0.14907	0.22606
M08	328171.29	6769266.91	88476	0.76034	3666	0.15934	0.05644	0	0.1556	0.12131	0.0527	0.3101	18646	0.70746	868	0.22633	0.04251	0	0.15814	0.15546	0.07907	0.28662
M09	356417.43	6770797.68	103022	0.46975	9862	0.2797	0.01757	0	0.02006	0.1274	0.08054	0.30907	25730	0.42448	1996	0.21113	0.04365	0	0	0.19435	0.02514	0.30961
M10	330569.25	6773031.69	106620	0.40602	8101	0.2026	0.04617	0.01132	0.05302	0.05308	0.14893	0.35557	26196	0.33848	2415	0.18555	0.15922	0.04527	0.02492	0.10003	0.14581	0.27894
M11	316161.83	6754136.27	118352	0.53747	9657	0.08012	0.00902	0	0.04309	0.06122	0.22332	0.21365	33692	0.41114	2514	0.00651	0.03605	0	0.03796	0.009	0.06882	0.18275
M12	314119.45	6754500.36	107544	0.57387	8865	0.14826	0.01937	0.01839	0.11675	0.0931	0.26267	0.1559	30262	0.36356	2347	0.08341	0.05617	0.06203	0.12525	0.02535	0.14872	0.24773
M13	314017.2	6752207.89	39998	2.85294	2634	0.12685	0.00664	0	0.02909	0.01054	0.72268	0.05233	14748	1.26659	1368	0.20637	0.02654	0	0.06676	0	0.51852	0.07803

Table S2. Information concerning sampled fields, including the crop type (Cereal or Mixed crop), geographical coordinates of the fields in decimal degrees (WGS84), and landscape metrics calculated in 1000, 500 and 100m buffers around the sampled fields. Landscape metrics analysed were the edge length (EL), the mean patch size (MPS), the hedgerow length (HL), the proportion of cereal crops (pCC), the proportion of mixed crops (pMC), the proportion of other leguminous crops (pOLC), the proportion of other entomophilous crops (pOEC), the proportion of other crops (pOC), the proportion of woods (pW) and the proportion of grasslands (pGL).

FieldID	100_EL	100_MPS	100_HL	100_pCC	100_pMC	100_pOLC	100_pOEC	100_pOC	100_pW	100_pGL
C01	762	0.14264	156	0.858	0	0	0.05315	0.00268	0.01989	0.04054
C02	1440	0.13075	125	0.50057	0	0	0	0	0.01593	0.18585
C03	228	0.7845	0	0.93219	0	0	0	0	0.06781	0
C04	932	0.18459	130	0.68885	0.14685	0	0	0	0.01657	0.14774
C05	694	0.24138	115	0.95335	0	0	0	0	0.01466	0.01619
C06	1402	0.3138	221	0.77259	0	0	0	0.08438	0.02817	0
C07	240	0.6276	0	0.9819	0	0	0	0	0	0
C08	922	0.19612	105	0.88235	0	0	0	0	0.01338	0.01606
C10	1522	0.14264	265	0.73576	0	0	0	0	0.03378	0.18802
C11	692	0.44829	0	0.93567	0	0.05073	0	0.23505	0.0682	0.01058
C12	390	0.523	0	0.28821	0	0.2631	0	0.44869	0	0
M01	612	0.1569	65	0.84971	0	0	0	0.142	0.00829	0
M02	1092	0.44829	175	0.12224	0.69152	0	0	0	0.02269	0
M03	1474	0.1046	179	0	0.55577	0	0	0.14353	0.06131	0.18866
M04	1364	0.17433	102	0.69318	0	0	0	0	0.06654	0.07865
M05	822	0.39225	85	0	0.50427	0	0	0.22001	0.01083	0.226
M06	666	0.523	106	0	0.68668	0	0	0	0.01351	0.29713
M07	442	0.7845	52	0.11256	0.85507	0	0	0	0.03238	0
M08	562	0.7845	48	0	0.69688	0	0	0	0.00612	0.297
M09	782	0.24138	85	0	0.755	0	0	0.01759	0.08732	0.11217
M10	1290	0.14943	107	0.01185	0.38967	0	0	0.00229	0.05621	0.46106
M11	1764	0.10123	193	0	0.47597	0	0.04971	0	0.0246	0.18215
M12	922	0.44829	0	0	0.47992	0	0.42129	0.05558	0	0
M13	668	0.523	0	0.07623	0.59987	0	0.14659	0	0.12658	0

CHAPITRE 5

Réponses physiologiques et comportementales de deux ennemis naturels à la compétition par exploitation pour des ressources florales

Article soumis à *Oikos* en mars 2021.

Résumé

Le Théorème de la Valeur Marginale prédit que les organismes se distribuent dans l'environnement à la recherche d'une ressource de façon à maximiser leurs gains tout en minimisant les coûts de recherche. En présence de compétiteurs, les organismes peuvent adapter leur comportement de recherche de nourriture, par exemple en discriminant les patches de ressources les moins profitables. Par exemple, les abeilles sont connues pour éviter les patches de fleurs visités récemment par d'autres insectes floricoles et ainsi de maximiser leur gain en se limitant aux patches les plus profitables.

Dans cette étude, nous cherchons à savoir si d'autres insectes floricoles, le syrphe aphidiphage *Episyrphus balteatus* et le parasitoïde de pucerons *Aphidius colemani*, ont cette capacité à discriminer les patches visités par des compétiteurs supérieurs, soit conspécifiques (*E. balteatus*), soit hétérospécifique (*Bombus terrestris* pour les syrphes, et *B. terrestris* et *E. balteatus* pour les parasitoïdes). La consommation de ressources florales par ces deux ennemis naturels est essentielle et augmente leur longévité et leur fécondité.

Une expérience de non-choix a montré que les individus des deux espèces étaient moins concentrés en sucres lorsqu'ils s'étaient nourris sur des patches exploités par d'autres compétiteurs, suggérant qu'un patch récemment exploité par un compétiteur est limitant en termes de quantité de ressources pour les seconds visiteurs. Contrairement à notre hypothèse, les femelles syrphes visitaient préférentiellement les patches exploités par leur conspécifiques par rapport aux patches non exploités. Ce pattern n'a pas été observé pour les patches exploités par les bourdons. Néanmoins, les femelles syrphes passaient plus de temps de recherche et de nutrition sur les patches non-exploités, suggérant de nouveau que les patches exploités par les syrphes et les bourdons étaient limitants en termes de quantité de ressources. Les femelles parasitoïdes n'avaient pas de préférence de choix de

patch, et ont passé la même durée de recherche de nourriture sur les patches exploités et non-exploités. Nous suggérons que la pression évolutive n'est peut-être pas assez élevée pour que les ennemis naturels aient développé une capacité discriminatoire des fleurs déjà exploitées, ou du moins pas de manière innée. Les capacités d'apprentissage dans un cas de recherche des ressources florales ne sont que peu étudiées pour ces espèces en comparaison avec les abeilles. Notre étude a mis en avant pour la première fois l'utilisation innée d'informations sociales entre des individus *E. balteatus* pour la recherche de ressources florales. Mieux comprendre les stratégies de recherche de ressources florales chez les ennemis naturels, en particulier dans un environnement compétitif, serait intéressant dans un cadre de conservation de ces insectes qui possèdent des fonctions écosystémiques essentielles.

Physiological and behavioural responses of two natural enemies to exploitative competition for floral resources

Ondine Chevrerie*¹, Emma Jeavons*^{1,2}, Cécile Le Lann¹, David Renault^{1,3}, Maëva Floch¹, Thomas Bourgeois¹, Rémi Bodiguel¹, Thierry Fontaine-Breton¹, Joan van Baaren¹

* *These authors contributed equally to the writing of the manuscript*

¹*University of Rennes, CNRS, ECOBIO [(Ecosystèmes, biodiversité, évolution)] - UMR 6553, Rennes, France*

²*Laboratoire de biologie végétale Yves Rocher, La Croix des Archers, 56200 La Gacilly*

³*Institut Universitaire de France, 1 Rue Descartes, Paris, France*

Abstract

Identifying which strategies maximize individual fitness is a key question in behavioural ecology. Organisms are known to adapt their foraging behaviour to their environment in response to abiotic and biotic constraints, such as the distribution of resources or the presence of competitors. In particular, bees are known to avoid recently visited flowers and thus focus their foraging on more rewarding patches. If other flower-visiting insects (for instance natural enemies of pests for which floral resources have determinant effects on their fitness and overall capacity to control pests) have such a discriminative ability remains unknown. Here, we asked if one hoverfly predator (*Episyrphus balteatus*) and one parasitoid (*Aphidius colemani*) have the ability to discriminate recently visited flowers either by *Bombus terrestris* or *E. balteatus* competitors. First, a non-choice experiment was done to measure the effect of previously exploited inflorescences on nutritive (and especially sugar) intake by secondary foragers. *Aphidius colemani* and *E. balteatus* individuals foraging on previously exploited flowers were found less concentrated in sugar compounds, especially in fructose and glucose, suggesting that previously exploited flowers contained less available sugars than unexploited flowers for both species. Nevertheless, individuals did not avoid previously exploited patches in the choice experiment. On the contrary, *E. balteatus* females preferentially landed on inflorescences that had previously been exploited by conspecifics (but not by *B. terrestris*), while *A.*

colemanni did not show preferences between neither inflorescence. Female hoverflies spent more time feeding on unexploited patches, suggesting that exploited patches were resource limited. We suggest that the evolutionary pressure for unexperienced individuals to detect and avoid unrewardable patches may not be strong enough on the species tested, and that a learning process may be needed for individuals to adopt the most rewardable foraging strategy. To our knowledge, this study provides the first evidence of a use of social information among *E. balteatus* individuals in food foraging strategies.

1. Introduction

In natural environments, the spatio-temporal availability of trophic resources varies in terms of quality, quantity and distribution (Possingham, 1989). To maintain their fitness optimal, organism have thus developed a range of on-time responses, including adjustments of their foraging strategy, so that nutrition permanently provides the highest benefit (in terms of reproduction or energy intake) at the smallest cost (energy loss or risk) (the Optimal Foraging Theory, (Charnov, 1976; Pyke et al., 1977)). The plastic nature of this strategy has been demonstrated in a range of organisms, whose trophic behaviour was adjusted in response to abiotic (e.g. temperature) or biotic (e.g. the presence of predators or competitors) constraints (e.g. Reader et al. (2006)).

Ecological interactions among organisms sharing common trophic resources may alter their subsequent fitness. Often, the outcome of this competitive interaction is deleterious to the weaker competitor, as the strong one(s) will alter the availability, distribution and quality of the resource to other foragers. As such, this competition, known as exploitative competition, represents an important selection driver of the foraging strategies in insects that triggered adaptations aiming at reducing the level of inter-specific competitive pressure. For instance, reduced foraging time on depleted resources, spill-over on other more rewarding resources or diet breadth expansion, have been observed in honeybees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* spp.) (Balfour et al., 2015; Fontaine et al., 2008; Walther-Hellwig et al., 2006). Importantly, these responses require the perception and integration of environmental cues allowing to detect and avoid patches of resources that are supposedly less rewardable (Almohamad et al., 2008; Stout et al., 1998).

Floral resources, in particular pollen and nectar, are foraged by a wide variety of organisms, and mostly by four insect orders: Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, and Coleoptera (Brown *et al.*, 1981). When already exploited, flowers can be, at least temporarily, less rewarding to other foragers due to diminished nectar and/or pollen. For instance, buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) flowers did not provide nectar after mid-day when they were visited by insects, contrary to when they were protected by a net (Lee and Heimpel, 2003). In accordance with the Optimal Foraging Theory, some flower visitors have the ability to discriminate and avoid flowers that have been previously exploited by another species (Goulson, 1999; Goulson *et al.*, 1998), thus increasing their foraging efficiency (Stout *et al.*, 1998). Such an avoidance behaviour of the supposedly less rewardable resources seems to rely on the perception of cues indicating that flowers were recently depleted, at least partially. These signals can be perceived visually (such as a modification of the flower colour (Willmer *et al.*, 2009)) or by olfaction, as for instance the perception of scent marks by bumblebees deposited by previous visitors (Stout *et al.*, 1998; Wilms and Eltz, 2008)).

Surprisingly, there has been little investigation that examined the existence of behavioural avoidance of formerly exploited flowers in flower visitor insects other than bees (Apoidea: Hymenoptera). Indeed, up to now, the honeybee *Apis mellifera* (Reader *et al.*, 2005; Stout and Goulson, 2001), several bumblebee species (Goulson *et al.*, 1998; Stout and Goulson, 2001), and a few solitary bee species (Yokoi and Fujisaki, 2009) are the only for which behavioural avoidance capacity has been explicitly established. Most of those insects have the capacity to recognise cues emitted by both conspecific and heterospecifics (Stout and Goulson, 2001). Honeybees also developed the ability to detect and avoid flowers formerly visited by insects from other orders, e.g. Syrphidae (Diptera) (Reader *et al.*, 2005), thus suggesting that they can rely on general cues for setting their behavioural strategy. Nevertheless, it is still unknown if this capacity of avoiding already exploited flowers is widespread to other flower-visiting insects (Reader *et al.*, 2005). This absence of information is critical for the understanding of the population biology of these insects, as the amount and quality of pollen and nectar strongly drives reproduction and survival performance of many insect species (Wäckers and Van Rijn, 2012). Indeed, in synovigenic insects, the development of reproductive tissues depends exclusively on the acquisition of proteins and amino acids by adults (Branquart and Hemptinne, 2000b). For

instance, adult hoverflies (Diptera: Syrphidae), which are common flower-visitors, allocate those nitrogenous elements provided by pollen for the maturation of their reproductive system (Branquart and Hemptinne, 2000a) and the production of eggs (Gilbert, 1981). Nectar, on the other hand, is rich in carbohydrate nutrients. Most flower-visiting insects are highly dependent on carbohydrate sources which are allocated for survival and flight (Azzouz et al., 2004; Branquart and Hemptinne, 2000b; Gilbert, 1981; Laubertie et al., 2012a; Wäckers and Van Rijn, 2012). For some other insects, such as some parasitoids, carbohydrates are also involved in egg production and maturation (Araj and Wratten, 2015; Olson and Andow, 1998).

In this context, we aimed at understanding the physiological and behavioural consequences of exploitative competition for floral resources in two natural enemy flower visitor species, the aphidophagous hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). To meet their energetic requirements, adults of those two species feed on flower resources, which has been shown to increase females' fecundity, longevity and dispersal capacities (Charles and Paine, 2016; Laubertie et al., 2012a; Pinheiro et al., 2015; van Rijn and Wäckers, 2016). To assess the effects of flower exploitation on the physiological quality and behavioural responses of *E. balteatus* and *A. colemani*, *E. balteatus* and *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) were used as competitors. Such an experimental design enables to compare the effects of competition among conspecifics (*E. balteatus* – *E. balteatus*) and heterospecifics, in addition to intra- (*A. colemani* – *B. terrestris*) and inter-order (*E. balteatus* – *B. terrestris* and *A. colemani* – *E. balteatus*) interactions, which is interesting as the recognition capacity of these cues may vary among species and on the identity of the previous visiting species. Our specific hypotheses were that 1) individual insects fed on recently exploited flowers should be characterised by lower metabolite concentrations as compared with their relatives fed on unexploited flowers; in particular, lower amounts of 5 and 6-carbon sugars are expected due to the lower quantity of available nectar in exploited flowers. 2.a) If trophic resources are limiting when the flowers have been previously exploited by competitors, we expect secondary foragers to have the ability to discriminate patch quality, and favour unexploited patches over exploited ones. 2.b) If the exploited patches are not completely avoided, we expected that foragers would spend less time foraging and feeding on patches that are less rewarding (i.e. the exploited ones). 3)

The physiological consequences on the metabolic profiles and foraging patterns of the tested species, might vary among the different species due to their different physiological needs, ability to recognise cues and the previous competitor identity.

2. Material and methods

2.1. Biological models

The foraging behaviour of two flower-visitor species, *Episyrphus balteatus* and *Aphidius colemani* (hereafter referred to as tested insects) on buckwheat flowers (*Fagopyrum esculentum*: Polygonaceae) was studied in response to previous exploitation of the flowers by two competitors, *E. balteatus* and *Bombus terrestris* (hereafter referred to as competitor insects). *Episyrphus balteatus* is a predatory hoverfly which forages intensively on flowers; *A. colemani* is a hymenopterous aphid parasitoid highly relying on olfactory cues during host foraging (Benelli et al., 2014), and occasionally visiting flowers (Charles and Paine, 2016).

Insect rearing:

Tested insects. Pupae of hoverflies and mummies of parasitoids were supplied by Katz Biotech® and Biobest France®, respectively. The insects were kept in a climatic chamber at 20±2 °C, 70±4% RH and a 16:8 Light: Dark photoperiod until adult emergence. Pupae of hoverflies were individually stored on a layer of vermiculite in microcages (H=10.5cm, Ø=4.5cm) sealed with a net to allow a sufficient airflow. Mummies of parasitoids were individually stored in 1.5 mL safe-lock microtubes whose caps were pierced to make two small holes. After emergence, only female individuals were kept for both species.

Competitor insects. Adult hoverflies used as previous competitors were raised in a Plexiglas cage (L=50cm, l=50cm, H=100cm) kept at room temperature with natural light. They were provided with water, honey and plants of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*: Polygonaceae, “Billy” cultivar), white mustard (*Sinapis alba*: Brassicaceae, “Rota” cultivar) and phacelia (*Phacelia tanacetifolia*: Hydrophyllaceae, “Stalla” cultivar). Both males and females were used for the experiments. Female hoverflies were immature when performing the experiments, and we thus assumed that they were not be attracted by male pheromones, as reported for many Diptera species (Katsoyannos, 1982; Lima et al., 2001; Robacker et al., 1990).

Adult bumblebees (*B. terrestris*) were provided by Biobest France® and kept in the greenhouse at 21 ± 3 °C, $53\pm 8\%$ RH and a 16h:8 Light: Dark photoperiod. Bumblebees had access to the same three plant species as described above for hoverflies. The insects were supplied with water and supplementary pollen obtained from grounded organic honeybee pollen loads.

Plants:

Following Leadbeater and Chittka (2011), natural flowers were used to maximise foraging behaviours as it has been previously reported that inexperienced insects require larger exploration periods before foraging when maintained on artificial flowers. All plants used for the experiments were 7-8 weeks old inflorescences of buckwheat, corresponding to the age at which flower and nectar production reaches its optimum (Cawoy et al., 2008). Buckwheat has been found to be one of the plant species that best increases *A. colemani* and *E. balteatus* females' longevity, parasitism rate of *A. colemani* females and duration of oviposition of *E. balteatus* individuals (Jado et al., 2019; Laubertie et al., 2012b). For our experiments, buckwheat plants were raised in a greenhouse at 21 ± 3 °C, $53\pm 8\%$ RH and a 16h:8 Light: Dark photoperiod. They were placed under a net (L=200cm, l=100cm, H=180cm) to prevent any contact between plants and insects.

Preparation of the treatments:

Exploited buckwheat inflorescences were obtained by placing them into Plexiglas cages (L=35cm, l=35cm, H=50cm) with either 2 bumblebee workers (patch visited by bumblebees) or 10 hoverflies (patch visited by hoverflies). Once all the flowers had been visited at least once, the individuals were left for another 15 minutes with the flowers. To make sure hoverfly competitors fed on the inflorescences, they were previously left fasting for 17-23h. Bumblebees did not need any fasting time to quickly forage on the inflorescences. Exploited inflorescences were used in the choice and non-choice experiments in less than 15 minutes following first exploitation. A preliminary experiment showed that buckwheat flowers only moderately replenish after nectar removal, to a maximum of 34% of initial nectar volume at two hours following nectar removal. Bumblebees do not damage buckwheat flowers when they forage on it.

2.2. Non-choice experiment: metabolite contents of secondary foragers:

To assess if competitor-exploited flowers subsequently limit resources available for a secondary forager, metabolic profiles of individuals fed on exploited or unexploited flowers were compared. To that aim, newly emerged females (hoverflies and parasitoids) were exposed to one of the four following feeding treatments: (i) water (Water), (ii) water and unexploited flowers (Unexploited), (iii) water and flowers exploited by bumblebees (Exploited B), or (iv) water and flowers exploited by hoverflies (Exploited H). Water was provided by a soaked cotton ball in all microcages and tubes. The floral resource consisted in an inflorescence of five flowers for each hoverfly, and an individual flower for each parasitoid. All tested individuals were left feeding for 15 minutes after the beginning of the feeding behaviour was first observed. For each modality, 16 to 22 hoverflies and 30 to 45 parasitoids were tested. Individuals were then immediately frozen in liquid nitrogen, and stored at -80 °C until processing. After having freeze dried them over 48h, dry mass was measured with a Mettler Toledo XP2U precision balance with 0.1 µg resolution.

For GCMS analyses, insect masses must be above 0.2 mg to ensure reliable detection and quantification of several primary metabolites. Hoverflies' dry mass was between 2.373 mg and 5.787 mg and parasitoids' was between 0.0213 mg and 0.1258 mg. Therefore, hoverfly samples contained one individual, while pools of 2-5 parasitoids were prepared, resulting in 16-22 replicates for hoverflies and 10-13 replicates for pooled parasitoids per feeding condition. The samples were homogenized in 900µL [300µL] (respectively for hoverflies and [parasitoids]) of Methanol-chloroform solution (2:1), and a volume of 600µL [220µL] of ultrapure water was added to each sample. After centrifugation, a 120µL [220µL] aliquot of the upper aqueous phase, which contains polar metabolites, was transferred to new glass vials. The GC-MS analysis was performed as described in Khodayari et al. (2013).

2.3. Choice experiment: Do previous flower exploitation impact patch choice, foraging and feeding behaviours of secondary foragers?

To determine the innate feeding preference of the secondary foragers for exploited and unexploited flower patches, a choice test was carried out with newly emerged insects. A preliminary sucrose feeding was carried out, as *E. balteatus* and *A. colemani* individuals are likely to die after 24 hours without any sugar intake (Charles and Paine, 2016; Pinheiro et al., 2015). A cotton ball soaked with 0.5 mL of a 70% solution of sucrose was placed in each microcage or tube. Ten minutes after the individual had started feeding on the sucrose solution, the cotton ball was replaced by another one containing water only. Individuals that did not feed on the cotton ball with sugar were not used for the choice test. For both tested species (hoverfly and parasitoid), the feeding occurred at 5 pm on 1-23h old individuals (i.e. that had emerged since 6 pm the day before). As most of the individuals emerged overnight, a cotton ball soaked with water was added at 8 am in all microcages and tubes having newly emerged individuals, to give them water supply until the sucrose feeding.

The choice test experiment was carried out in an air-conditioned room, 16-20h after the preliminary sucrose feeding to stimulate the foraging behaviours of tested insects (Fig.1). The two resource patches used during the choice test were an unexploited buckwheat inflorescence and an exploited one by either hoverflies or bumblebees at most 15 minutes before the assay. Each inflorescence contained 5 flowers (the other flowers were cut), and were selected to have a similar architecture. Both patches were placed under a Plexiglas cage (L=27cm, l=15cm, H=17cm) at a 10 cm distance from one another (Fig. 1). A 2 cm diameter hole was pierced at the centre of the cage, so that the tested individual (hoverfly or parasitoid) entered at equal distance from both patches. The position of the two inflorescences was alternated from one test to the other, to avoid an effect of the position of the patches on their choice. The soil surface was covered with a white paper changed between each test to prevent the remaining of olfactory marks deposited by the individual previously tested. For the same reason, the Plexiglas cages used were washed with distilled water between each test, and with ethanol every day. Individuals that did not show a foraging behaviour three minutes after their entrance into the Plexiglas cage were replaced by new ones; these replaced individuals were tested again later, with a maximum of 3 trials per individual, after which they were discarded from the experiment.

The behaviour of each tested individual was observed for 10 minutes after it entered into the cage (head out of tube) and was recorded with the *sequenceR* package (Hervé, 2013) of the R software. All observed behaviours are described in Table 2.

At the end of the assay, individuals were frozen into liquid nitrogen, and stored at $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ before being processed. After having the samples freeze dried for 48h, dry mass was measured with a Mettler-Toledo XP2U balance with $0.1\mu\text{g}$ resolution.

In total, 55 hoverfly females (N=29 in the hoverfly competitor trial and N=26 in the bumblebee competitor trial) and 40 parasitoid females (N=23 in the hoverfly competitor trial and N=17 in the bumblebee competitor trial) were tested.

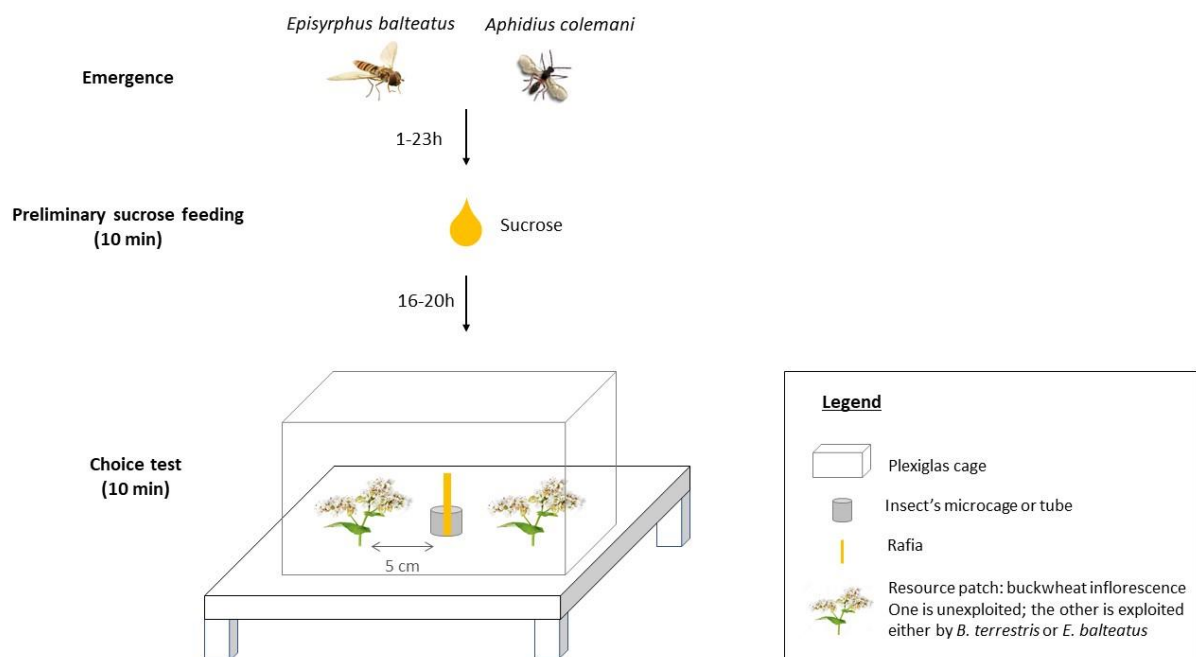


Figure 1. Experimental design of the choice test. Females *Aphidius colemani* and *Episyrphus balteatus* previously fed on sucrose were tested in a choice arena 16 to 20 hours later. The arena contained two resource patches: an unexploited inflorescence of buckwheat and an inflorescence previously exploited by bumblebees; or an unexploited inflorescence of buckwheat and an inflorescence previously exploited by hoverflies.

Table 2: Description of recorded behaviours for hoverflies (*E. balteatus*) and parasitoids (*A. colemani*) during the choice test.

Observed behaviour (on a given patch)	Definition	Type
Feeding	Individual has either its tongue (hoverfly) or mandibles (parasitoid) in the corolla for more than 2 seconds	Duration
Foraging	Individual probes the patch with its tongue (hoverfly) or antenna (parasitoid)	
Immobility	Individual stays immobile, is grooming itself or is moving on the inflorescence without foraging	
First landing	Identity of the first patch the individual lands on	Binary
First feeding	Identity of the first patch the individual feeds on	
Entrance/Exit	Individual enters or exits a patch	Occurrence
Changing	Individual moves from a flower to another one on the same patch	

2.4. Statistical analyses

All statistical analyses were conducted with the RStudio software (v.1.2.1335).

Metabolite contents of secondary foragers: Metabolite concentrations were divided by the mass of the individual tested (or the sum of the masses of individuals grouped together). To detect which metabolites differ the most in concentration between the four feeding treatments, Linear Discriminant Analyses (LDA) were performed on the log-transformed concentrations of all quantified metabolites for each tested species (hoverfly and parasitoid) (*lda* function from the “MASS” package) (Colinet and Renault, 2012). The effect of the feeding treatment on the concentration in metabolites was tested for each metabolite family and for each individual sugar (as nectar is mainly composed of sugar, we were expecting a greater effect of previous resource exploitation on sugar contents than on other metabolites). When the concentration in metabolites was close to a Normal distribution (amino acid concentrations and organic acid concentrations in hoverflies), a linear model was fitted to the data. For all other metabolites, a generalized linear model (GLM) with a negative binomial distribution was fitted with a log link function to the concentration in metabolites (*glm.nb* from the “MASS” package). When the effect of the feeding treatment was significant, a Tukey post-hoc test was carried out to distinguish

which of the four feeding treatments differed from the others with the “multcomp” package (Hothorn et al., 2008).

Patch choice of the secondary forager: The probability of first landing or feeding on an unexploited patch compared to an exploited patch was tested with an independent binomial test (function *binom.test*) for each tested species (hoverfly or parasitoid) and each previous competitor species (hoverflies or bumblebees). All observations were assumed to be independent and the null hypothesis was that individuals chose a patch at random (probability of 0.5 to choose the unexploited patch). As very few parasitoid individuals fed on the inflorescences (N=3 during the bumblebee competitor trial and N=7 during the hoverfly competitor trial), it was not possible to analyse feeding behaviours for parasitoids (first feeding patch choice nor feeding duration, see under). For hoverflies only, the number of visits per patch was analysed with GLMMs with a lognormal distribution (*glmer* function from the “lme4” package (Bates et al., 2015)). The patch quality (i.e. exploited by a competitor species or unexploited) and the side of the visited patch (right or left) were considered as fixed factors, while the tested individual dry mass was added as a covariate. Each patch visited (the unexploited and the exploited) was considered as an observation, so the same tested individual can have been observed twice if both patches were visited during the choice test. Such a behaviour was recurrent for hoverflies, so the individual identity was added as a random factor in the models. The number of visits per patch was not analysed for parasitoid individuals as among the 39 individuals observed, only 15, all treatments included, visited a patch several times.

Foraging and feeding behaviours of the secondary forager: The durations of foraging and feeding behaviours per patch were analysed with Cox proportional hazard models, using the *coxph* function from the “survival” package. Explanatory variables were the same as for the models testing the number of visits per patch. Similarly as above, hoverfly individual identity was added as a random factor as one individual often visited both patches. For parasitoids, the only individual who visited both patches during the choice test was removed from the data for this analysis, so each observation corresponded to one individual and therefore, the models did not contain any random factors. Feeding duration was not analysed for parasitoids as too few individuals actually fed on the inflorescences (N=3 during the bumblebee competitor trial and N=7 during the hoverfly competitor trial). The mean number of flower changes per patch visit was analysed for

hoverflies and parasitoids with respectively mixed generalized linear models (GLMMs, *glmmPQL* function from the “MASS” package) and GLMs following quasipoisson distributions (log link function).

All models were simplified by removing variables (except “patch quality” as it was the main tested variable) for which significance was above the significance threshold (0.05) and a Wald Chi-square test was used assuming a type II sum of squares (*Anova* function from the “car” package) (or a Fisher test for linear models). Final model validity was checked to meet model assumption according to Crawley (2005).

3. Results

3.1. Metabolite content of secondary foragers

Nineteen metabolites were accurately quantified in *Episyrphus balteatus* individuals and *Aphidius colemani* individuals (Table 1). Four additional metabolites were found in hoverfly individuals only and 15 in parasitoid individuals only (Table 1). Each metabolite accurately quantified in a species was found in all individuals of the four feeding treatments. The LDAs performed on the hoverfly metabolite contents and the parasitoid metabolite contents revealed that the experimental groups were separated according to their feeding treatment on the first plane (representing respectively 90.7% and 93.3% of the variance) (Fig. 2). Sugar concentrations (in particular glucose, fructose and trehalose) participated at separating the tested individuals of both species on the first axis, as well as many amino acids and sorbitol (Fig. 2B, 2D). In particular, water-reared individuals are less concentrated in metabolites explaining the first axis than flower-fed individuals (Fig. 2A, 2C). For parasitoids, a clear differentiation in metabolite contents between individuals fed with flowers exploited by bumblebees and flowers exploited by hoverflies is observed (Fig. 2C).

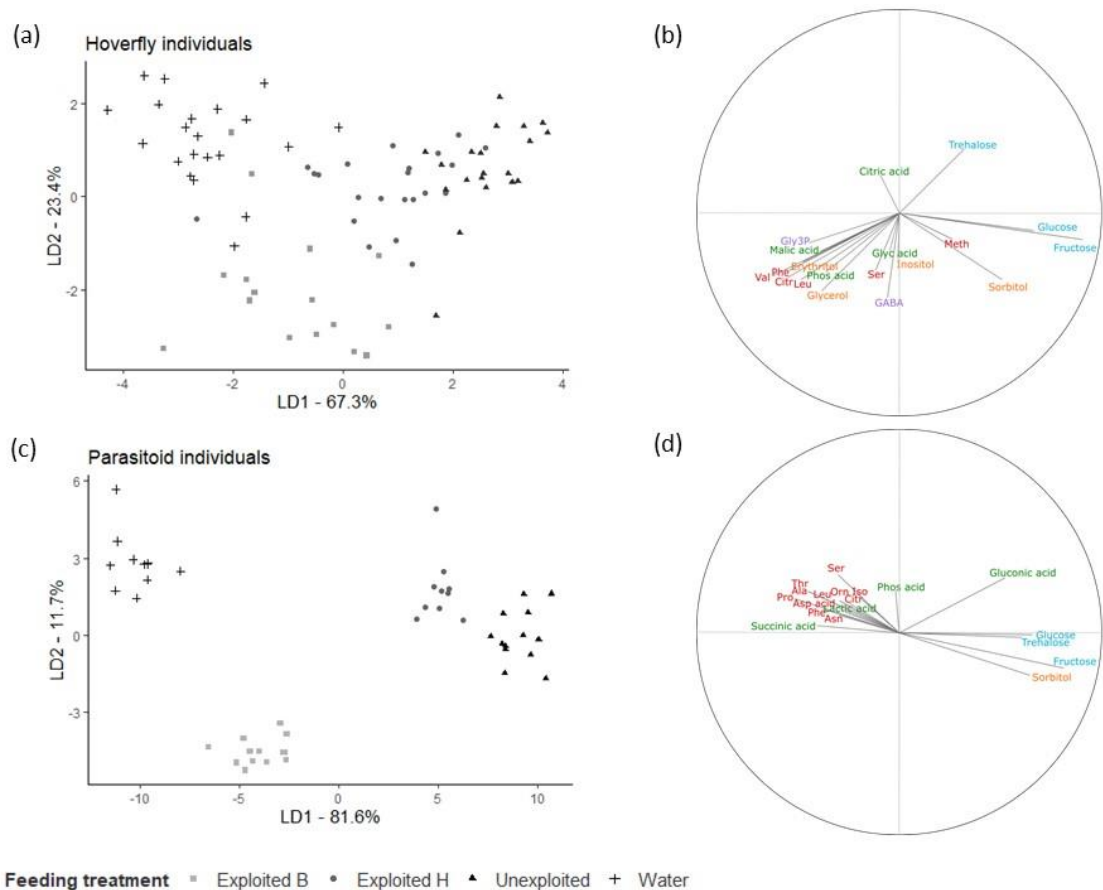


Figure 2. (a) Projection of hoverfly individuals and (c) parasitoid individuals onto the first discriminant plane of the multivariate analysis LDA (representing respectively 90.7% and 93.3% of the variance) depending on their metabolic composition and the four feeding treatments (Water, patch exploited by bumblebees (Exploited B); patch exploited by hoverflies (Exploited H), or unexploited patch (Unexploited)). Projection of the variables (metabolic concentrations) on the correlation circle on both axes for (b) hoverflies individuals (23 log-transformed variables, nmol.mg⁻¹) and (d) parasitoid individuals (34 log-transformed variables, nmol.mg⁻¹). For a better readability, only metabolites contributing more than 30% to both dimensions are presented.

Total sugar concentration was higher in individuals fed on flowers as compared with those reared on water, and in insects fed with unexploited flowers as compared with exploited ones ($\chi^2=83.0$; $df=3$; $p<0.001$ for hoverflies and $\chi^2=70.2$; $df=3$; $p<0.001$ for parasitoids) (Fig. 3A, 3B), which is in line with the results of the LDA. No difference in total sugar concentrations was found between individuals fed on flowers previously exploited by bumblebees or by hoverflies.

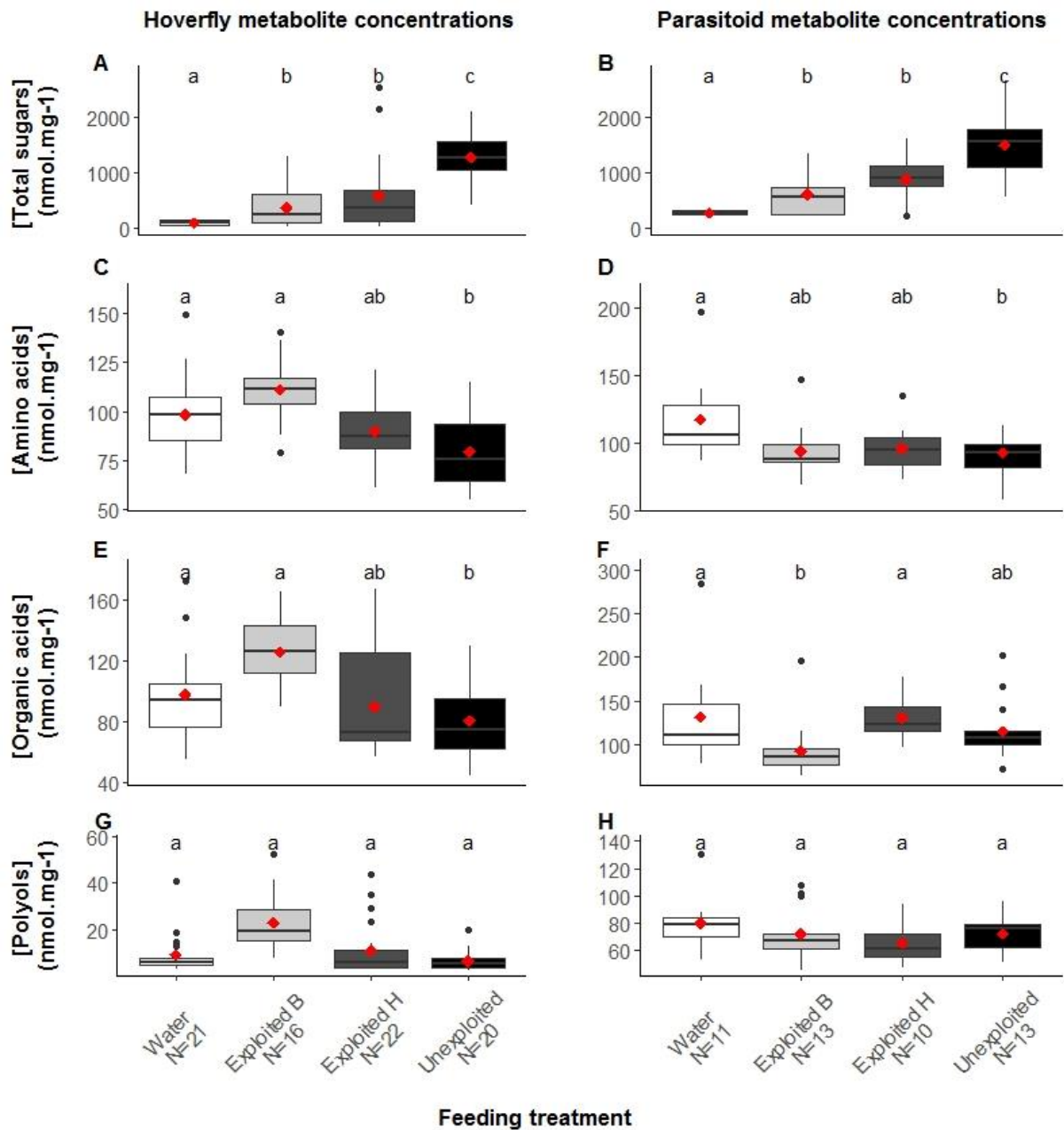


Figure 3. Effect of feeding treatment (Water, patch exploited by bumblebees (Exploited B); patch exploited by hoverflies (Exploited H), or an unexploited patch (Unexploited)) on the concentrations (nmol.mg^{-1}) of total sugars (A, B), amino acids (C, D), organic acids (E, F) and polyols (G, H) divided by the dry mass, of the individual hoverflies *E. balteatus* (A, C, E, G) and parasitoids *A. colemani* (B, D, F, H). On each boxplot, horizontal lines are the median, first and third quartile, black points are extreme values, the red square is the mean and N the sample size. Two feeding situations sharing the same letter on top of the boxplot show no significant difference in concentrations (Tuckey tests, significance threshold at 0.05).

Hoverflies ingesting water or nectar of flowers previously exploited by a bumblebee, consistently exhibited higher amino acid ($F=4.47$; $df=3$; $p=0.006$) and organic acid ($F=3.15$; $df=3$; $p=0.030$) amounts as compared with their relatives fed on unexploited flowers (Fig. 3C, 3E). Parasitoids reared on water had higher amino acid amounts then

individuals fed with unexploited flowers ($F=3.38$; $df=3$; $p=0.027$); no difference was found among individuals from the two other experimental treatments (Fig. 3D). Water-reared parasitoids possessed higher concentrations of organic acids than those fed with flowers previously exploited by bumblebees, but not those fed with flowers previously exploited by hoverflies or unexploited flowers ($\chi^2=10.6$; $df=3$; $p=0.0144$) (Fig. 3F). Polyol concentration of individuals was not affected by the feeding treatment for neither species (for hoverflies, the Wald χ^2 gives a significant result ($\chi^2=9.29$; $df=3$; $p=0.026$), but not the following Tuckey test; for parasitoids, $\chi^2=4.33$; $df=3$; $p=0.228$) (Fig. 3G, 3H).

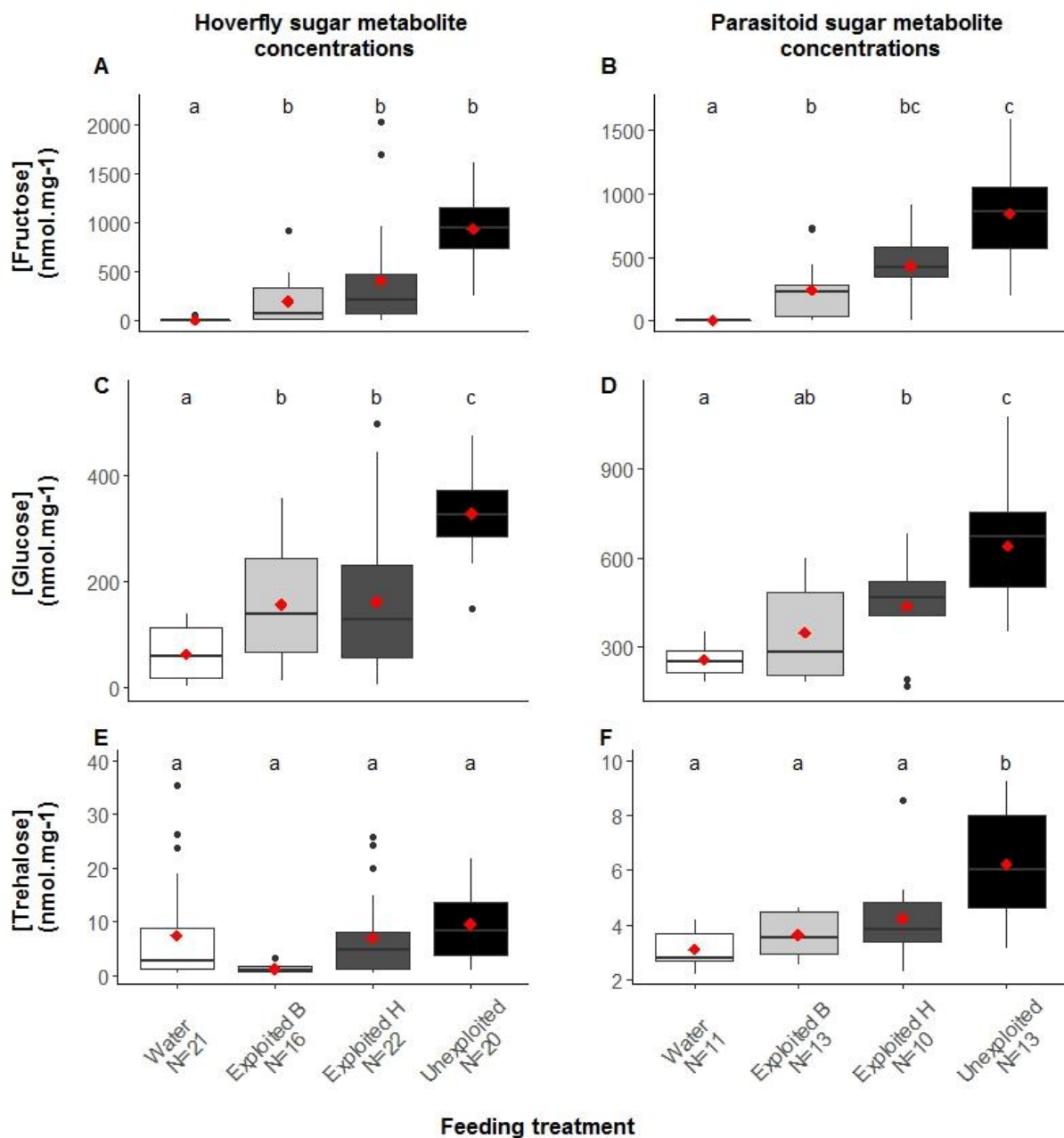


Figure 4. Effect of feeding treatment (Water, patch exploited by bumblebees (Exploited B); patch exploited by hoverflies (Exploited H), or an unexploited patch (Unexploited)) on the concentrations (nmol.mg^{-1}) of fructose (A, B), glucose (C, D), and trehalose (E, F) divided by the dry mass, of the individual hoverflies *E. balteatus* (A, C, E) and parasitoids *A. colemani* (B, D, F). On each boxplot, horizontal lines are the median, first and third quartile, black points are extreme values, the red square is the mean and N the sample size. Two feeding situations sharing the same letter on top of the boxplot show no significant difference in concentrations (Tukey tests, significance threshold at 0.05).

Changes in sugar metabolites showed that glucose had higher levels in individuals fed on unexploited flowers than in those fed on exploited ones or fed on water, for both tested species ($\chi^2=57.2$; $\text{df}=3$; $p<0.001$ for hoverflies and $\chi^2=44.5$; $\text{df}=3$; $p<0.001$ for parasitoids) (Fig. 4C, 4D). A similar finding was observed for fructose and trehalose in parasitoid individuals (fructose: $\chi^2=112.6$; $\text{df}=3$; $p<0.001$; trehalose: $\chi^2=41.6$; $\text{df}=3$; $p<0.001$) (Fig. 4B, 4F), but not in hoverflies (only water feeding treatment showed a lower concentration of fructose ($\chi^2=86.1$, $\text{df}=3$, $p<0.001$) and no difference between treatments was detected for trehalose ($\chi^2=3.14$, $\text{df}=3$, $p=0.371$)) (Fig. 4A, 4E).

The interactions between the feeding treatment and the sampling date were never significant.

3.2. Secondary forager patch choice

Hoverflies preferentially landed on the flower patch that had already been exploited by conspecifics (probability to first land on the patch exploited by hoverflies=0.83, $p<0.001$, Fig. 5A). This preference was not found when previous competitors were bumblebees (probability to first land on the patch exploited by bumblebees=0.38, $p=0.327$) (Fig. 5A). No preference was recorded for the first feeding patch exploited by hoverflies whatever the nature of the first competitor (probability to first feed on the patch exploited by hoverflies=0.61, $p=0.405$ and probability to first feed on the patch exploited by bumblebees=0.29, $p=0.144$). Furthermore, hoverflies visited significantly more times the patch exploited by conspecifics as compared with the unexploited one ($\chi^2=20.69$, $\text{df}=1$, $p<0.001$); this difference was not observed when the patches were exploited by bumblebees ($\chi^2=2.19$, $\text{df}=1$, $p=0.139$).

Parasitoid individuals had no innate landing preference in our experimental design (Probability to first land on an unexploited patch = 0.56, $p=0.678$; probability to first land on a patch exploited by bumblebee =0.35, $p=0.332$) (Fig. 5B).

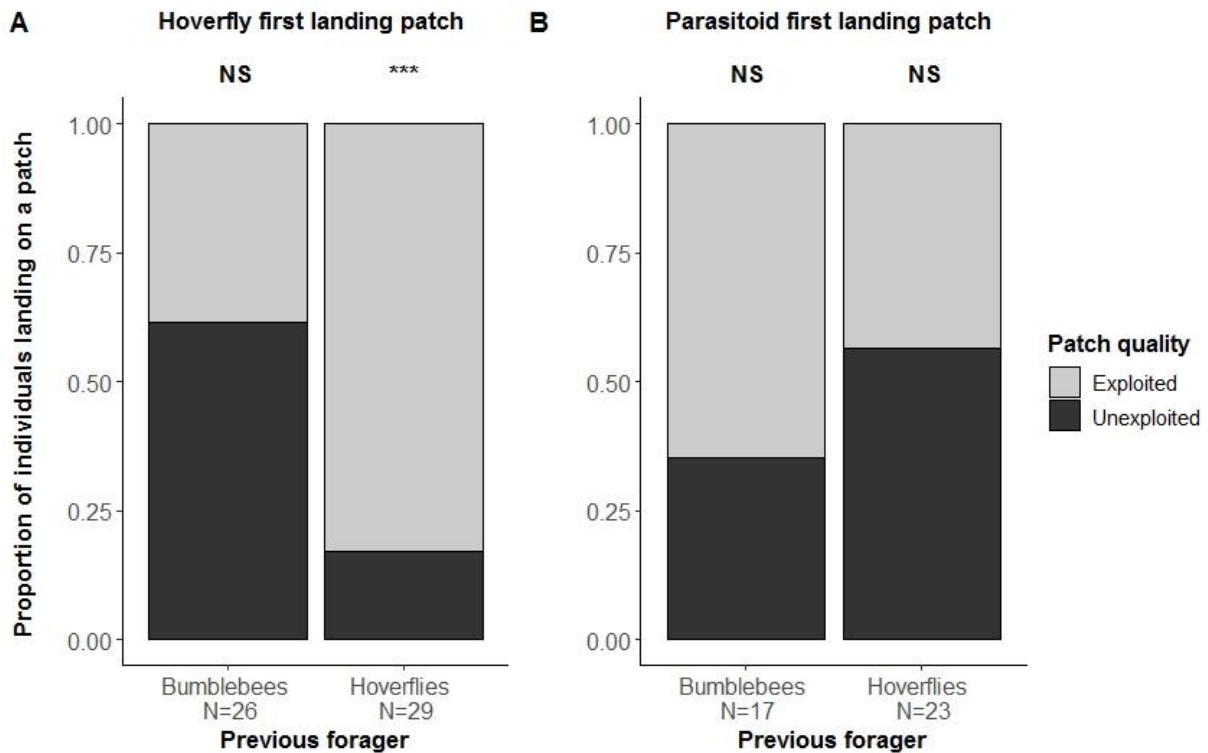


Figure 5. First landing patch chosen by hoverfly individuals (A) and parasitoid individuals (B), given as the proportion of individuals choosing first the unexploited patch or the patch exploited by either bumblebees (left) or hoverflies (right). *N* is the sample size. Significance levels are represented above the plots: NS: not significant; *: *p*-value < 0.05; **: *p*-value < 0.01; ***: *p*-value < 0.001.

3.3. Foraging and feeding behaviours of secondary foragers

Foraging duration was similar in hoverflies visiting unexploited patches and patches exploited by hoverflies ($\chi^2=2.27$; *df*=1; *p*=0.132). However, hoverfly individuals spent more time feeding on unexploited patches than on those formerly exploited by their conspecifics ($\chi^2=16.8$; *df*=1; *p*<0.001) (Fig. 6A, 6C). Hoverflies spent more time foraging and feeding on unexploited patches as compared with patches earlier exploited by bumblebees (foraging duration: $\chi^2=16.6$; *df*=1; *p*<0.001; feeding duration: $\chi^2=4.10$; *df*=1; *p*=0.043) (Fig. 6B, 6D).

The foraging time of parasitoids was not significantly different between exploited and unexploited patches, whatever the competitor species (hoverfly: $\chi^2=3.52$ *df*=1; *p*=0.060; bumblebee: $\chi^2=3.55$; *df*=1; *p*=0.059), though near significance (Fig. 6E, 6F).

Hoverflies moved more from one flower to another within unexploited inflorescences than on inflorescences exploited by conspecifics ($\chi^2=7.77$; *df*=1; *p*=0.005) or by bumblebees ($\chi^2=9.00$; *df*=1; *p*=0.003). The number of flower visited by parasitoids was

not significantly different on unexploited and exploited patches (exploited by hoverflies: $\chi^2=0.25$; $df=1$; $p=0.618$; exploited by bumblebees: $\chi^2=0.79$; $df=1$; $p=0.373$).

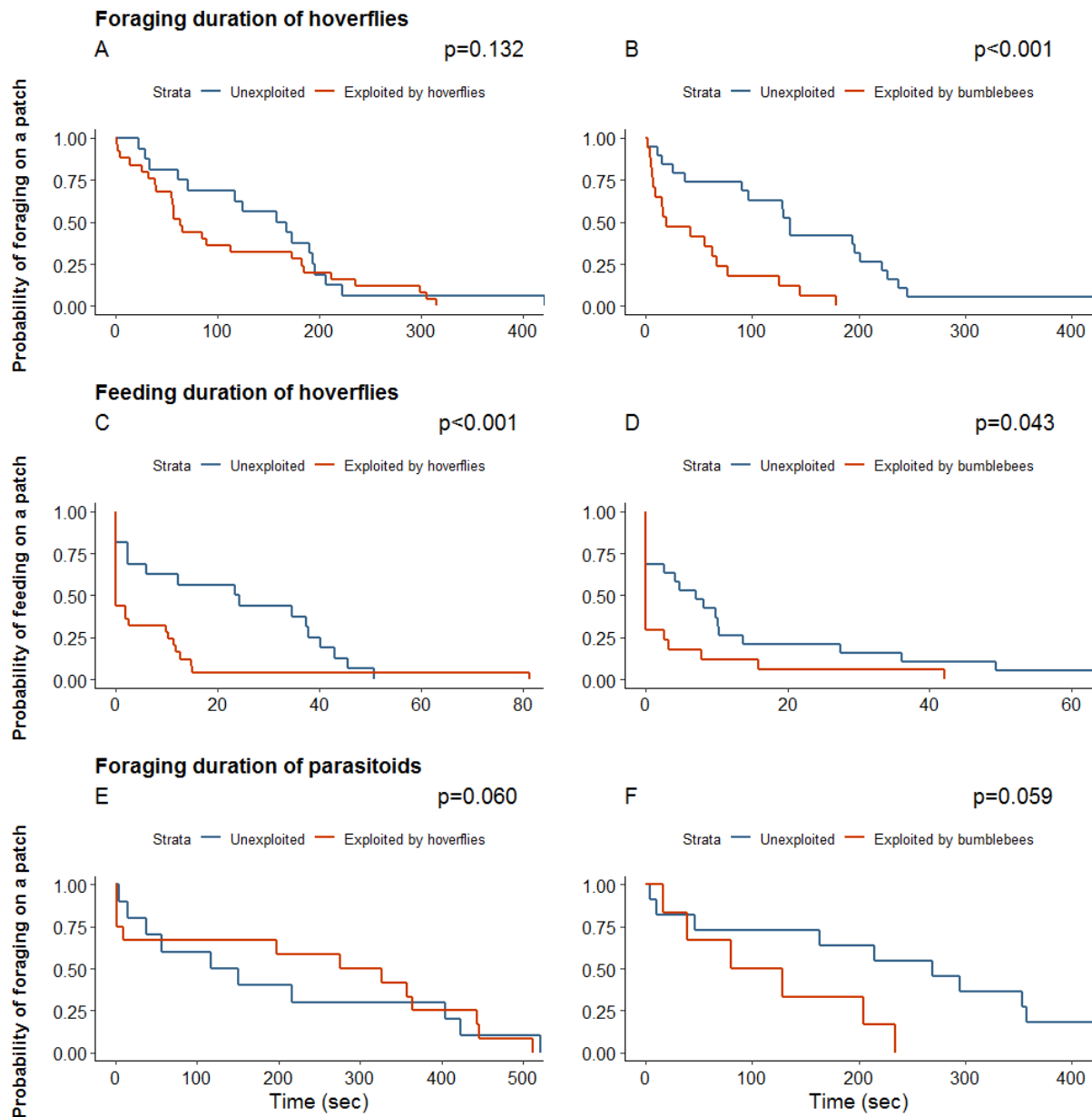


Figure 6. Probability that a hoverfly individual is foraging (A, B) or feeding (C, D) and that a parasitoid individual is foraging (E, F) over time (in seconds) on unexploited patches (blue lines) or patches exploited by either hoverflies (A, C, E) or bumblebees (B, D, F) (red lines). P-values from Cox proportional hazard models are given.

4. Discussion

This study aimed at determining the effect of exploitative competition on the foraging behaviours of two common natural enemy species, the hoverfly *Episyrphus balteatus* and the aphid parasitoid *Aphidius colemani*, both flower visitors. As we considered two species

with different physiological needs, yet both requiring floral resources for their reproduction and survival, we were expecting that exploitative competition would trigger behavioural responses in favour of the most rewarding foraging strategy. The assumption that exploited flowers would limit food availability, and thus absorption, for both species was verified for sugars. In particular, glucose levels were dramatically reduced in insects fed on flowers previously exploited by conspecifics or heterospecifics. Nevertheless, and surprisingly, we did not find evidence of an innate avoidance of previously exploited inflorescences for neither species, refuting our second hypothesis. Our results even showed that hoverflies were more attracted by inflorescences previously exploited by conspecifics for their first landing, even though they spent more time feeding on unexploited patches. Parasitoids did not seem to show any innate preference, nor adjustment in their foraging and feeding behaviours when patch quality varied.

To assess if already exploited flowers limit the uptake of nutrients by secondary foragers, metabolite concentration of hoverfly and parasitoid individuals fed on previously exploited or unexploited flowers was measured. Sugar amounts of the insects were critically affected by the quality of offered flowers, whatever the species of the previous competitor (bumblebee or hoverfly). Buckwheat nectar is highly concentrated in total sugars, which can represent up to 55% of the total nectar concentration (Cawoy et al., 2008). The exploitation of the flowers by a previous competitor is thus highly likely to have reduced the availability of nectar amount, which cannot be replenished by the plants within minutes after the insect's visit. Thus, secondary visitors may have been offered lower floral resources, i.e. lower possibilities of sugars ingestion. Our control individuals yet revealed that exploited flowers are not fully depleted from nectar and sugar, as individuals fed on exploited flowers consistently exhibited significantly higher sugar concentrations than control individuals. As buckwheat nectar and pollen are also sources of amino and organic acids for foragers (Pinheiro et al., 2015), we were expecting hoverflies and parasitoids to be more concentrated in these two families of metabolites when fed on unexploited flowers. In particular, during the choice experiments, hoverflies were often observed feeding on pollen (but this was not the case for parasitoids). Nevertheless, the opposite pattern was reported for organic acids and amino acids, which could be explained by their direct use in the metabolism for female egg maturation.

The decrease in sugar contents measured from hoverflies and parasitoids fed on exploited flowers is mainly due to an impoverishment in glucose and fructose contents compared to insects fed on unexploited flowers. This result is not surprising, as buckwheat nectar is considered as being hexose-rich, according to the Percival's classification (1961), thus mainly encompassing fructose and glucose, at the detriment of sucrose. On the other hand, trehalose, which is often found in high amounts in insects' haemolymph, is not found in buckwheat nectar (Wäckers et al., 2006), yet is directly synthesized from glucose molecules by most insect species (Thompson, 2003). The higher trehalose concentrations in parasitoids fed with unexploited flowers suggest that *A. colemani* can synthesize this molecule.

No differences in the identity of the previous competitor influenced tested hoverfly and parasitoid sugar metabolite content. Nevertheless, the discriminant analysis revealed a high differentiation of metabolite contents between parasitoids fed on flowers exploited by bumblebees and flowers exploited by hoverflies. This suggests that the effect of competition on parasitoid may vary depending on the previous competitor species.

The sugar resource limitation we found for insects fed on previously exploited flowers could lead to fitness costs: Pinheiro *et al.* (2015) found that a higher glucose concentration of *E. balteatus* individuals increases their longevity, and the same result was reported for *Aphidius ervi*, a parasitoid species closely related to *A. colemani* (Azzouz et al., 2004). Buckwheat nectar has also been shown to increase hoverfly and parasitoid female longevity and fecundity (Jado et al., 2019; Laubertie et al., 2012b; Vattala et al., 2006). Therefore, in an environment where floral resource availability is limited, exploitative competition among flower visitors could potentially impact *E. balteatus* and *A. colemani* fitness. Such periods have been shown to happen in summer in agroecosystems for instance (Couvillon et al., 2014). Under such a selection pressure, we could expect hoverfly and parasitoid foragers to show a preference for flowers which are more rewardable in terms of glucose content, i.e. that were not previously exploited. Nevertheless, we did not observe such pattern. Parasitoid females did not show any preference between exploited or unexploited flowers, or did not have the capacity to discriminate these two types of flowers. Conversely, hoverfly females showed a preference for flowers previously exploited by their conspecifics, in terms of first visited patch and also of numbers of visits per patch. The fitness cost incurred to hoverflies

feeding on previously exploited resources might not as strong as expected, i.e. not imposing severe selective pressure on occasional flower visitors. Charles & Paines (2016) found evidence that the longevity and fecundity of parasitoids *A. colemani* were not different when individuals were fed with honeydew or nectar, even if nectar was more concentrated in fructose and glucose. Therefore, the exploitation of flowers may lower the amount of nectar sugars available for *A. colemani* parasitoids, but not in a sufficient extent to incur fitness costs (as glucose and fructose contents were still higher than in the water treatment). Also, *A. colemani* are small insects (usually less than 0.1 mg dry mass), and their energetic needs, in particular for sugars, are lower than in larger insects, as supported by their scarce feeding behaviours in the trials. As sugar content in hoverflies showed exactly the same pattern, the same hypothesis could be proposed for this species. Nevertheless, it is less probable that hoverflies reached their energetic needs with exploited inflorescences, as it is known that hoverflies visit many flowers in a row when foraging in nature (Gilbert, 1985). This observation is strengthened by our behavioural assays that showed that hoverflies spent more time foraging (in the bumblebee previous competitor trials) and feeding (in the hoverfly and bumblebee previous competitor trials) on unexploited patches, showing that there were more resources available on those patches, thus that the amount of resources on exploited patches was not sufficient. Therefore, hoverflies might be more attracted by patches exploited by conspecifics at distance, but once on the patch, we suggest that they possess the ability to discriminate those flowers that are less rewardable.

Floral resources may not be limiting enough in nature to induce selective pressure on hoverflies and parasitoids so that it would force the species to adopt strategies to increase resource foraging, at least for an innate strategy. The use of social information can either be genetically determined or acquired by learning processes. Leadbeater and Chittka (2011) suggested that innate rejection of previously visited flowers could be weakly selected, as the abundance and frequency of scent marks encountered *in natura* can allow quick and context-specific learning to occur. Indeed, unexperienced bumblebees do not show any preference, nor rejection, of flowers previously visited by conspecifics (Leadbeater and Chittka, 2011). Such behaviour has been shown to develop over time, but the learning of this strategy was also found to depend on the competitive context. Indeed, bumblebee individuals learn to follow conspecific cues when competitive pressure is low,

while they learn how to avoid conspecifics when competition pressure is high (Baude et al., 2011; Leadbeater and Chittka, 2009). Our studied species are non-social, contrarily to bumblebees, which makes them difficult to compare. Nevertheless, concerning foraging for host/oviposition sites, parasitoids and hoverflies have been shown to learn to detect and avoid competitors (Almohamad et al., 2008; Le Lann et al., 2011). Future works will have to be conducted to determine if the foraging strategies adopted by flower-visitors facing competition for floral resources are modified with experience due to learning processes.

Hoverfly preference for patches exploited by conspecifics was consistent between the first patch chosen for landing and the number of visits to the patch. Such attraction of unexperienced individuals suggests the use of cues, possibly scent marks deposited (actively or not) by conspecifics. We identify three different resource types for which female hoverflies could be attracted to: males for mating, aphids for oviposition, and pollen/nectar foraging for feeding. Females used in this experiment were not sexually mature, as they were less than 24h old and unmated (Geusen-Pfister, 1987). In many Diptera species, immature females are not attracted to male pheromones (Katsoyannos, 1982; Lima et al., 2001; Robacker et al., 1990). Moreover, plants were protected by a net and checked before use to ensure they were not attacked by aphids (Almohamad et al., 2009). Therefore, it is very unlikely that one day-old females were attracted by conspecific cues for mating or oviposition, but rather for feeding. It is known that *E. balteatus* individuals (and syrphids in general) preferentially use olfactory cues over visual cues to localize floral resources (Majetic et al., 2009; Primante and Dötterl, 2010), and that they are able to detect conspecific olfactory cues (eggs or larval) when foraging for oviposition sites (Almohamad et al., 2009, 2010; Scholz and Poehling, 2000). Nevertheless, this is the first evidence of conspecific use of information for floral resources foraging in *E. balteatus*. Such behaviour may be beneficial for unexperienced individuals to find rewardable patches of food, and in that sense could be part of a learning process to forage more efficiently on flowers. It is interesting that this behaviour is innate in a non-social species, whereas social species such as bumblebees do not show this innate attraction to conspecifics (Leadbeater and Chittka, 2011).

In the literature, very little is known about foraging preferences of naive insects, although this may give valuable information on the selection pressure these insects undergo for

food resources. Unexperienced hoverflies showed an attraction to conspecific-visited flower patches, which suggests that the competitive pressure for floral resources among hoverflies may not be high *in natura*. Nevertheless, no such attraction was found for bumblebee-visited patches, which suggests that specialist cues are involved. Studying learning capabilities of competition avoidance for food foraging of hoverflies and parasitoids is needed to understand better the flower foraging choices of natural enemies in the field, especially under competition. In our opinion, a better understanding of natural enemy foraging strategies for food resources would help improving the success of floral resource enhancement strategies to conserve those insects that provide essential ecosystem functions such as pollination or herbivore control.

Authors' contributions

CLL, JvB and EJ conceived the study. CLL, JvB, EJ, OC, MF, and TB adapted the experimental protocols. OC, MF, TB, EJ, DR, RB, and TFB performed the experiments. EJ, OC and CLL analyzed the data. EJ, OC, CLL and JvB led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Acknowledgements

We thank the ECOLEX platform (ECOBIO) for providing the necessities to conduct this research. We would like to thank the EcoChim platform of University of Rennes 1 for access to metabolomics facilities. We also thank the STAF team and Patricia Daucé for the administrative coordination of this project. This study was funded by the ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie) and the company Yves Rocher.

References

- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Hance, T., and Haubruge, E. (2008). Discrimination of parasitized aphids by a hoverfly predator: effects on larval performance, foraging, and oviposition behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 128, 73–80.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., and Haubruge, É. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnol Agron Soc Env.* 15.

- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Lognay, G., and Haubruge, E. (2010). Assessment of oviposition site quality by aphidophagous hoverflies: reaction to conspecific larvae. *Anim. Behav.* *79*, 589–594.
- Araj, S.-E., and Wratten, S.D. (2015). Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biol. Control* *81*, 15–20.
- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F.L., and Kaiser, L. (2004). Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* *31*, 445–452.
- Balfour, N.J., Gandy, S., and Ratnieks, F.L.W. (2015). Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *69*, 1731–1738.
- Bates, D., Mächler, M., and Bolker, B. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using `{lme4}`. *J. Stat. Softw.* *67*, 1–48.
- Baude, M., Danchin, E., Mugabo, M., and Dajoz, I. (2011). Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *278*, 2806–2813.
- Benelli, G., Messing, R.H., Wright, M.G., Giunti, G., Kavallieratos, N.G., and Canale, A. (2014). Cues Triggering Mating and Host-Seeking Behavior in the Aphid Parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae): Implications for Biological Control. *J. Econ. Entomol.* *107*, 2005–2022.
- Branquart, E., and Hemptinne, J.-L. (2000a). Development of ovaries, allometry of reproductive traits and fecundity of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* *97*, 165–170.
- Branquart, E., and Hemptinne, J.-L. (2000b). Selectivity in the Exploitation of Floral Resources by Hoverflies (Diptera: Syrphinae). *Ecography* *23*, 732–742.
- Brown, J.H., Kodric-Brown, A., Whitham, T.G., and Bond, H.W. (1981). Competition between Hummingbirds and Insects for the Nectar of Two Species of Shrubs. *Southwest. Nat.* *26*, 133.
- Cawoy, V., Kinet, J.-M., and Jacquemart, A.-L. (2008). Morphology of Nectaries and Biology of Nectar Production in the Distylous Species *Fagopyrum esculentum*. *Ann. Bot.* *102*, 675–684.
- Charles, J.J., and Paine, T.D. (2016). Fitness Effects of Food Resources on the Polyphagous Aphid Parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *PLOS ONE* *11*, e0147551.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* *9*, 129–136.
- Colinet, H., and Renault, D. (2012). Metabolic effects of CO₂ anaesthesia in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Lett.* *8*, 1050–1054.

- Couvillon, M.J., Fensome, K.A., Quah, S.K., and Schürch, R. (2014). Summertime blues: August foraging leaves honey bees empty-handed. *Commun. Integr. Biol.* 7, e28821.
- Crawley, M.J. (2005). *Statistics: An introduction using R* (Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.).
- Fontaine, C., Collin, C.L., and Dajoz, I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *J. Ecol.* 96, 1002–1010.
- Geusen-Pfister, H. (1987). Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg. (Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. *J. Appl. Entomol.* 104, 261–270.
- Gilbert, F.S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Entomol.* 6, 245–262.
- Gilbert, F.S. (1985). Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecol. Entomol.* 10, 385–392.
- Goulson, D. (1999). Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2, 185–209.
- Goulson, D., Hawson, S.A., and Stout, J.C. (1998). Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. *Anim. Behav.* 55, 199–206.
- Hervé, M. (2013). SequenceR : une interfce d'encodage de séquences comportementales.
- Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.* 50, 346–363.
- Jado, R.H., Araj, S.-E., Abu-Irmaileh, B., Shields, M.W., and Wratten, S.D. (2019). Floral resources to enhance the potential of the parasitoid *Aphidius colemani* for biological control of the aphid *Myzus persicae*. *J. Appl. Entomol.* 143, 34–42.
- Katsoyannos, B. (1982). Male sex pheromone of *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera, Tephritidae): Factors affecting release and response and its role in the mating behavior¹. *Z. Für Angew. Entomol.* 94, 187–198.
- Khodayari, S., Moharramipour, S., Larvor, V., Hidalgo, K., and Renault, D. (2013). Deciphering the Metabolic Changes Associated with Diapause Syndrome and Cold Acclimation in the Two-Spotted Spider Mite *Tetranychus urticae*. *PLOS ONE* 8, e54025.
- Laubertie, E.A., Wratten, S.D., and Hemptinne, J.-L. (2012a). The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biol. Control* 61, 1–6.
- Laubertie, E.A., Wratten, S.D., and Hemptinne, J.-L. (2012b). The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biol. Control* 61, 1–6.

- Le Lann, C., Wardziak, T., Baaren, J. van, and Alphen, J.J.M. van (2011). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Funct. Ecol.* *25*, 641–651.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2009). Bumble-bees learn the value of social cues through experience. *Biol. Lett.* *5*, 310–312.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2011). Do inexperienced bumblebee foragers use scent marks as social information? *Anim. Cogn.* *14*, 915–919.
- Lee, J.C., and Heimpel, G.E. (2003). Nectar availability and parasitoid sugar feeding. In *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 220–225.
- Lima, I.S., House, P.E., and Nascimento, R.R. do (2001). Volatile substances from male *Anastrepha fraterculus* wied. (Diptera: Tephritidae): identification and behavioural activity. *J. Braz. Chem. Soc.* *12*, 196–201.
- Majetic, C.J., Raguso, R.A., and Ashman, T.-L. (2009). The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. *Funct. Ecol.* *23*, 480–487.
- Olson, D.M., and Andow, D.A. (1998). Larval Crowding and Adult Nutrition Effects on Longevity and Fecundity of Female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environ. Entomol.* *27*, 508–514.
- Percival, M.S. (1961). Types of nectar in angiosperms. *New Phytol.* *60*, 235–281.
- Pinheiro, L.A., Torres, L.M., Raimundo, J., and Santos, S.A.P. (2015). Effects of pollen, sugars and honeydew on lifespan and nutrient levels of *Episyrphus balteatus*. *BioControl* *60*, 47–57.
- Possingham, H.P. (1989). The Distribution and Abundance of Resources Encountered by a Forager. *Am. Nat.* *133*, 42–60.
- Primante, C., and Dötterl, S. (2010). A Syrphid Fly Uses Olfactory Cues to Find a Non-Yellow Flower. *J. Chem. Ecol.* *36*, 1207–1210.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R., and Charnov, E.L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *Q. Rev. Biol.* *52*, 137–154.
- Reader, T., MacLeod, I., Elliott, P.T., Robinson, O.J., and Manica, A. (2005). Inter-Order Interactions Between Flower-Visiting Insects: Foraging Bees Avoid Flowers Previously Visited by Hoverflies. *J. Insect Behav.* *18*, 51–57.
- Reader, T., Higginson, A.D., Barnard, C.J., and Gilbert, F.S. (2006). The effects of predation risk from crab spiders on bee foraging behavior. *Behav. Ecol.* *17*, 933–939.
- van Rijn, P.C.J., and Wäckers, F.L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *J. Appl. Ecol.* *53*, 925–933.

- Robacker, D.C., Garcia, J.A., and Hart, W.G. (1990). Attraction of a Laboratory Strain of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) to the Odor of Fermented Chapote Fruit and to Pheromones in Laboratory Experiments. *Environ. Entomol.* 19, 403–408.
- Scholz, D., and Poehling, H.-M. (2000). Oviposition site selection of *Episyrphus balteatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 94, 149–158.
- Stout, J.C., and Goulson, D. (2001). The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Anim. Behav.* 62, 183–189.
- Stout, J.C., Goulson, D., and Allen, J.A. (1998). Repellent Scent-Marking of Flowers by a Guild of Foraging Bumblebees (*Bombus* spp.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 317–326.
- Thompson, S.N. (2003). Trehalose – The Insect ‘Blood’ Sugar. In *Advances in Insect Physiology*, (Academic Press), pp. 205–285.
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., and Wäckers, F.L. (2006). The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control* 39, 179–185.
- Wäckers, F.L., and Van Rijn, P.C. (2012). Pick and mix: selecting flowering plants to meet the requirements of target biological control insects. *Biodivers. Insect Pests Key Issues Sustain. Manag.* 9, 139–165.
- Wäckers, F.L., Lee, J.C., Heimpel, G.E., Winkler, K., and Wagenaar, R. (2006). Hymenopteran parasitoids synthesize ‘honeydew-specific’ oligosaccharides. *Funct. Ecol.* 20, 790–798.
- Walther-Hellwig, K., Fokul, G., Frankl, R., Büchler, R., Ekschmitt, K., and Wolters, V. (2006). Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie* 37, 517–532.
- Willmer, P., Stanley, D.A., Steijven, K., Matthews, I.M., and Nuttman, C.V. (2009). Bidirectional Flower Color and Shape Changes Allow a Second Opportunity for Pollination. *Curr. Biol.* 19, 919–923.
- Wilms, J., and Eltz, T. (2008). Foraging scent marks of bumblebees: footprint cues rather than pheromone signals. *Naturwissenschaften* 95, 149–153.
- Yokoi, T., and Fujisaki, K. (2009). Recognition of scent marks in solitary bees to avoid previously visited flowers. *Ecol. Res.* 24, 803–809.

Favoriser simultanément plusieurs groupes d'insectes bénéfiques et leurs services écosystémiques via la diversification des paysages agricoles est un levier novateur et séduisant pour soutenir la production agricole tout en limitant les intrants chimiques et en conservant la biodiversité. Il reste néanmoins de nombreuses inconnues concernant les mécanismes liés à la performance de ces stratégies de diversification, que ce soit d'une part pour favoriser les abondances d'un ou plusieurs groupes d'insectes bénéfiques, ou d'autre part sur l'efficacité des services écosystémiques qui devraient en résulter. L'objectif de cette thèse a été de comprendre comment l'ajout de ces ressources florales affecte l'assemblage des communautés et d'expliquer le lien entre ces modifications au niveau des communautés d'insectes floricoles et le service de biocontrôle.

Nos travaux se sont concentrés sur deux stratégies de diversification des cultures avec des espèces végétales ayant à la fois un intérêt économique direct pour les agriculteurs et apportant des ressources intéressantes pour les ennemis naturels et les pollinisateurs (Thomine et al., 2020). Ainsi, nous avons étudié des champs de céréales en mélange avec des légumineuses cultivées (féverole, pois et vesce, appelé « mélanges céréaliers ») sur les communautés de pollinisateurs et parasitoïdes de pucerons : cette pratique permet une diversification des plantes cultivées au sein des champs, avec la présence simultanée des ravageurs étudiés (les pucerons des céréales) et des ressources alternatives apportées par les légumineuses (pucerons du pois et de la féverole comme hôtes alternatifs pour les parasitoïdes, nectar-extra floral, nectar floral et pollen pour les pollinisateurs et parasitoïdes). Nous avons aussi étudié l'assemblage des pollinisateurs visitant des champs monospécifiques de fleurs (bleuet et arnica), ces champs pouvant être considérés comme une diversification du paysage agricole, avec des espèces peu communes présentes en grande quantité.

Notre **hypothèse 1** prévoyait une réponse contrastée des différents groupes d'insectes étudiés à l'augmentation des ressources cultivées en lien avec une utilisation différentielle des ressources, et ce à différentes échelles. Les résultats de notre étude confirment cette hypothèse. Globalement, l'ajout de ressources florales cultivées a favorisé les insectes généralistes au sein de chaque guild. Dans la guild des parasitoïdes de pucerons des céréales, la diversification des champs de céréales avec des légumineuses a favorisé les espèces généralistes de parasitoïdes primaires. Cette diversification a aussi favorisé les parasitoïdes secondaires, et particulièrement les plus généralistes. Similairement, au sein

de la guildes des pollinisateurs, les cultures ont été majoritairement visitées par des groupes d'espèces généralistes (abeilles domestiques et bourdons). Dans les cultures monospécifiques de fleurs, les pollinisateurs visiteurs majoritaires étaient eux aussi généralistes. Au contraire, les abeilles sauvages et les syrphes ont plutôt été favorisés par les adventices et les haies. Nos résultats montrent que chacun de ces groupes répond aux ressources végétales à des échelles spatio-temporelles différentes. Ces aspects seront abordés en première partie de la discussion générale.

Contrairement à notre **hypothèse 2**, la diversification des ressources n'a pas augmenté la diversité des parasitoïdes de pucerons des céréales, ni le contrôle biologique des pucerons. Nous avons mis en évidence un changement fonctionnel de la communauté de parasitoïdes primaires, avec une favorisation des espèces généralistes au dépend des spécialistes, suggérant de la compétition (directe et indirecte) au sein de cette guildes et en faveur de notre **hypothèse 3**. Ce changement de communauté pourrait avoir diminué l'efficacité de la guildes à contrôler les pucerons des céréales, et d'autant plus à cause d'un plus fort hyperparasitisme dans les parcelles avec ressources ajoutées. Nos résultats suggèrent aussi une possible interaction négative en champ entre les pollinisateurs et les parasitoïdes, impactant la régulation des pucerons, validant aussi notre **hypothèse 3**. Pour comprendre les mécanismes liés à cette interaction négative, nous avons étudié la réponse en laboratoire de deux ennemis naturels à la compétition par exploitation pour la ressource florale. Contrairement à notre **hypothèse 4**, nous n'avons pas détecté de capacité innée de discrimination de la ressource exploitée par ces espèces, suggérant que les interactions en champ pourraient être plutôt liées à de la compétition par interférence. Ces résultats sont discutés dans la deuxième partie de la discussion.

Enfin, les résultats liés à cette thèse amènent à des pistes de réflexion pour l'aménagement des paysages agricoles, présentées dans la troisième partie de la discussion, mais de nombreuses recherches sont encore nécessaires pour les transformer en pistes d'action.

1. Approche multi-échelle de l'utilisation des ressources par les différents groupes

1.1. Des réponses contrastées des différents groupes à plusieurs échelles spatiales

Favoriser plusieurs groupes d'insectes bénéfiques nécessite de comprendre comment chacun de ces groupes répond aux ressources disponibles aux différentes échelles spatiales et temporelles. En accord avec nos prédictions, les différents groupes étudiés répondent de façon contrastée aux stratégies de diversification en fonction de leurs traits biologiques tels que leur cycle de vie, leur régime alimentaire ou encore leur capacité de dispersion.

1.1.1. Echelle du paysage :

L'abondance et la disposition des ressources dans un paysage a un effet structurant important sur les assemblages (Gámez-Virúés et al., 2015). Les approches multi-taxons pour comprendre comment différents groupes d'organismes répondent aux différents éléments paysagers sont peu nombreuses (Martin et al., 2019). Si des méta-analyses ont testé cette question sur plusieurs taxons (Martin et al., 2019; Shackelford et al., 2013), les études utilisées ont été réalisées pour la majorité sur des groupes d'insectes séparés, et les études qui suivent les différents groupes sur les mêmes parcelles restent très rares. Ainsi, notre étude (Chapitre 4) est l'une des premières regardant la réponse de plusieurs groupes fonctionnels, des parasitoïdes et des pollinisateurs, à l'hétérogénéité du paysage en simultané. Nos résultats mettent en évidence des réponses contrastées des groupes étudiés aux différents éléments du paysage et à différentes échelles. Les abondances des parasitoïdes sont principalement liées à la proportion de céréales dans un rayon de 1000 m alors que celles des abeilles et des bourdons le sont aux taux de recouvrements en fleurs cultivées à l'échelle locale. Dans nos résultats, seules les abeilles sauvages de petite taille et les syrphes répondent à l'augmentation de la densité de haies à 1000 m. Il est intéressant de constater qu'il n'y a pas de réponses inverses à de mêmes éléments paysagers entre les groupes étudiés, ce qui aurait pu entraîner un antagonisme dans les stratégies paysagères à implanter pour les favoriser. De plus, alors que les méta-analyses mentionnées plus haut ont caractérisé la composition du paysage en fonction des cultures

et des habitats non cultivés (hétérogénéité structurale), notre étude prend en compte les différents types de cultures en fonction des ressources qu'elles apportent pour chacun des groupes étudiés, permettant ainsi un premier pas vers une approche fonctionnelle des ressources fournies par les paysages agricoles (hétérogénéité fonctionnelle). Globalement, l'abondance de chacun des groupes étudiés était peu corrélée aux éléments du paysage considérés, ce qui peut être lié à un échantillon de parcelles un peu faible, bien qu'ayant demandé un effort conséquent d'échantillonnage due à l'étude simultanée de plusieurs groupes. D'autres travaux étudiant simultanément les réponses de plusieurs groupes aux ressources paysagères, dans d'autres cultures ainsi que dans des éléments non cultivés, sont essentiels à réaliser, et notamment pour continuer à développer une approche fonctionnelle des éléments paysagers qui offre des perspectives novatrices pour la compréhension des dynamiques des populations d'insectes dans les paysages agricoles (cf. perspectives 3.).

1.1.2. Echelle de la parcelle

Nous avons souvent observé une utilisation différentielle des ressources au sein d'une même parcelle par les groupes d'insectes, probablement à mettre en lien avec l'hétérogénéité intra-parcellaire de la disponibilité de ces ressources ainsi qu'aux capacités de dispersion des différents groupes fonctionnels (Chapitre 2). Cette question est particulièrement intéressante lorsque l'on veut étudier l'homogénéité du service rendu à l'échelle de la parcelle. Il est notamment souvent observé que l'abondance des insectes bénéfiques, et le service écosystémique qu'ils procurent, diminuent avec la distance à la bordure (Woodcock et al., 2016). Dans nos études, nous avons observé peu de différence entre l'utilisation des ressources en bordure et au centre des parcelles par les groupes d'insectes étudiés, à part pour les abeilles sauvages de petite taille, souvent plus nombreuses en bordure de parcelles, probablement à cause de la proximité des ressources alternatives (nids et flore spontanée). Ce résultat peut s'expliquer par la petite taille des parcelles étudiées (autour d'un hectare), et suggère donc qu'une distribution homogène des pollinisateurs est plus facilement atteinte dans les petites parcelles. De façon similaire, nous avons observé un taux de parasitisme équivalent de la bordure à une distance de 25 à 50 mètres de celle-ci, sauf lors de deux sessions d'échantillonnage, pour lesquelles le taux de parasitisme était plus important de 25 à 50 mètres de la bordure qu'à un mètre (résultats non montrés). Ces résultats vont à l'encontre de « l'effet bordure »

généralement constaté (Woodcock et al., 2016), laissant supposer que les bordures de ces champs n'étaient pas des habitats sources pour les espèces de parasitoïdes étudiées.

De plus, les parcelles agricoles fournissent différentes ressources : les ressources cultivées, mais aussi d'autres ressources plus diversifiées fournies par les adventices des cultures. Ces adventices ont des floraisons souvent plus étalées et présentent des traits variés. Nous avons observé une localisation préférentielle des abeilles domestiques et des bourdons (espèces eusociales et généralistes) sur les ressources cultivées, alors que les abeilles sauvages et les syrphes étaient plus présents sur les ressources spontanées (Chapitre 3), tel que cela a été montré dans d'autres études (Rollin et al., 2013). Les effets des adventices n'ont pas été étudiés sur les parasitoïdes dans nos travaux, mais il serait important de les prendre en compte dans les futures études car les adventices pourraient favoriser les populations de parasitoïdes par l'apport d'hôtes alternatifs ou de nectar (Araj and Wratten, 2015).

1.1.3. Echelle de la plante :

Enfin, des observations à l'échelle des plantes ont permis de mettre en évidence une utilisation différentielle des ressources intra-plante (nectar floral et extra-floral, pollen) par les différents groupes étudiés qui dépendaient du système. Ainsi, les abeilles domestiques étaient très abondantes sur le nectar extra-floral (NEF) de féverole et de vesce, mais beaucoup moins sur le NEF de bleuet qui était lui utilisé par les abeilles sauvages de petite taille. Une telle différence pourrait s'expliquer par 1) une qualité supérieure des NEF des légumineuses par rapport au bleuet ; 2) la difficulté d'accès au nectar floral des légumineuses, entraînant une préférence des abeilles pour le NEF ; 3) la pression de compétition pour les ressources les plus profitables : par exemple, les abeilles domestiques utilisaient le NEF de bleuet lorsqu'elles étaient les plus abondantes, suggérant de la compétition intraspécifique ; de même, la présence de bourdons plus performants sur les fleurs de légumineuses aurait pu entraîner un déplacement des abeilles domestiques sur les ressources moins profitables (les NEF). Par effet de hiérarchie compétitive, les abeilles domestiques pourraient empêcher l'accès aux NEF des légumineuses aux abeilles sauvages de petite taille et aux ennemis naturels.

Des études de partage spatial de la ressource au sein d'une plantes ont été réalisées dans le but d'étudier l'effet de la complémentarité des espèces sur la pollinisation, mais peu ont

étudié l'effet sur la coexistence d'espèce. Par exemple au sein de fleurs de fraises ou de courge, où les petites abeilles pollinisent les stigmates à la base de la fleur, alors que les abeilles plus larges pollinisent les stigmates apicaux, permettant une forme plus homogène des fruits (Chagnon et al., 1989; Hoehn et al., 2008). Ainsi, le rôle des ressources secondaires des plantes (comme le NEF) dans la médiation des interactions entre visiteurs des fleurs est encore peu connu mais serait intéressant à étudier pour pouvoir prendre en compte dans les choix des plantes des stratégies de diversification pour favoriser plusieurs groupes d'insectes simultanément.

1.2. Vers une étude temporelle des assemblages des communautés

Nous avons mené une étude temporelle (journalière et saisonnière) de l'utilisation des fleurs par les différents groupes. A l'échelle de la journée, le suivi des visites de fleurs de bleuet et d'arnica par les différents groupes de pollinisateurs (Chapitre 2) nous a permis de mettre en évidence une utilisation temporelle différentielle au cours d'une même journée, les syrphes étant plus abondants en début de journée, les abeilles domestiques à midi et dans l'après-midi, et les abeilles sauvages en fin d'après-midi. Cette évolution temporelle des communautés est intéressante du point de vue de la complémentarité des espèces pour l'efficacité du service de pollinisation, puisqu'une succession d'espèces le long de la journée permet une pollinisation plus efficace (Hoehn et al., 2008). Au cours de la saison, nous avons pu observer une variation importante de la communauté en fonction de la phénologie des ressources dans les champs de céréales et les mélanges céréaliers (Chapitre 3) : la plupart des adventices ont fleuri après la floraison massive de la culture, avec comme conséquence un passage d'une communauté constituée principalement d'abeilles domestiques et de bourdons à une communauté plus diversifiée d'abeilles sauvages et de syrphes en fin de saison.

Concernant la guildes de parasitoïdes étudiés dans les céréales (Chapitre 1), indépendamment de l'apport de ressources alternatives, l'étude des réseaux trophiques pucerons-parasitoïdes a montré une évolution des abondances relatives des espèces de la guildes des parasitoïdes avec une augmentation de la proportion de généralistes au cours de la saison. La phénologie de la culture, l'augmentation de l'abondance relative du puceron de épis *Sitobion avenae*, les conditions environnementales ainsi que le

remplacement des espèces les moins compétitives par des espèces plus compétitives pourraient expliquer ce changement temporel de la composition de la guildes. Nos résultats ont aussi montré que ce pattern d'homogénéisation fonctionnelle se retrouvait au sein de la guildes des hyperparasitoïdes, avec les plus spécialistes étant présents au début de la saison et étant peu à peu remplacés par des espèces plus généralistes (genre *Dendrocerus*). De telles modifications fonctionnelles des communautés pourraient avoir un effet négatif sur le contrôle des pucerons, les parasitoïdes généralistes étant en général moins performants dans l'utilisation des hôtes que les spécialistes (Raymond et al., 2016; Straub et al., 2011). Néanmoins, le taux de parasitisme a augmenté au fur et à mesure de la saison.

De façon générale, l'étude de l'évolution temporelle de la composition des communautés a été beaucoup moins étudiée que l'évolution spatiale. Cependant nos travaux montrent que cet aspect est aussi très important, et peut aboutir sur des mesures de gestion des habitats, en particulier avec la démonstration de l'importance des ressources apportées par les adventices, qui varient au cours de la saison, aux différents groupes étudiés.

2. Effet de la diversification des ressources sur les interactions entre insectes bénéfiques

Les interactions biotiques ont un effet majeur de structuration des communautés et affectent les fonctions écologiques assurées par les insectes qui les composent. Les études menées au cours de cette thèse suggèrent que la modification de la disponibilité en ressources peut être une cause d'augmentation des interactions négatives, de type trophique (par exemple hyperparasitisme) ou non trophique (compétition) et en particulier au sein et entre guildes.

2.1. Interactions trophiques

Comprendre les mécanismes qui augmentent la prédation/parasitisme des insectes bénéfiques paraît essentiel pour limiter ces interactions et favoriser les insectes bénéfiques. Dans le cas du système céréales – légumineuses, nous avons montré que la

diversification végétale a augmenté l'hyperparasitisme des parasitoïdes primaires tout au long de la saison d'échantillonnage, et que cette interaction négative a pu participer à la limitation du contrôle des pucerons dans les champs plus diversifiés (Chapitre 1). D'autres études avaient alerté sur les effets potentiellement négatifs des hyperparasitoïdes sur le biocontrôle. Par exemple, Araj et al. (2008, 2009) ont suggéré que les hyperparasitoïdes pouvaient être favorisés par du nectar floral et Gagic et al., (2012), Rand et al. (2012) et Van Nouhuys and Hanski (2000) ont montré qu'ils pouvaient l'être par la présence d'hôtes alternatifs. Dans notre étude, ces deux facteurs pourraient être à l'origine de l'augmentation du taux d'hyperparasitisme, mais leur importance relative n'a pas pu être déterminée. Nous savons néanmoins que les hôtes alternatifs (pucerons du pois) étaient utilisés par les mêmes genres d'hyperparasitoïdes. La détermination à l'espèce des individus récoltés, prévue dans les prochains mois, pourra nous permettre de confirmer ou non l'utilisation des hôtes alternatifs par les hyperparasitoïdes utilisant les parasitoïdes des céréales. De plus, des analyses complémentaires permettant d'identifier les parasitoïdes primaires ayant servi d'hôtes aux hyperparasitoïdes par des méthodes moléculaires (e.g. PCR) permettraient de construire des réseaux trophiques à quatre niveaux. De telles informations permettraient de comprendre si la modification de la guildes des parasitoïdes primaires liée à la diversification végétale pourrait être la cause de l'augmentation des hyperparasitoïdes (par exemple avec une préférence des hyperparasitoïdes pour le parasitoïde généraliste). Dans ce cas, les parasitoïdes primaires seraient en compétition apparente.

L'importance réelle des hyperparasitoïdes dans la limitation du contrôle biologique par les parasitoïdes primaires est encore assez peu connue, mais quelques études manipulatives suggèrent que les hyperparasitoïdes pourraient grandement perturber le contrôle des pucerons par les parasitoïdes primaires (Schooler et al., 2011). Enfin, il serait intéressant d'étudier à quelles échelles spatiales et temporelles les hyperparasitoïdes sont favorisés et/ou limitent le contrôle biologique.

2.2. Interactions de compétition

2.2.1. Au sein d'une même guildes

L'étude des réseaux trophiques pucerons – parasitoïdes en champs de céréales a révélé un changement fonctionnel de la communauté lors de l'ajout de ressources florales, avec

une proportion plus importante d'espèces généralistes dans les parcelles diversifiées (mélanges céréales-légumineuses) par rapport aux espèces spécialistes, dont l'abondance relative était supérieure en culture de céréales (Chapitre 1). Plusieurs hypothèses peuvent être mises en avant pour expliquer ce changement fonctionnel. Premièrement, la dilution des plants de céréales dans les champs mixtes pourrait défavoriser les parasitoïdes spécialistes des pucerons des céréales, alors que les parasitoïdes généralistes disposeraient de ressources plus concentrées et diversifiées dans les champs mixtes. Cette dilution des ressources a pu avoir un effet négatif sur l'attraction de l'espèce spécialiste (*A. rhopalosiphi*) en début de saison et sur son développement, entraînant une compétition indirecte (via la concentration de la ressource) entre les parasitoïdes spécialistes et généralistes. De plus, une compétition directe entre les spécialistes et généralistes a probablement eu un rôle important dans la limitation du contrôle des pucerons, l'espèce généraliste principale *A. ervi* étant un compétiteur supérieur par rapport au spécialiste (Le Lann et al., 2008; Ortiz-Martínez et al., 2019). Plus précisément, il a été montré que le généraliste *A. ervi* multiparasite régulièrement *A. rhopalosiphi* en champ, et que ce multiparasitisme augmente lorsque l'abondance de pucerons diminue (Ortiz-Martínez et al., 2019). Ce changement d'abondance relative des différentes espèces au sein de la guilda a probablement eu un impact négatif sur l'efficacité de la guilda à contrôler les pucerons. En effet, les espèces spécialistes sont souvent considérées comme plus efficaces dans leur recherche d'hôtes (Raymond et al., 2016).

Nos résultats ont montré un impact important de l'apport de ressources alternatives sur les communautés de parasitoïdes et leur fonctionnement, et révèlent que les interactions de compétition peuvent avoir un effet majeur dans la provision du service. Alors que la majorité des études en champs se concentrent sur les prédateurs, ou groupent les parasitoïdes en un seul groupe fonctionnel, cette étude met en lumière l'importance d'étudier les interactions à une échelle plus fine (intra-guilda) des parasitoïdes. Les mécanismes restent cependant encore hypothétiques, et des expériences de manipulation de la ressource pourraient permettre de quantifier l'impact de l'ajout de ressources alternatives sur la compétition intra-guilda. De nombreux autres facteurs qui pourraient affecter ces interactions sont importants à considérer. Par exemple, la densité de pucerons, faible dans notre étude, a probablement augmenté le degré de compétition entre les parasitoïdes en faveur de *A. ervi* (Ortiz-Martínez et al., 2019), ce qui serait intéressant à vérifier expérimentalement. De même, le paysage pourrait avoir un effet

modérateur sur l'effet des interactions entre ennemis naturels, bien qu'il soit encore peu compris (Martin et al., 2015). Comprendre les effets de ces facteurs est indispensable afin de mettre en place des aménagements minimisant les effets négatifs des interactions entre ennemis naturels et optimiser leur service.

L'augmentation massive de ressources florales cultivées peut aussi impacter les communautés de pollinisateurs via l'attraction de pollinisateurs généralistes. L'introduction massive de ruches d'abeilles domestiques peut également impacter l'utilisation des ressources ajoutées. La réponse d'une communauté de pollinisateurs sauvages à la présence massive d'abeilles domestiques n'a pas pu être directement testée dans notre étude (Chapitre 2) pour des raisons de design expérimental (les parcelles expérimentales de l'entreprise étant proches les unes des autres, les abondances d'abeilles domestiques étaient élevées et similaires entre tous les champs). Néanmoins, plusieurs indices laissent suggérer une compétition entre groupes, et notamment entre syrphes et abeilles domestiques (étude corrélative). Cette question de la compétition entre syrphes et abeilles domestiques a été suggérée, mais jamais testée expérimentalement (Ambrosino et al., 2006; Pontin et al., 2006). D'ailleurs, les syrphes sont assez peu étudiés au sein des communautés de pollinisateurs, mais plusieurs articles récents soulignent l'importance négligée de ces diptères, ce qui devrait diriger les prochaines recherches à les prendre en compte (Dunn et al., 2020; Rader et al., 2016, 2020; Raguso, 2020). De plus, notre étude étant assez descriptive (Chapitre 2), elle a permis de mettre en évidence de nouvelles connaissances sur un système rare, des cultures de fleurs en période estivale, donc à un moment avec peu de ressources alimentaire pour les abeilles (Couvillon et al., 2014). En particulier, nous avons mis en évidence l'utilisation du nectar extra-floral de bleuet par des femelles Halictidae, ce qui pourrait favoriser le maintien de ces populations dans des situations de forte compétition.

2.2.2. Entre guildes

L'étude des interactions écologiques entre groupes fonctionnels est un domaine qui a fait l'objet de peu d'études. Durant cette thèse, une étude de terrain a permis de faire ressortir un premier signal à l'état naturel d'un antagonisme possible entre des pollinisateurs (et plus particulièrement l'abeille domestique) et des ennemis naturels (ici, des parasitoïdes). Plus précisément, c'est le service rendu par les ennemis naturels (le taux de parasitisme des pucerons) qui a été affecté par la présence d'abeilles, alors que

l'abondance en ennemis naturels n'était pas réduite. Ces résultats suggèrent pour la première fois que les abeilles domestiques limitent l'efficacité des parasitoïdes à contrôler les pucerons. Bien que cette étude reste corrélative, puisque basée sur des suivis de populations naturelles, les différents groupes n'ont pas présenté de réponses contrastées aux mêmes facteurs environnementaux, suggérant que cette corrélation est due à une interaction négative entre groupes. Bien que les résultats ne soient pas présentés dans cette thèse, car insuffisamment robustes, une première analyse avec les données obtenues en 2018 avait mis en évidence un pattern similaire, c'est-à-dire une corrélation négative entre les abondances de pollinisateurs et le taux de parasitisme des pucerons des céréales, étayant ainsi ces résultats. L'impact des abeilles domestiques sur le taux de parasitisme n'est pas fonction du type de culture, suggérant que ce n'est pas l'ajout de légumineuses qui a entraîné cette interaction.

Une étude en laboratoire sur les capacités de discrimination des ennemis naturels à la compétition par exploitation pour des ressources florales a montré que les syrphes et parasitoïdes ne discriminaient pas de façon innée les fleurs exploitées par des compétiteurs. De telles capacités de discrimination existent pour le choix de la ressource en hôtes/proies chez les parasitoïdes et les syrphes, qui peuvent détecter la présence de compétiteurs et modifier leur comportement d'oviposition en conséquence (Almohamad et al., 2008; Le Lann et al., 2011). Ces capacités sont parfois apprises au cours d'un processus d'apprentissage (Almohamad et al., 2008; Le Lann et al., 2008), il serait donc intéressant de tester si les parasitoïdes et les syrphes peuvent apprendre à discriminer des ressources florales déjà exploitées, d'autant plus si cela impacte leur fitness. En conditions expérimentales, les insectes (syrphes et parasitoïdes) s'étant nourris de fleurs déjà exploitées par des syrphes et des bourdons présentaient un profil de sucres comportant moins de fructose et de glucose, ce qui pourrait constituer une pression de sélection à la mise en place d'un apprentissage de la reconnaissance de fleurs déjà exploitées en cas de compétition, comme cela a été mis en évidence chez les bourdons (Jones et al., 2015). Toutefois, *in natura*, il est aussi possible que pour ces insectes de plus petite taille la nécessité de visiter plusieurs fleurs pour atteindre un niveau de sucres suffisant ne soit pas un facteur limitant ou ne constitue pas une pression de sélection suffisante à la mise en place de cet apprentissage.

Ces deux études suggèrent que la compétition par exploitation de la ressource florale n'est peut-être pas un facteur majeur. En revanche, la compétition par interférence pourrait être plus importante entre ces groupes de taille différente. Quantifier ces interactions et en comprendre les mécanismes demande de manipuler les abondances de chaque groupe au travers d'expériences de manipulation de la ressource. En particulier, mesurer s'il y a un impact de la compétition par exploitation ou par interférence sur la fitness des individus est essentiel pour savoir si la compétition entre guildes peut être un facteur majeur de structuration des communautés. De tels protocoles sont néanmoins complexes à mettre en place. Au cours d'un stage de M2 réalisé par Ludovic Lagneau, nous avons testé l'effet de deux ressources florales favorables aux parasitoïdes et pollinisateurs, en présence ou non de bourdons, sur le taux de parasitisme de pucerons des céréales. Nous avons observé que le taux de parasitisme n'était pas significativement différent entre les cages avec et sans bourdons, rejetant notre hypothèse d'une possible compétition entre groupes. Néanmoins, des problèmes techniques rencontrés au cours de l'expérience, tels que de très fortes températures sous les cages expérimentales, probablement à l'origine d'un fort taux de mortalité des individus, ont fortement limité le nombre de réplicats utilisables. Le taux de parasitisme final étant très faible, nous pouvons supposer que les fortes températures et faibles humidités ont limité l'activité des insectes, remettant en cause nos résultats. De prochaines expériences devront être réalisées pour répondre à cette question qui peut avoir une importance capitale sur l'efficacité des stratégies de diversification sur le contrôle des ravageurs et nous permettre de développer des designs de diversification de la ressource adaptés *in natura* pour limiter la compétition.

Comme mis en évidence dans la revue bibliographique, très peu d'études se sont concentrées sur les interactions services écosystémiques de pollinisation et contrôle biologique, et le peu d'études existantes avaient mis en avant un effet synergique des deux services (Lundin et al., 2012; Sutter and Albrecht, 2016). Ici, nous montrons un possible antagonisme entre ces deux services écosystémiques, mais l'importance et les mécanismes de cet antagonisme restent à être étudiés. En particulier, nous avons montré qu'il est important de dissocier l'effet des interactions sur les populations et sur l'efficacité des populations à fournir le service.

3. Perspectives de gestion agro-écologique

Soutenir les populations d'insectes bénéfiques et leurs services demande de repenser l'aménagement des paysages d'une façon plus holistique pour fournir les ressources essentielles à chacun des groupes fonctionnels, aux échelles spatio-temporelles auxquelles ils répondent le mieux. Si certaines mesures peuvent être communes pour favoriser les différents groupes, nos études soulignent le fait qu'il faut des mesures séparées pour favoriser chacun des groupes de façon efficace. Notamment, les travaux de cette thèse mettent en valeur l'intérêt de considérer les interactions négatives entre insectes dans l'aménagement, ce qui complexifie encore la mise en place de stratégies efficaces de diversification.

3.1. Aménagement de la parcelle au paysage

Nos résultats mettent en évidence des pistes pour réfléchir à quelles ressources utiliser et comment les disposer pour favoriser chacun des groupes en limitant les interactions négatives. Par exemple, notre étude des communautés de parasitoïdes suggère que des stratégies de diversification approvisionnant en nectar, mais pas en hôtes alternatifs, pourraient être plus efficaces pour éviter les interactions de compétition entre parasitoïdes primaires ainsi que les interactions trophiques des parasitoïdes secondaires.

Une autre piste, cette fois pour éviter la compétition entre ennemis naturels (parasitoïdes et syrphes) et abeilles serait de séparer spatialement les ressources spécifiques pour chaque groupe en fonction de leurs préférences respectives, avec une approche fonctionnelle pour avoir des mélanges adaptés aux ennemis naturels à pièces buccales courtes (fleurs à corolle plate) et aux abeilles avec des langues plus longues (fleurs à corolles profonde) (Wäckers and van Rijn, 2012). Cette séparation spatiale pourrait être un levier pour limiter la compétition par interférence entre les différents groupes et pourrait se réfléchir à la fois à l'échelle de la parcelle et du paysage.

Une expérimentation a été mise en place durant la thèse pour tester cette hypothèse. L'objectif était de tester l'effet de différents mélanges fleuris avec une disposition différente des ressources fonctionnelles sur la visite des patchs par les visiteurs des fleurs, et de tester l'effet résultant sur le taux de parasitisme des pucerons des céréales. Dans des parcelles de blé, des patchs de mélanges fleuris ont été semés :

- Un mélange de 4 espèces végétales à corolle courte, favorisant majoritairement les ennemis naturels.
- Un mélange de 4 espèces à corolles longues, favorisant majoritairement les pollinisateurs.
- Un mélange de ces 8 espèces qui devrait en théorie favoriser les deux groupes, mais qui pourrait en pratique être le siège d'interactions négatives, avec les ennemis naturels ayant moins accès à la ressource en nectar que les pollinisateurs.
- Les deux mélanges séparés spatialement, contenant chacun le mélange fonctionnel favorisant un unique groupe fonctionnel. On s'attendait à ce que les deux groupes soient favorisés, chacun visitant de façon privilégiée le patch contenant ses ressources préférées, limitant ainsi les interactions de compétition entre groupes.

Pour des raisons de conditions météorologiques en 2019, l'implantation des patches s'est réalisée trop tardivement dans l'année et les espèces végétales ont peu levé. Cela s'est traduit par une non-correspondance des phénologies entre le blé (culture où pouvait se mesurer la qualité du contrôle des pucerons) et les mélanges fleuris, et les relevés d'arthropodes n'ont pas été réalisés. L'expérience devait être refaite en 2020, en conditions plus contrôlées (mésocosmes en jardin expérimental), mais a été repoussée suite au confinement lié à la crise sanitaire COVID-19. Les conditions climatiques de juillet, avec la canicule n'ont alors pas permis non plus de réaliser l'expérience dans des conditions correctes. Néanmoins, répondre à une telle question paraît essentiel pour optimiser le développement des populations de plusieurs groupes par l'apport parcellaire de ressources florales, tout d'abord à l'aide d'expériences en mésocosmes pour pouvoir quantifier l'effet des interactions entre groupes, puis par des expériences en plein champ pour vérifier son applicabilité.

Il est aujourd'hui clair que les habitats cultivés sont aussi sources de ressources intéressantes pour certains groupes, que ce soit les ressources cultivées (provision massive de nectar et pollen, présence d'hôtes et de proies), ou les spontanées (ressources plus diversifiées et hétérogènes dans leur distribution) (Carvalho et al., 2011; Holzschuh et al., 2006, 2013). Nos travaux confirment ces résultats (Chapitres 1, 2, 3 et 4). La conservation des adventices au sein et aux abords des parcelles apparaît comme étant cruciale pour favoriser certains groupes de pollinisateurs, tel que les abeilles sauvages (Holzschuh et al., 2006), les syrphes (Cowgill et al., 1993), les parasitoïdes (Araj and

Wratten, 2015) et abeilles domestiques (Requier et al., 2015). Néanmoins, cette pratique est encore peu acceptée par les agriculteurs, notamment à cause du risque de compétition entre adventices et culture. Des études, bien que rares, ont montré que le service apporté par les adventices en termes de favorisation d'insectes bénéfiques, notamment via une meilleure pollinisation de la culture, était supérieur que le disservice dû à la compétition avec la culture (Carvalho et al., 2011). D'autres études sont nécessaires pour généraliser ces résultats et mettre en place des pratiques agronomiques adaptées favorisant des espèces d'adventices peu compétitives mais profitables pour les ennemis naturels et pollinisateurs.

A l'échelle du paysage, la combinaison des différentes mesures pourrait aussi s'agencer de manière à créer une continuité temporelle et spatiale entre les ressources fonctionnelles favorisant chaque groupe. Par exemple, les cultures à floraison massives attirant les pollinisateurs généralistes, et en particulier les abeilles domestiques, pourraient servir de cultures « piège » en concentrant les compétiteurs supérieurs, et ainsi relâcher la pression de compétition sur les ressources des habitats semi-naturels. Il serait alors important qu'il y ait une continuité temporelle des cultures à floraison massives pour éviter le spill-over des abeilles domestiques sur les ressources semi-naturelles à la fin de la floraison des cultures, tel que cela a été montré dans Magrach et al. (2017). Dans cette étude, la fin de la floraison des cultures d'agrumes a mené à un spill-over des abeilles domestiques sur les fleurs des habitats naturels, modifiant les réseaux trophiques plantes-pollinisateurs, et impactant directement la reproduction des plantes des milieux semi-naturels (Magrach et al., 2017). L'intérêt de cultures florales estivales, plus rares dans nos systèmes agricoles français, prend alors tout son sens. Une telle hypothèse pourrait être testée dans les champs de fleurs estivales de l'entreprise Yves Rocher en faisant des relevés en bordure de parcelle avant, pendant et après la floraison des cultures de fleurs. On s'attendrait à ce que dans un environnement avec d'autres cultures de fleurs aux alentours, fleurissant de façon continue, le transfert des abeilles domestiques sur la flore spontanée soit moindre que dans les environnements avec peu de cultures florales différentes et que les populations d'abeilles sauvages soient plus importantes.

Si la composition des paysages en ressources florales est un élément majeur pour soutenir les différents groupes d'insectes bénéfiques floricoles, la configuration l'est tout autant

(Hass et al., 2018; Vasseur et al., 2013). L'étude de Hass et al. (2018) montre que des paysages à plus petites parcelles, et donc avec plus de bordures entre habitats, augmente les populations d'abeilles sauvages et la reproduction des plantes spontanées via une meilleure connectivité. Un tel agencement des habitats semi-naturels et cultivés pourraient aussi permettre d'augmenter la séparation des ressources entre abeilles domestiques et abeilles sauvages, tout en permettant un spill-over plus facile des abeilles sauvages sur les fleurs cultivées, et augmenter le rendement des cultures de façon plus homogène au sein des parcelles.

3.2. Vers une approche fonctionnelle des paysages

De plus en plus de travaux mettent en évidence qu'un point de vue fonctionnel concernant les traits des organismes étudiés est une piste de recherche intéressante à considérer pour optimiser les services écosystémiques (Albrecht et al., 2020; Campbell et al., 2017; Wäckers and van Rijn, 2012). L'utilisation des propriétés fonctionnelles des espèces plutôt que des propriétés taxonomiques peut permettre une meilleure compréhension mécanistique des réponses des organismes à des changements environnementaux ou des effets de ces organismes sur leur environnement, et de les généraliser (Blaum et al., 2011; Perović et al., 2018).

Néanmoins, la fonctionnalité des stratégies de diversification est souvent moins bien prise en compte, en particulier à l'échelle du paysage. Ne pas classer les habitats en catégories simples (e.g. culture versus élément semi-naturel), mais plutôt en fonction des ressources qu'ils fournissent permettrait de mieux comprendre l'efficacité de chaque stratégie sur chaque groupe étudié. Par exemple, les haies ne favorisent pas les abeilles systématiquement, car cela dépendra des espèces végétales présentes, de l'âge des haies, leur architecture, leur gestion, la présence de zones de nidifications, etc... Prendre en compte les ressources autres qu'alimentaires est aussi essentiel pour une approche fonctionnelle efficace. Par exemple, la distribution des sites de nidification a un rôle majeur dans l'assemblage des communautés de pollinisateurs (Potts et al., 2005).

Une première approche d'une catégorisation des habitats en fonction des ressources qu'ils fournissent a été réalisé lors de notre étude à l'échelle du paysage (Chapitre 4). Une approche fonctionnelle plus fine a commencé à être mise en place au cours du projet FLORAG, porté par Audrey Alignier (BAGAP INRAE), avec le co-encadrement d'un stage

de M2 (Nathan Lenestour). Cette étude s'est basée sur des relevés floristiques dans les différents habitats des paysages agricoles bretons et des bases de données de traits floraux pour décrire le paysage par des traits de ressources que fournit chaque habitat. La réponse des abondances et des traits fonctionnels des groupes de pollinisateurs échantillonnés a permis de tester cette approche novatrice. Les premiers résultats ont montré que la profitabilité des ressources est la catégorie de traits la plus importante pour les pollinisateurs, par rapport à l'attractivité ou l'accessibilité des ressources. Les perspectives de ces travaux sont de prendre en compte la phénologie des espèces florales pour avoir une dynamique temporelle de la fonctionnalité des paysages, à mettre en parallèle avec le turn-over des communautés de pollinisateurs et de leurs traits.

Conclusion

Le plus grand défi actuel de l'agriculture est de produire des denrées de qualité pour une population croissante, tout en limitant la destruction des habitats naturels et les pratiques intensives qui impactent la santé humaine et des écosystèmes. La conservation de la biodiversité par des pratiques de diversification des systèmes agricoles à de multiples échelles est un élément clé pour atteindre cet objectif. Néanmoins, optimiser les services écosystémiques fournis par cette biodiversité demande une approche plus holistique et fonctionnelle des agroécosystèmes que celle utilisée actuellement. Comprendre les liens entre diversité et service ne peut se faire qu'en intégrant la complexité des réseaux trophiques et non-trophiques *in natura*, en considérant les multiples guildes partagent le même espace-temps, ainsi que les dimensions spatiales et temporelles de la variabilité des réseaux. Beaucoup de lacunes sur les organismes impliqués dans les services limitent encore la bonne compréhension de leurs interactions avec leur environnement et avec les autres organismes, et surtout l'impact de ces interactions sur leur population et la production des services. Repenser l'organisation des systèmes agricoles à toutes les échelles est essentiel pour limiter les antagonismes et favoriser les synergies entre groupes d'organismes bénéfiques. La prochaine étape est de faire le lien avec le rendement des cultures, dont les mécanismes restent encore peu compris, pour pouvoir convaincre les acteurs des territoires d'implanter des stratégies multi-échelles de diversification végétale et de se diriger vers des paysages agricoles multifonctionnels.

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

Hors articles cités dans les Chapitres

- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., and Muller, C.B. (2012). Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4845–4852.
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N., Tschumi, M., Blaauw, B., Bommarco, R., Campbell, A., Dainese, M., Drummond, F., Entling, M., et al. (2020). Global synthesis of the effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., Francis, F., Hance, T., and Haubruge, E. (2008). Discrimination of parasitized aphids by a hoverfly predator: effects on larval performance, foraging, and oviposition behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 128, 73–80.
- Almohamad, R., Verheggen, F.J., and Haubruge, É. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnol Agron Soc Env.* 15.
- Altieri, M.A., and Letourneau, D.K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* 1, 405–430.
- Ambrosino, M.D., Luna, J.M., Jepson, P.C., and Wratten, S.D. (2006). Relative Frequencies of Visits to Selected Insectary Plants by Predatory Hoverflies (Diptera: Syrphidae), Other Beneficial Insects, and Herbivores. *Environ. Entomol.* 35, 394–400.
- Andrade, T.O., Outreman, Y., Krespi, L., Plantegenest, M., Vialatte, A., Gauffre, B., and van Baaren, J. (2015). Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems. *Ecosphere* 6, art113.
- Andrade, T.O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., and Outreman, Y. (2016). Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia* 180, 877–888.
- Araj, S.-E., and Wratten, S.D. (2015). Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biol. Control* 81, 15–20.
- Araj, S.-E., Wratten, S., Lister, A., and Buckley, H. (2008). Floral diversity, parasitoids and hyperparasitoids – A laboratory approach. *Basic Appl. Ecol.* 9, 588–597.
- Araj, S.-E., Wratten, S., Lister, A., and Buckley, H. (2009). Adding floral nectar resources to improve biological control: Potential pitfalls of the fourth trophic level. *Basic Appl. Ecol.* 10, 554–562.
- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F.L., and Kaiser, L. (2004). Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 31, 445–452.
- Baessler, C., and Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 115, 43–50.

- Bartholomé, O., and Lavorel, S. (2019). Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. *Ecol. Indic.* *107*, 105576.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., and Bernard-Verdier, M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* *30*, 1894–1903.
- Bartual, A.M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., et al. (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* *279*, 43–52.
- Bascompte, J., and Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *38*, 567–593.
- Belyea, L.R., and Lancaster, J. (1999). Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* *86*, 402–416.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* *18*, 182–188.
- Biesmeijer, J.C. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* *313*, 351–354.
- Blackman, R.L., and Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the world's crops: an identification and information guide* (Chichester, West Sussex, England ; New York: Wiley).
- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M., and Jeltsch, F. (2011). How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodivers. Conserv.* *20*, 2333–2345.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., and Tschardt, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* *146*, 34–43.
- Blondel, J. (2003). Guilds or Functional Groups: Does It Matter? *Oikos* *100*, 223–231.
- Blüthgen, N., and Klein, A.-M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl. Ecol.* *12*, 282–291.
- Bommarco, R., Marini, L., and Vaissière, B.E. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* *169*, 1025–1032.
- Brittain, C., Kremen, C., and Klein, A.-M. (2013). Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Glob. Change Biol.* *19*, 540–547.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., and Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* *18*, 119–125.

- Cadotte, M.W., Carscadden, K., and Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* *48*, 1079–1087.
- Campbell, A., Wilby, A., Sutton, P., and Wäckers, F. (2017). Getting More Power from Your Flowers: Multi-Functional Flower Strips Enhance Pollinators and Pest Control Agents in Apple Orchards. *Insects* *8*, 101.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* *486*, 59–67.
- Carrié, R. (2016). Hétérogénéité des paysages et des pratiques agricoles - Effets sur la diversité des abeilles sauvages et la pollinisation. PhD Thesis. Université de Toulouse.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring* (Boston).
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., and Nicolson, S.W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity: Weeds maximize nature benefits to crops. *Ecol. Lett.* *14*, 251–259.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., and Nowakowski, M. (2006). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins: Effects of agri-environment schemes on bumble bees. *J. Appl. Ecol.* *44*, 29–40.
- Casula, P., Wilby, A., and Thomas, M.B. (2006). Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems: Natural enemy diversity effects on prey. *Ecol. Lett.* *9*, 995–1004.
- Chagnon, M., Gingras, J., and De Oliveira, D. (1989). Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *J. Econ. Entomol.* *82*, 1350–1353.
- Chow, A., and Mackauer, M. (1999). Host handling and specificity of the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri* (Curtis) (Hym., Megaspilidae): importance of host age and species. *J. Appl. Entomol.* *123*, 83–91.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* *9*, 222–228.
- Costanza, R., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Raskin, R.G., and Sutton, P. (1997). The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature* *387*, 253–260.
- Couvillon, M.J., Fensome, K.A., Quah, S.K., and Schürch, R. (2014). Summertime blues: August foraging leaves honey bees empty-handed. *Commun. Integr. Biol.* *7*, e28821.
- Cowgill, S.E., Wratten, S.D., and Sotherton, N.W. (1993). The effect of weeds on the numbers of hoverfly (Diptera: Syrphidae) adults and the distribution and composition of their eggs in winter wheat. *Ann. Appl. Biol.* *123*, 499–515.

- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carnevali, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., et al. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* 13.
- Danforth, B.N. (2007). Bees. *Curr. Biol.* 17, 156–161.
- Dedryver, C.-A., Hullé, M., Gallic, J.-F.L., Caillaud, M.C., and Simon, J.-C. (2001). Coexistence in Space and Time of Sexual and Asexual Populations of the Cereal Aphid *Sitobion avenae*. *Oecologia* 128, 379–388.
- Derocles, S.A.P., Plantegenest, M., Rasplus, J.-Y., Marie, A., Evans, D.M., Lunt, D.H., and Le Ralec, A. (2016). Are generalist Aphidiinae (Hym. Braconidae) mostly cryptic species complexes? *Syst. Entomol.* 41, 379–391.
- Derocles, S.A.P., Navasse, Y., Buchard, C., Plantegenest, M., and Le Ralec, A. (2019). “Generalist” Aphid Parasitoids Behave as Specialists at the Agroecosystem Scale. *Insects* 11, 6.
- Dervenn (2013). Optimisation de la ressource mellifère et nectarifère (Le Chemin Chaussé 35250 Mouazé).
- Desneux, N., Decourtye, A., and Delpuech, J.-M. (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 81–106.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., and Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15–25.
- Duflot, R., Ernoult, A., Burel, F., and Aviron, S. (2016). Landscape level processes driving carabid crop assemblage in dynamic farmlands. *Popul. Ecol.* 58, 265–275.
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C.R., and Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Manag. Sci.* 76, 1973–1979.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Eeraerts, M., Smagghe, G., and Meeus, I. (2019). Pollinator diversity, floral resources and semi-natural habitat, instead of honey bees and intensive agriculture, enhance pollination service to sweet cherry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 284, UNSP 106586.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., and Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., et al. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574.

- Fonseca, C.R., and Ganade, G. (2001). Species Functional Redundancy, Random Extinctions and the Stability of Ecosystems. *J. Ecol.* 89, 118–125.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., and Loreau, M. (2005). Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biol.* 4, e1.
- Fontaine, C., Collin, C.L., and Dajoz, I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *J. Ecol.* 96, 1002–1010.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238–243.
- Fründ, J., Linsenmair, K.E., and Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* 119, 1581–1590.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., and Tscharrntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., et al. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142620–20142620.
- Gagic, V., Tscharrntke, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., and Thies, C. (2011). Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2946–2953.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., and Tscharrntke, T. (2012). Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* 170, 1099–1109.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., et al. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., et al. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611.
- Ghaliow, M.E. (2018). Morphological and molecular characterization of *Aphidius eadyi* species complex (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae), parasitoids of pea aphid – *Acyrtosiphon pisum* Harr. (Hemiptera, Aphididae). PhD Thesis.
- Ghaliow, M.E., Petrović, A., Kocić, K., Črkrić, J., Bogdanović, A.M., Starý, P., Kavallieratos, N.G., and Tomanović, Ž. (2018). Key for identification of the parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of aphids infesting alfalfa in Europe. *Zootaxa* 4378, 98.

- Grass, I., Albrecht, J., Jauker, F., Diekötter, T., Warzecha, D., Wolters, V., and Farwig, N. (2016). Much more than bees—Wildflower plantings support highly diverse flower-visitor communities from complex to structurally simple agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* *225*, 45–53.
- Greenleaf, S.S., and Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *103*, 13890–13895.
- Griffin, J.N., Byrnes, J.E.K., and Cardinale, B.J. (2013). Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology* *94*, 2180–2187.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., and Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* *153*, 589–596.
- Gutierrez, A.P., and Van Den Bosch, R. (1970). Studies on host selection and host specificity of the aphid hyperparasite *Charips victrix* (Hymenoptera: Cynipidae). I. Review of hyperparasitism and the field ecology of *Charips victrix*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* *63*.
- Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., Knops, J.M.H., and Miller, A.E.T.E. (2001). Contrasting Effects of Plant Richness and Composition on Insect Communities: A Field Experiment. *Am. Nat.* *158*, 17–35.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., and Tilman, D. (2009). Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* *12*, 1029–1039.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., and Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs: Plant diversity and foodweb stability. *Ecol. Lett.* *14*, 42–46.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., et al. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* *12*, e0185809.
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tscharncke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., et al. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *285*, 20172242.
- Hogervorst, P.A.M., Wäckers, F.L., and Romeis, J. (2007). Effects of honeydew sugar composition on the longevity of *Aphidius ervi*. *Entomol. Exp. Appl.* *122*, 223–232.
- Heinrich, B. (1976). Resource Partitioning Among Some Eusocial Insects: Bumblebees. *Ecology* *57*, 874–889.
- Hoehn, P., Tscharncke, T., Tylianakis, J.M., and Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *275*, 2283–2291.

- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., and Tscharntke, T. (2006). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context: Pollinator diversity in organic farming. *J. Appl. Ecol.* *44*, 41–49.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tscharntke, T., and Steffan-Dewenter, I. (2013). Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* *172*, 477–484.
- Honek, A., Martinkova, Z., Dixon, A.F.G., and Saska, P. (2017). Annual predictions of the peak numbers of *Sitobion avenae* infesting winter wheat. *J. Appl. Entomol.* *141*, 352–362.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., et al. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.* *75*, 3–35.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., and O'Connor, M.I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* *486*, 105–108.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* *93*, 145–159.
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Working Groups Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Cambridge, UK: Intergovernmental Panel on Climate Change).
- Jones, P.L., Ryan, M.J., and Chittka, L. (2015). The influence of past experience with flower reward quality on social learning in bumblebees. *Anim. Behav.* *101*, 11–18.
- Jonsson, M., Kaartinen, R., and Straub, C.S. (2017). Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Curr. Opin. Insect Sci.* *20*, 1–6.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., and Waser, N.M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *29*, 83–112.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *J. Veg. Sci.* *3*, 157–164.
- Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A., Boit, A., Joppa, L.N., Lafferty, K.D., Williams, R.J., et al. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecol. Lett.* *15*, 291–300.
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., and Tscharntke, T. (2011). Do conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends Ecol. Evol.* 474–481.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L.K., Rader, R., et al. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat. Commun.* *6*, 7414.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., and Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *274*, 303–313.

- Kremen, C., Albrecht, M., and Ponisio, L. (2019). Restoring pollinator communities and pollination services in hedgerows in intensively managed agricultural landscapes. In *The Ecology of Hedgerows and Field Margins*, (Routledge), p.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., and Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* *45*, 175–201.
- Lavorel, S., and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* *16*, 545–556.
- Leadbeater, E., and Chittka, L. (2009). Bumble-bees learn the value of social cues through experience. *Biol. Lett.* *5*, 310–312.
- Le Féon, V. (2010). Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles. PhD Thesis. Université Rennes 1.
- Le Lann, C., Outreman, Y., Van Alphen, J.J.M., Krespi, L., Pierre, J.-S., and Van Baaren, J. (2008). Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecol. Entomol.*
- Le Lann, C., Outreman, Y., van Alphen, J.J.M., and van Baaren, J. (2011). First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behav. Ecol.* *22*, 101–107.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., and Moreno, C.R. (2009). Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *40*, 573–592.
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., and López, S.D. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.* *21*, 9–21.
- Levine, J.M., and HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* *461*, 254–257.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., et al. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* *294*, 804–808.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1998). Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* *79*, 2143–2152.
- Losey, J.E., and Denno, R.F. (1999). Factors facilitating synergistic predation: the central role of synchrony. *Ecol. Appl.* *9*, 378–386.
- Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B.J., Ford, C.R., Forman, D.W., Greig, C., Hegarty, M., Jones, L., Neyland, P.J., and de Vere, N. (2018). Floral resource partitioning by individuals within generalised hoverfly pollination networks revealed by DNA metabarcoding. *Sci. Rep.* *8*.

- Lundin, O., Smith, H.G., Rundlof, M., and Bommarco, R. (2012). When ecosystem services interact: crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122243–20122243.
- Luoto, M., Pykälä, J., and Kuussaari, M. (2003). Decline of landscape-scale habitat and species diversity after the end of cattle grazing. *J. Nat. Conserv.* 11, 171–178.
- MacArthur, R., and Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385.
- Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., van Achterberg, K., and Memmott, J. (2011). Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 3387–3394.
- Magrach, A., González-Varo, J.P., Boiffier, M., Vilà, M., and Bartomeus, I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1299–1307.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., and Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecol. Appl.* 22, 1535–1546.
- Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B., and Steffan-Dewenter, I. (2015). Pest control of aphids depends on landscape complexity and natural enemy interactions. *PeerJ* 3, e1095.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., et al. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol. Lett.* 22, 1083–1094.
- Michener, C.D. (2007). *The bees of the world* (Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press).
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. (Washington, DC).
- Nelson, E.H., Hogg, B.N., Mills, N.J., and Daane, K.M. (2012). Syrphid flies suppress lettuce aphids. *BioControl* 57, 819–826.
- Ortiz-Martínez, S., Pierre, J.-S., van Baaren, J., Le Lann, C., Zepeda-Paulo, F., and Lavandero, B. (2019). Interspecific competition among aphid parasitoids: molecular approaches reveal preferential exploitation of parasitized hosts. *Sci. Rep.* 9.
- Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham, R.K., and Tylianakis, J.M. (2014). Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host—parasitoid food webs. *Ecology* 95, 1888–1896.
- Pereira, H.M., Navarro, L.M., and Martins, I.S. (2012). Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 25–50.
- Perović, D.J., Gámez-Virués, S., Landis, D.A., Wäckers, F., Gurr, G.M., Wratten, S.D., You, M.-S., and Desneux, N. (2018). Managing biological control services through multi-trophic

trait interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biol. Rev.* *93*, 306–321.

Pianka, E.R. (1980). Guild Structure in Desert Lizards. *Oikos* *35*, 194–201.

Pimm, S.L., and Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature* *403*, 843–845.

Pinkus-Rendon, M.A., Parra-Tabla, V., and Meléndez-Ramírez, V. (2005). Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. *Can. Entomol.* *137*, 441–449.

Pontin, D.R., Wade, M.R., Kehrl, P., and Wratten, S.D. (2006). Attractiveness of single and multiple species flower patches to beneficial insects in agroecosystems. *Ann. Appl. Biol.* *148*, 39–47.

Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* *25*, 345–353.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G., and Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* *30*, 78–85.

Poveda, K., Gómez, M.I., and Martínez, E. (2008). Diversification practices: their effect on pest regulation and production. *Rev. Colomb. Entomol.* *34*, 131–144.

Powell, W. (1982). The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Syst. Entomol.* *7*, 465–473.

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., and Aviron, S. (2015). Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landsc. Ecol.* *30*, 125–140.

Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A.J., and Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J. Appl. Ecol.* *46*, 1080–1087.

Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., Mayfield, M.M., Arthur, A.D., Andersson, G.K.S., et al. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *113*, 146–151.

Rader, R., Cunningham, S.A., Howlett, B.G., and Inouye, D.W. (2020). Non-Bee Insects as Visitors and Pollinators of Crops: Biology, Ecology, and Management. *Annu. Rev. Entomol.* *65*, 391–407.

Raguso, R.A. (2020). Don’t forget the flies: dipteran diversity and its consequences for floral ecology and evolution. *Appl. Entomol. Zool.* *55*, 1–7.

Rand, T.A., van Veen, F.J.F., and Tscharrntke, T. (2012). Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography* *35*, 97–104.

- Rasmont, P., Ebmer, P.A., Banaszak, J., and Van der Zanden, G. (1995). Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. Publ. Société Linn. Lyon 67, 120–120.
- Raymond, L., Plantegenest, M., Gagic, V., Navasse, Y., and Lavandero, B. (2016). Aphid parasitoid generalism: development, assessment, and implications for biocontrol. *J. Pest Sci.* 89, 7–20.
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., and Bretagnolle, V. (2015). Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol. Appl.* 25, 881–890.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., and Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 78–86.
- Root, R.B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317–350.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124.
- Rosas-Ramos, N., Baños-Picón, L., Tormos, J., and Asís, J.D. (2019). The complementarity between ecological infrastructure types benefits natural enemies and pollinators in a Mediterranean vineyard agroecosystem. *Ann. Appl. Biol.* 175, 193–201.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., and Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic Appl. Ecol.* 16, 250–259.
- Sarthou, J.-P., and Speight, M.C.D. (2005). Les Diptères Syrphidés, peuple de tous les espaces. *Insectes*.
- Schär, S., and Vorburger, C. (2013). Host specialization of parasitoids and their hyperparasitoids on a pair of syntopic aphid species. *Bull. Entomol. Res.* 103, 530–537.
- Schellhorn, N.A., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 524–530.
- Schooler, S.S., De Barro, P., and Ives, A.R. (2011). The potential for hyperparasitism to compromise biological control: Why don't hyperparasitoids drive their primary parasitoid hosts extinct? *Biol. Control* 58, 167–173.
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., and Sait, S.M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops: Comparison of pollinators and natural enemies. *Biol. Rev.* 88, 1002–1021.

- Simberloff, D., and Dayan, T. (1991). The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115–143.
- Singh, R., and Srivastava, P.N. (1990). Host specificity and seasonal distribution of *Alloxysta pleuralis*, a cynipoid hyperparasitoid of aphids in India. *Ecol. Entomol.* 15, 215–224.
- Speight, M.C.D., and Sarthou, J.-P. (2006). Révision de la liste des Diptères Syrphidae et Microdontidae de France métropolitaine et de Corse : 505 espèces confirmées dont 13 nouvelles pour cette faune. *Bull. Société Entomol. Fr.* 111, 11–20.
- Srivastava, D.S., and Lawton, J.H. (1998). Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. *Am. Nat.* 152, 510–529.
- Stone, G.N., Gilbert, F., Willmer, Pat., Potts, S., Semida, F., and Zalot, Samy. (1999). Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecol. Entomol.* 24, 208–221.
- Straub, C.S., Finke, D.L., and Snyder, W.E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biol. Control* 45, 225–237.
- Straub, C.S., Ives, A.R., and Gratton, C. (2011). Evidence for a Trade-Off between Host-Range Breadth and Host-Use Efficiency in Aphid Parasitoids. *Am. Nat.* 177, 389–395.
- Strong, D.R., Lawton, J.H., and Southwood, S.R. (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. *Insects Plants Community Patterns Mech.*
- Sullivan, D.J. (1987). Insect Hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* 24.
- Sutter, L., and Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20152529.
- Sutter, L., Albrecht, M., and Jeanneret, P. (2017). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620.
- Thomas, J.A. (2004). Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science* 303, 1879–1881.
- Thomine, E., Jeavons, E., Rusch, A., Bearez, P., and Desneux, N. (2020). Effect of crop diversity on predation activity and population dynamics of the mirid predator *Nesidiocoris tenuis*. *J. Pest Sci.*
- Thomson, J.D., Peterson, S.C., and Harder, L.D. (1987). Response of Traplining Bumble Bees to Competition Experiments: Shifts in Feeding Location and Efficiency. *Oecologia* 71, 295–300.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure* (Princeton University Press).

- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *96*, 5995–6000.
- Tilman, D., Isbell, F., and Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *45*, 471–493.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., and Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* *17*, 199–209.
- Traugott, M., Bell, J.R., Broad, G.R., Powell, W., Van Veen, F.J.F., Vollhardt, I.M.G., and Symondson, W.O.C. (2008). Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Mol. Ecol.* *17*, 3928–3938.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* *87*, 661–685.
- Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., et al. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biol. Conserv.* *204*, 449–458.
- Tylianakis, J.M., and Binzer, A. (2014). Effects of global environmental changes on parasitoid–host food webs and biological control. *Biol. Control* *75*, 77–86.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., and Wardle, D.A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* *11*, 1351–1363.
- Uelmen, J.A., Lindroth, R.L., Tobin, P.C., Reich, P.B., Schwartzberg, E.G., and Raffa, K.F. (2016). Effects of winter temperatures, spring degree-day accumulation, and insect population source on phenological synchrony between forest tent caterpillar and host trees. *For. Ecol. Manag.* *362*, 241–250.
- Van Nouhuys, S., and Hanski, I. (2000). Apparent competition between parasitoids mediated by a shared hyperparasitoid. *Ecol. Lett.* *3*, 82–84.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., and Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* *166*, 3–14.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Q. Rev. Biol.* *85*, 183–206.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* *116*, 882–892.
- Wäckers, F.L., and van Rijn, P.C.J. (2012). Pick and mix: selecting flowering plants to meet the requirements of target biological control insects. In *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*, (John Wiley & Sons, Ltd.).
- Wade, M.R., and Wratten, S.D. (2007). Excised or intact inflorescences? Methodological effects on parasitoid wasp longevity. *Biol. Control* *40*, 347–354.

- Walter, G.H. (1991). What is resource partitioning? *J. Theor. Biol.* *150*, 137–143.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tschardtke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* *6*, 961–965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., and Tschardtke, T. (2006). Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* *149*, 289–300.
- Willis, K.J., and Bhagwat, S.A. (2009). Biodiversity and Climate Change. *Science* *326*, 806–807.
- Winfree, R., and Kremen, C. (2009). Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *276*, 229–237.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., and Kremen, C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecol. Lett.* *10*, 1105–1113.
- Winfree, R., W. Fox, J., Williams, N.M., Reilly, J.R., and Cariveau, D.P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecol. Lett.* *18*, 626–635.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., McCracken, M., Chapman, R.E., Ball, S.L., Edwards, M.E., Nowakowski, M., and Pywell, R.F. (2016). Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* *231*, 15–23.
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., and Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* *159*, 112–122.
- Ximenez-Embun, M.G., Zaviezo, T., and Grez, A. (2014). Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biol. Control* *69*, 1–7.
- Yachi, S., and Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *96*, 1463–1468.
- Ye, Z., Vollhardt, I.M.G., Girtler, S., Wallinger, C., Tomanovic, Z., and Traugott, M. (2017). An effective molecular approach for assessing cereal aphid-parasitoid-endosymbiont networks. *Sci. Rep.* *7*.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., and Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* *143*, 669–676.

ANNEXE I

Liste des productions scientifiques

Publications scientifiques

2. Eva Thomine, **Emma Jeavons**, Adrien Rusch, Philippe Bearez, Nicolas Desneux – Effect of crop diversification on predation efficiency and population dynamics of the mirid bug *Nesidiocoris tenuis*.

Journal of Pest Science, 2020, <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01222-w>

1. **Emma Jeavons**, Joan van Baaren, Cécile Le Lann – Resource partitioning among a pollinator guild: a case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure.

Acta Oecologica, Elsevier, 2020, 104, pp.103527, <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103527>

Emma Jeavons, Joan van Baaren, Anne Le Ralec, Christelle Buchard, Franck Duval, Stéphanie Llopis, Estelle Postic, Cécile Le Lann – Interactions within and between trophic levels in an aphid-parasitoid-hyperparasitoid foodweb hinder the benefits of an intercropping system.

Second submission in Journal of Applied Ecology

Emma Jeavons, Joan van Baaren, Stéphanie Aviron, Audrey Alignier, Cécile Le Lann – Multi-functional diversification strategy reveals antagonistic correlation between natural enemies and pollinators.

In prep.

Emma Jeavons, Cécile Le Lann, Joan van Baaren – Interactions among beneficial insects: combining ecological theory with agro-ecological management.

In prep. for Agriculture, Ecology and Agrosystems

Ondine Chevré*, **Emma Jeavons***, Cécile Le Lann, Maëva Floch, Thomas Bourgeois, Joan van Baaren – Physiological and behavioural responses of two natural enemies to exploitative competition for floral resources.

Submitted in Oikos.

Maxime Damien*, **Emma Jeavons***, Cécile Le Lann, Anne Le Ralec, Nicolas Desneux, Benoît Chtioui, Romain Georges, Olivier Jambon, Diab Al Hassan, Joan van Baaren – Disentangling the effects of tailored flower strips on aphid biological control by parasitoids in winter

In prep.

(* co-premiers auteurs)

Communications orales

Conférences internationales

SFEcologie 2018 – Octobre 2018 – Rennes (France)

Intra-field floral resources to enhance biological control: do interactions with other flower-visiting insects affect parasitism rate? – Emma Jeavons, Cécile Le Lann, Joan van Baaren
Modératrice de la session « Conservation biology ».

6th International Entomophagous Insect Conference (IEIC6) – Septembre 2019 – Perugia (Italie)

When complementary resources fail to increase top down control: an answer in trophic foodwebs? – Emma Jeavons, Joan van Baaren, Anne Le Ralec, Cécile Le Lann
Obtention d'une Bourse de mobilité de l'Ecole Doctorale EGAAL

Conférences nationales

Réunion annuelle du GDR Pollinéco – Mars 2019 – Montpellier (France)

Resource sharing among pollinator guilds: a case study of flower monocultures under honeybee pressure – Emma Jeavons, Cécile Le Lann, Joan van Baaren

Communications internes

Réunion OSUR – Zone Atelier Armorique – 07/02/2019 – Rennes

Interactions entre insectes bénéfiques : Effets sur les services écosystémiques de pollinisation et de contrôle biologique ?

Journées de l'école doctorale EGAAL – 04/07/2019 – Rennes

Studying the responses of two natural enemies to potential exploitative competition for floral resources - Emma Jeavons, Maëva Floch, Thomas Bourgeois, Joan van Baaren, Cécile Le Lann

Animation scientifique ECOBIO – 10/2019 – Rennes

When complementary resources fail to increase top down control: an answer in trophic food webs? – Emma Jeavons, Joan van Baaren, Anne Le Ralec, Cécile Le Lann

Vulgarisation

Transfert vers le grand public

Pint of science (événement international de vulgarisation scientifique) – 16/05/2018 – Rennes
Conférence-débat : « Flower power: vers une agriculture plus durable » Emma Jeavons, Cécile Le Lann

Vidéo de présentation : <https://twitter.com/i/status/981450408815136768>

Fête de la science (événement national de vulgarisation scientifique) – 12/10/2018 – La Gacilly
Présentation orale : « Favoriser les insectes bénéfiques grâce aux fleurs » Emma Jeavons
Conférence-débat : « Le café des sciences : L'écologie autour d'un verre » Emma Jeavons, Morgane Hervé, Maëva Floch

<https://www.ouest-france.fr/bretagne/la-gacilly-56200/trois-chercheuses-expliquent-la-science-tout-simplement-6021399>

Rencontres estivales Yves Rocher (événement de vulgarisation organisé par Yves Rocher) – 07/2018, 08/2019, 08/2020

« Favoriser les insectes bénéfiques grâce aux fleurs ! », Emma Jeavons

Article de presse – Sans transition - Bretagne, N°16, March-Avril 2019

« Lutte biologique : les insectes alliés des agriculteurs » (écrit par Nicolas Troadec)

<http://www.sans-transition-magazine.info/ecologie/reportage-lutte-biologique-les-insectes-allies-des-agriculteurs>

Transfert vers les agriculteurs

Présentation des résultats aux agriculteurs partenaires – INRAE/Zone Atelier Armorique – 02/2019

« Le rôle des ressources florales cultivées pour les ennemis naturels : cas des parasitoïdes de pucerons des céréales », Emma Jeavons, Joan van Baaren, Morgane Ferrand, Anne Le Ralec, Cécile Le Lann

Formation comment favoriser la biodiversité sur sa ferme ? – CIVAM – 25/04/2019

Apprendre à évaluer et préserver les habitats favorables aux pollinisateurs

« Interactions entre insectes bénéfiques : Des effets sur les services écosystémiques de pollinisation et de contrôle biologique ? », Emma Jeavons

Transfert vers les scolaires

Fête de la science – 10/10/2019 – La Gacilly

Atelier avec des lycéens - Mise en place d'un protocole expérimental en agronomie – Emma Jeavons, Ophélie Bazin, Eleonor Germain

<https://www.fetedelascience.fr/pid35201/fiche-evenement.html?identifiant=74287258>

Poster de présentation du sujet de thèse

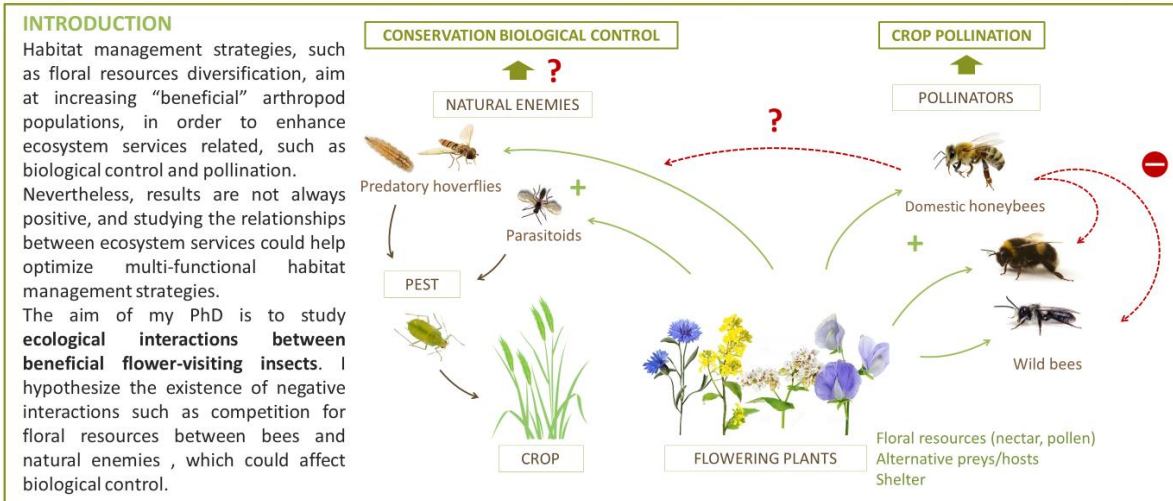
Mars 2019 – Formation Bugs at your Service, Wageningen university



Interactions between beneficial flower-visiting insects: Does it affect pollination and conservation biological control ecosystem services?

Emma JEAVONS - emma.jeavons@yrnet.com

Supervisors : Université de Rennes 1, UMR ECOBIO : Cécile Le Lann, Joan van Baaren
Yves Rocher: Eleonor Germain, Cécile L'Haridon, Valérie Terrien



Example of an experiment:
Intra-field floral resources to enhance biological control: do interactions with other flower-visiting insects affect parasitism rate?

Study design: cereal fields intercropped with faba bean and pea

Effect on parasitism rate?

Faba bean = nutritive resource
Pea = alternative hosts

Interference competition?
Exploitative competition?

Main result: A higher bee abundance is correlated to a weaker parasitism rate of cereal aphids.

Parasitism rate depending on bee abundance

→ The experiment is to be repeated in 2019, with more field repetitions and more time repetitions. Also, a landscape-scale study is planned.

Material & methods:

10 intercrop fields vs 8 cereal fields

Aphid and parasitism survey (5 times in 2018): on 50 plants of each species selected randomly in each field.
Pollinator survey (4 times in 2018): 20 min transect walk.

Projects: adding behavioural ecology to understand ecological interactions between beneficial insects

- **Experimental field study:** effect of composition and disposition of flower mixes on interactions between beneficial insects. Proxies: the foraging behaviour of beneficial insects and the effect on aphid control.
- **Laboratory experiments:** What is the effect of depleted flowers on natural enemy fitness? Can natural enemies avoid recently visited flowers?



Encadrements et co-encadrements de stage

2020

Ondine Chevré - M2 Ecologie Fonctionnelle, Comportementale et Evolutive – Agrocampus Ouest

Interactions between flower-visiting insects: can parasitoids and hoverflies avoid their competitors?

Ludovic Lagneau – M2 Patrimoine Naturel et Biodiversité – Université de Rennes 1

Impact of floral resource competition between bumblebees and hymenopteran parasitoids on aphid parasitism rate.

Nathan Lenestour – M2 Patrimoine Naturel et Biodiversité – Université de Rennes 1

Cartographies fonctionnelles des ressources florales locales et paysagères : quels effets sur les communautés d'insectes pollinisateurs ?

2019

Maëva Floch – M2 Ecologie Fonctionnelle, Comportementale et Evolutive – Agrocampus Ouest
Exploitative competition for floral resources faced by *Episyrphus balteatus* and *Aphidius colemani*.

Thomas Bourgeois – M1 Biodiversity, Ecology and Evolution – Université de Rennes 1

Impact of prior exposure to competition on the foraging behaviour of two beneficial flower-visiting insects.

Ludovic Lagneau – M1 Patrimoine Naturel et Biodiversité – Université de Rennes 1

Effet de la flore cultivée et spontanée sur les communautés de pollinisateurs en champs de céréales.

Morgane Ferrand – M1 Ecologie Fonctionnelle, Comportementale et Evolutive – Université de Rennes 1

Influence des mélanges céréales-légumineuses sur le contrôle des pucerons des céréales par les parasitoïdes.

2018

Benjamin Hanzel – M2 Forêts et Agrosystèmes – Université d'Orléans

Structuration d'une guildes d'insectes pollinisateurs au sein de monocultures à floraison massive.

Thomas Nevers – M1 Patrimoine Naturel et Biodiversité – Université de Rennes 1

L'abondance des pollinisateurs dans une parcelle agricole influence-t-elle le taux de parasitisme des pucerons des céréales ?

ANNEXE II

Activités scientifiques complémentaires

Formations suivies

Identifications d'insectes

- Syrphidae : 2 jours, GRETIA (Maël Garrin), octobre 2017
- Apidae : 3 jours, GDR Pollineco (David Genoud et Bertrand Schatz), Mars 2019
- Aphidinae : INRAE (Christelle Buchard), Octobre 2019

Evaluation des Services Ecosystémiques

3 jours – AgroParisTech (Christian Walter) – Agreenium, Juin 2018

Molecular Analyses of Trophic Interactions

2 semaines, Innsbruck University (Michael Traugott), Septembre 2018

Bugs at your service: Fundamentals and application of arthropod-mediated ecosystem services

1 semaine, Wageningen University (Felix Bianchi), Avril 2019

Implication dans des instances

Conseil de l'Ecole Doctorale EGAAL

Janvier 2018 – Octobre 2020

Reviewing

Ecological Entomology – January 2020

Enseignements

70 heures réalisées entre 2019 et 2020, incluant :

- L3 : cours magistraux en Ecologie and Evolution, section internationale (14h)
- M1 : cours magistraux en Ecologie des Agroécosystèmes (4h)
- M1 et M2 : notation de présentations orales

Titre : Stratégies de diversification végétale et interactions entre insectes bénéfiques floricoles : quels impacts sur les communautés d'ennemis naturels et de pollinisateurs et sur le contrôle biologique des phytophages ?

Mots clés : abeille, agroécosystème, compétition, parasitoïde, puceron, service écosystémique

Résumé : La crise de la biodiversité affecte le fonctionnement de tous les écosystèmes, notamment agricoles, via une perte des services écosystémiques. Favoriser les populations d'organismes à l'origine de ces services via des stratégies de diversification végétale est un levier prometteur pour maintenir une production agricole élevée ainsi que la santé des écosystèmes, mais les résultats obtenus sont variables et peu expliqués. L'objectif de cette thèse est de comprendre comment l'augmentation de la diversité cultivée impacte la structure et le fonctionnement des communautés de pollinisateurs et d'ennemis naturels en considérant leurs interactions. Nos résultats montrent que la diversification des ressources modifie la composition des communautés, pouvant mener à des interactions négatives. Dans les réseaux trophiques puceron – parasitoïde –

hyperparasitoïde, la diversification semble avoir augmenté l'hyperparasitisme et la compétition entre les parasitoïdes primaires, ce qui expliquerait un contrôle des pucerons limité. L'utilisation massive des fleurs cultivées par les abeilles domestiques semble limiter l'utilisation de cette ressource par les pollinisateurs sauvages. De plus, nous avons observé une diminution du service de régulation des pucerons par les parasitoïdes en réponse à une forte abondance de pollinisateurs, signalant pour la première fois de possibles interactions négatives entre ces deux groupes. Optimiser plusieurs services écosystémiques simultanément demande de repenser les paysages agricoles en considérant l'utilisation des ressources de chaque groupe d'organismes à différentes échelles spatio-temporelles ainsi que les interactions au sein et entre ces groupes.

Title: Vegetation diversification schemes and interactions among flower-visiting beneficial insects: which impacts on natural enemy and pollinator communities and on biological control of herbivores?

Keywords: aphid, agroecosystem, bee, competition, ecosystem service, parasitoid

Abstract: Biodiversity loss affects the functioning of all ecosystems, including agroecosystems, through the loss of essential ecosystem services. Supporting populations of organisms providing those services through vegetation diversification schemes is a promising tool to maintain a high agricultural production as well as ecosystem health. Nevertheless, those schemes show contrasted and unexplained results. This work aims at understanding how increased cultivated diversity impacts pollinator and natural enemy community structure and functioning by considering interactions within and among those groups. Our results show a community shift in response to increased resource diversity, possibly leading to negative interactions. In aphid – parasitoid – hyperparasitoid trophic

foodwebs, resource diversification seemed to increase hyperparasitism and competition among primary parasitoids, that could explain the limited aphid control. The intensive use of cultivated flowers by the domestic honeybee seemed to limit wild pollinator use of this resource. Moreover, we highlighted a decrease in aphid parasitism rate in response to high pollinator abundances, suggesting for the first time possible negative interactions among those groups. Rethinking agricultural landscapes considering resource use of each group at different spatio-temporal scales as well as interactions within and among groups is essential to optimize simultaneously several ecosystem services and reach more autonomous and resilient agricultural production.