



HAL
open science

Favoriser les services de contrôle biologique et de pollinisation dans les paysages agricoles une modélisation agro-écologique

Antoine Le Gal

► **To cite this version:**

Antoine Le Gal. Favoriser les services de contrôle biologique et de pollinisation dans les paysages agricoles une modélisation agro-écologique. Agronomie. Université Paris-Saclay, 2022. Français. NNT: 2022UPASB019 . tel-03706437

HAL Id: tel-03706437

<https://theses.hal.science/tel-03706437>

Submitted on 27 Jun 2022

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.

Favoriser les services de contrôle biologique et de pollinisation dans les paysages agricoles : une modélisation agro-écologique

*Managing biological control and pollination services in agricultural
landscapes : an agroecological modelling approach*

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°567 Sciences du Végétal : du gène à l'écosystème (SEVE)
Spécialité de doctorat : Biologie
Graduate School : BioSphERA - Biologie, Société, Ecologie Environnement,
Ressources, Agriculture Alimentation, Référent : Faculté des sciences d'Orsay

Thèse préparée dans les unités de recherche **Écologie Systématique et Évolution (Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech)**, et **UMR SAD-APT (Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech)**, sous la direction de **Jane LECOMTE**, professeure des Universités, et le co-encadrement de **Corinne ROBERT**, chargée de recherche INRAE

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 13 avril 2022, par

Antoine LE GAL

Composition du jury

Philippe TIXIER Directeur de recherche CIRAD, UR GECO, Montpellier	Président
Sandrine PETIT Directrice de recherche INRAE, Université Bourgogne Franche-Comté	Rapportrice et examinatrice
Aude VIALATTE Directrice de recherche INRAE, INP Toulouse	Examinatrice
Julien PAPAÏX Chargé de recherche INRAE, UR Biosp, Avignon	Examineur
Jane LECOMTE Professeure des Universités, Université Paris-Saclay	Directrice de thèse

Cette thèse n'aurait pas été possible sans le financement accordé par le corps des Ingénieurs des Ponts, des Eaux et des Forêts. Les frais de fonctionnement ont été financés grâce à une aide de l'État gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'Avenir (LabEx BASC ; ANR-11-LABX-0034).

L'ensemble des travaux qui suivent ont été réalisés entre le 1er septembre 2016 et le 15 février 2022. La thèse a eu lieu au sein des UMR suivantes : Écologie, Systématique et Evolution (ESE) UMR 8079, et Science Action Développement - Activités Produits Territoires (SADAPT) UMR 1048. J'ai également bénéficié de l'accueil du Centre de formation sur l'environnement et la société (CERES, ENS).

Cette thèse a été dirigée par Jane LECOMTE, Professeure des Universités (Université Paris-Saclay, UMR ESE), et co-encadrée par Corinne ROBERT, Chargée de recherche INRAE (UMR ECOSYS).

Les membres du jury ayant participé aux délibérations sont listés sur la page de couverture. Mme. Claire Lavigne (Directrice de recherche INRAE, UMR PSH) faisait également partie de ce jury, comme membre invitée.

Remerciements

Je remercie toutes les personnes, et en premier lieu l'ensemble des membres du jury, qui transpireront sur cette lecture, et prendront le temps de m'écouter pour me proposer leur regard sur cette thèse.

Je remercie Jane et Corinne pour leur enthousiasme, et leur investissement sans faille auprès de moi tout au long de cet exercice. Merci à Francesco pour son aide, en particulier sur le chapitre 2. Je veux également avoir une pensée pour Muriel et David, et rendre hommage à leur apport dans ce travail.

Je remercie les étudiants avec qui j'ai eu la chance d'œuvrer au cours de cette thèse : Tom, Myriam et Thibault.

Je remercie les membres de mon comité de thèse : Thierry Spataro, Claire Lavigne, Emmanuelle Porcher, Rodolphe Sabatier.

Je remercie tous les collègues, pour nombre d'entre eux devenus des ami.e.s, que ce soit dans les différents labos (ESE, SADAPT, CERES) où j'ai eu la chance de passer, ou au Ministère de l'Agriculture, dont les services de la SDRICI auront toujours été de fervents soutiens.

Je remercie tous mes proches, ami.e.s, famille, qui ont eu la gentillesse de ne pas m'envoyer bouler à force de leur faire miroiter cette arlésienne.

Solène, je te remercie du fond du cœur. Merci pour ta patience infinie, et ton soutien quotidien, même dans les moments où la thèse avait tendance à prendre beaucoup (trop) de place.

Liste publications - colloques

Publications

Déjà publiés :

- Le chapitre 2 a été publié sous le titre *Modelling the interactions between landscape structure and spatio-temporal dynamics of pest natural enemies: Implications for conservation biological control* dans la revue *Ecological Modelling* en février 2020.

Pour soumission :

- Le chapitre 1 fera l'objet d'une soumission à la revue *Agronomy For Sustainable Development*.
- Le chapitre 3 fera l'objet d'une soumission à la revue *Ecological Modelling*.

Colloques internationaux

- Sfécoologie October 2018, International Conference of Ecological Sciences (Rennes) - Talk « The effect of landscape structure on pest-predator dynamics and the implications for biological control », Le Gal et al.

Table des matières

Table des matières	i
Liste des figures	iii
Liste des tableaux	v
1 Introduction	1
1.1 Intensification écologique et services écosystémiques de pollinisation et de régulation des ravageurs	4
1.2 Vers un pilotage conjoint de la pollinisation et du contrôle biologique grâce à la gestion des habitats à l'échelle des paysages agricoles	12
1.3 État de l'art, cadre conceptuel et hypothèses de travail, questions de recherche	18
1.4 Plan de la thèse	28
1.5 Références	29
2 Chapitre 1	39
2.1 Résumé	40
2.2 Introduction	41
2.3 Design of the reviewing process	43
2.4 Description of the corpus	44
2.5 Three pathways underlying relationships between pollination and pest control services	48
2.6 Discussion	57
2.7 Conclusion	61
2.8 Références	61
3 Chapitre 2	71
3.1 Résumé	72
3.2 Introduction	73
3.3 Material and Methods	75
3.4 Results	88
3.5 Discussion	91
3.6 Conclusion	94
3.7 Références	95

4	Chapitre 3	103
4.1	Résumé	104
4.2	Introduction	105
4.3	Material and Methods	108
4.4	Results	119
4.5	Discussion	125
4.6	Conclusion	130
4.7	Références	130
5	Chapitre 4	135
5.1	Résumé	136
5.2	Introduction	137
5.3	Matériel et méthodes	141
5.4	Résultats	155
5.5	Discussion	164
5.6	Références	168
6	Discussion	173
6.1	Choix méthodologiques et apports du cadre de modélisation élaboré	174
6.2	Discussion des connaissances produites	178
6.3	Perspectives	190
6.4	Références	193
7	Conclusion	201
A	Annexes	I
A.1	Documents annexes	I
A.2	Figures annexes	I

Liste des figures

1.1	Introduction - Figure 1 - Déficit contrôle biologique	8
1.2	Introduction - Figure 2 - Déficit pollinisation	9
1.3	Introduction - Figure 3 - Contribution des services au rendement	12
1.4	Introduction - Figure 4 - Cadre conceptuel	25
2.1	Chapitre 1 - Figure 1 - PRISMA Flow Diagram	44
2.2	Chapitre 1 - Figure 2 - Publication trends	46
2.3	Chapitre 1 - Figure 3 - Conceptual framework	47
2.4	Chapitre 1 - Figure 4 - Shared drivers	48
2.5	Chapitre 1 - Figure 5 - One arthropod, 2 services	52
2.6	Chapitre 1 - Figure 6 - Crop plant response	54
2.7	Chapitre 1 - Figure 7 - Interactions in crop plants	56
3.1	Chapitre 2 - Figure 1 - Crop states and transitions	80
3.2	Chapitre 2 - Figure 2 - Time Scheduling	81
3.3	Chapitre 2 - Figure 3 - Response to the SNH proportion	89
4.1	Chapitre 3 - Figure 1 - Landscape representation	110
4.2	Chapitre 3 - Figure 2 - Crop state transitions	112
4.3	Chapitre 3 - Figure 3 - Crop yield	116
4.4	Chapitre 3 - Figure 4 - Landscape scenarios	117
4.5	Chapitre 3 - Figure 5 - Response to crop configuration at 7% SNH	119
4.6	Chapitre 3 - Figure 6 - Response to the crop configuration and SNH %	123
5.1	Chapitre 4 - Figure 1 - Séquence temporelle d'une simulation	146
5.2	Chapitre 4 - Figure 2 - Décomposition du rendement	150
5.3	Chapitre 4 - Figure 3 - Services et rendement	156
5.4	Chapitre 4 - Figure 4 - Dynamique de la population des pollinisateurs	157
5.5	Chapitre 4 - Figure 5 - HSN optimaux pollinisateurs longue distance	160
5.6	Chapitre 4 - Figure 6 - HSN optimaux pollinisateurs courte distance	161
5.7	Chapitre 4 - Figure 7 - Moyennes rendement	163
A.1	Annexes - Figure SA	I

Liste des tableaux

2.1	Chapitre 1 - Table 1 - Top journals	45
3.1	Chapitre 2 - Table 1 - Parameters and values	88
4.1	Chapitre 3 - Table 1 - Parameters and values	118
5.1	Chapitre 4 - Table 1 - Paramètres et valeurs	153

Introduction

*« Just let me be your lady bug
Twenty-four hours a day »*

Bumblebee Unlimited

Sommaire

1.1	Intensification écologique et services écosystémiques de pollinisation et de régulation des ravageurs	4
1.2	Vers un pilotage conjoint de la pollinisation et du contrôle biologique grâce à la gestion des habitats à l'échelle des paysages agricoles	12
1.3	État de l'art, cadre conceptuel et hypothèses de travail, questions de recherche	18
1.4	Plan de la thèse	28
1.5	Références	29

L'agriculture désigne l'ensemble des travaux transformant le milieu naturel pour la production de végétaux et d'animaux utiles aux humains, et par extension l'ensemble des activités économiques ayant principalement pour objet la culture des terres ([Wiktionnaire \[2021\]](#), consulté le 20/01/2021). En réalité il existe des agricultures, caractérisées par des contextes environnementaux et biologiques, des systèmes techniques, des organisations humaines pour mettre en œuvre et gérer cette activité de transformation des milieux, et enfin des finalités, qui diffèrent largement dans l'espace et dans l'Histoire ([Mazoyer and Roudart \[2002\]](#)). Parmi les différents modes de production dominant aujourd'hui les systèmes dits « intensifs », qui se sont particulièrement développés après la seconde Guerre Mondiale, et se caractérisent par leur objectif commun de maximiser la production par rapport à ses facteurs limitants, notamment par le recours aux intrants.

Si lors de la seconde moitié du XXe siècle le déploiement de ces systèmes, souvent soutenu politiquement, a permis d'accroître considérablement et très rapidement la productivité, il a également engendré différents « coûts » qui menacent aussi bien sa durabilité que son acceptabilité. En particulier, ces systèmes se sont mis en place au prix d'un « coût » environnemental important, associé à une transformation profonde des écosystèmes agricoles, et engendrant des impacts très élevés notamment pour la biodiversité. L'érosion de cette dernière, analysée comme très rapide, massive, et globale, préoccupe aujourd'hui largement de nombreuses sphères de nos sociétés ([IPBES \[2019\]](#)). Ainsi, l'agriculture intensive est devenue un des marqueurs de ce que certains auteurs nomment Anthropocène, une nouvelle ère où l'impact des activités humaines devient comparables aux forces géologiques qui par le passé ont bouleversé le vivant ([Vanbergen et al. \[2020\]](#)). Mais cette pression appliquée aux écosystèmes agricoles ne va pas sans potentielles conséquences à terme pour leur fonctionnement et la capacité humaine à en tirer des bénéfices, ou services écosystémiques ([Cardinale et al. \[2012\]](#)). Alors que la pression sur les systèmes de production agricole devrait encore s'accroître dans les prochaines décennies, en raison des dynamiques démographiques et des changements de comportement alimentaires en cours, certains jugent que poursuivre l'intensification des systèmes telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui pourrait s'avérer à terme contre-productif, en raison de la menace de rétroactions négatives liées aux déficits de services écosystémiques qui soutiennent la production agricole, et appellent à une transformation radicale des systèmes et modes de production ([Vandermeer \[2011\]](#) ; [Bommarco et al. \[2013\]](#)).

Depuis une trentaine d'années, un leitmotiv est ainsi d'identifier et de s'engager sur des voies qui permettront de concilier niveaux de production satisfaisants et protection de l'environnement. En France, le choix a été fait ces dernières années de promouvoir et mettre en œuvre une transition agroécologique de l'agriculture. Celle-ci vise à établir des systèmes de production « fondés sur les interactions biologiques et l'utilisation des services écosystémiques et des potentiels offerts par les ressources naturelles, en particulier [...] la biodiversité » ([Loi n° 2014-1170 du 13 octobre 2014 d'avenir pour l'agriculture \[2014\]](#)). La conception de tels systèmes s'appuie sur l'agroécologie en tant que discipline scientifique, qui cherche à combiner les connaissances et acquis issus notamment de l'écologie et de l'agronomie. Cette discipline étudie la complexité des interactions au sein des réseaux formés par la biodiversité présente dans les milieux agricoles, afin de tirer parti de leur fonctionnement pour bénéficier de services

écosystémiques. De façon appliquée, un des objectifs de l'agroécologie vise ainsi à développer des pratiques de pilotage de la biodiversité et des services, notamment ceux qui profitent directement à la production agricole, tels que les services de régulation comme la pollinisation ou la régulation des ravageurs de cultures. Pour se faire, l'agroécologie promeut une réflexion sur le rôle de la diversification des agroécosystèmes et de la gestion de leur hétérogénéité, ainsi que des réseaux d'interactions formés par la biodiversité, dans ses différents compartiments et à toutes les échelles.

Parmi les services majeurs pour la production agricole et largement menacés figurent la pollinisation et la régulation des ravageurs par les auxiliaires arthropodes. Ces deux services contribuent de façon significative au rendement de nombreuses cultures (Klein et al. [2007] ; Oerke [2006]). L'écologie des arthropodes à la source de ces deux services nécessite de dépasser l'échelle de gestion de la parcelle et de l'exploitation, pour intégrer des mécanismes se déroulant à l'échelle du paysage agricole (Chaplin-Kramer et al. [2011] ; Landis [2017]). En effet, les arthropodes sont souvent très mobiles, et capables de se disperser selon les stades sur de grandes distances, contribuant à connecter les habitats tout en profitant de leur diversité (Kremen et al. [2004]). Une approche agroécologique pour le pilotage de ces services requière alors d'imaginer comment la manipulation de l'hétérogénéité du paysage permettrait de concevoir des structures paysagères qui soient favorables à leur provision simultanée (Landis [2017]). Si l'augmentation de l'hétérogénéité, notamment au travers de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysages, profite généralement aux communautés d'auxiliaires, en revanche il demeure de nombreuses inconnues quant à la traduction de cet effet positif sur les services en eux-mêmes et sur le rendement (Karp et al. [2018]). Améliorer les connaissances relatives aux processus et mécanismes concernés par une stratégie de pilotage des services de régulation en faveur du rendement, via la gestion des structures paysagères et de leur hétérogénéité, autoriserait une meilleure appropriation et sans doute une dissémination plus large de ces pratiques.

Néanmoins, une telle approche nécessite de considérer une complexité importante, tant dans la nature et la diversité des processus impliqués (écologie des populations d'arthropodes, écophysiologie de la plante cultivée, interactions avec les pratiques agronomiques et de gestion du paysage...), que dans la multiplicité des niveaux d'organisation (de l'infra-organisme à celui de l'écosystème) et des échelles spatiales et temporelles concernées, ou encore dans les dynamiques des interactions entre organismes (pour intégrer des effets de rétroaction, non-linéaires, effets de seuils...). Pour intégrer cette complexité et se donner les outils pour comprendre, voire prédire et piloter les services de régulation par une stratégie de gestion paysagère, la démarche de modélisation offre un cadre et des outils qui permettent de dépasser certaines contraintes expérimentales. Notre objectif dans cette thèse visait ainsi, au travers d'une approche d'agroécologie théorique, à mieux comprendre les relations entre hétérogénéité de la structure du paysage et la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs par les arthropodes, jusqu'à leur impact sur le rendement des cultures. Un objectif important est de considérer la provision conjointe d'au moins deux services, afin de dépasser l'hypothèse d'indépendance et tenir compte des synergies ou antagonismes qui peuvent surgir dans le cadre de la mise en œuvre de telles stratégies paysagères.

Pour se faire, nous avons d’abord réalisé une revue de la littérature pour mieux comprendre le fonctionnement de ces deux services et les relations qu’ils peuvent entretenir au travers des dynamiques et processus écologiques qui les soutiennent. Nous avons ensuite conçu un cadre conceptuel de modélisation, nous permettant de simuler l’exploitation des paysages agricoles par des pollinisateurs d’une part et ennemis naturels d’autre part, ainsi que la provision des services par ces auxiliaires dans les cultures. Notre perspective de représentation du paysage est « trophique », au sens où nous interprétons le paysage comme une mosaïque dynamique de ressources pour les pollinisateurs et les ennemis naturels. Ceux-ci ont des besoins distincts, structurés par stades, et différents selon les espèces. Pollinisateurs et ennemis naturels perçoivent donc différemment les paysages et leur hétérogénéité, et adopteront des stratégies d’exploitation différentes. Cette exploitation est à la source des interactions avec les plantes cultivées ou les ravageurs des cultures, qui donneront lieu aux services et à leurs effets sur les rendements des plantes cultivées. Notre cadre de modélisation permet de tester différents scénarios de gestion de l’hétérogénéité du paysage agricole, sur les niveaux conjoints de pollinisation et de régulation des ravageurs, en intégrant différents types de mécanismes liés à l’activité et aux interactions des auxiliaires. Les connaissances produites peuvent ainsi être utiles pour envisager des hypothèses explicatives vis-à-vis des difficultés à relier empiriquement la structure des paysages agricoles et les effets sur les services de régulation et le rendement. Ce cadre doit aussi permettre de réfléchir au pilotage multi-services, compte-tenu des interactions complexes qui peuvent survenir entre services. Au-delà des connaissances scientifiques produites, un tel cadre conceptuel de modélisation peut également fournir des outils utiles à la représentation concrète des enjeux des stratégies de gestion, pour par exemple être mobilisés auprès de groupes d’agriculteurs ou de gestionnaires des paysages agricoles, afin de diffuser les connaissances relatives aux mécanismes écologiques sous-jacents et autoriser des réflexions collectives comme des approches de conception.

1.1 Intensification écologique et services écosystémiques de pollinisation et de régulation des ravageurs

La pollinisation et la régulation des ravageurs des cultures sont deux processus écologiques déterminants pour la reproduction, la croissance et la santé de nombreuses plantes cultivées, et affectent donc leur productivité. Parmi les principales cultures destinées à l’alimentation humaine, 87 d’entre elles dépendent partiellement ou quasi-totalement de la pollinisation animale pour leur reproduction (Klein et al. [2007]). Les pertes de production dues aux animaux (arthropodes, nématodes, vertébrés, etc...) s’attaquant aux cultures sont quant à elles estimées à environ 20 % de la production totale (Oerke [2006]; Culliney [2014]; Sharma et al. [2017]). Bien que la pollinisation des cultures puisse être dans de rares situations réalisée à la main, et que la régulation des ravageurs pour leur protection repose encore largement sur l’usage et la combinaison de divers pesticides, les mécanismes permettant la réalisation de la pollinisation et la régulation des ravageurs dans les agroécosystèmes s’appuient néanmoins largement sur la biodiversité et son fonctionnement. On parle alors de service écosystémique de pollinisation et de régulation des ravageurs pour qualifier les bénéfices pour la production agricole que tirent les agriculteurs de ces processus, et qui se matérialisent notamment sous la

forme d'une contribution au rendement des cultures (Sarukhan et al. [2005]). Des organismes très variés peuvent jouer un rôle dans la provision de ces services, et notamment les animaux issus de l'embranchement des arthropodes sont particulièrement importants en milieu tempéré (Noriega et al. [2017]). Par exemple, sur des colzas cultivés en plein champ, Perrot et al. [2018] ont calculé que la pollinisation par les insectes transférant le pollen de plante en plante (abeilles domestiques et sauvages, bourdons...) pouvait contribuer jusqu'à hauteur de 30 % du rendement de ces cultures, les 70 % restant résultant de la pollinisation anémogame et de l'auto-pollinisation. De la même manière, Bengtsson [2015] ont calculé, dans une expérience menée dans des champs d'orge en Suède, que la régulation des pucerons par d'autres insectes contribuait de façon importante au rendement de ces cultures, à hauteur d'environ 20 % si l'on tient compte des interactions avec d'autres facteurs (effet du système de production, contexte paysager...).

Ces chiffres soulignent l'importance de la pollinisation et de la régulation des ravageurs pour l'activité agricole, ce qui incite les agriculteurs à s'assurer que leurs cultures bénéficient de ces processus et services à des niveaux suffisants. Pour cela, différentes stratégies peuvent être mises en œuvre. Elles s'appuient sur des organismes relevant aussi bien de la biodiversité planifiée, c'est-à-dire choisie par le producteur et introduite par lui, que de la biodiversité non-planifiée, naturellement présente dans l'agroécosystème, sans intervention directe du producteur pour l'introduire. En ce qui concerne la pollinisation, certains exploitants font ainsi souvent appel aux abeilles domestiques, en contractualisant avec des apiculteurs pour monnayer l'installation des ruches à proximité de leurs cultures, afin que les colonies qu'elles abritent puissent polliniser leurs parcelles (Lichtsteiner and Oehen [2015]; Breeze et al. [2011]). De la même façon, différentes alternatives aux produits phytopharmaceutiques de synthèse, et reposant sur le vivant, ont été développés ou redécouvertes afin de parer aux inconvénients de ces derniers sur les plans sanitaires, environnementaux, socio-économiques ou éthiques (Bourguet and Guillemaud [2016]). En substitution s'est ainsi développé l'ensemble des produits et techniques de « biocontrôle », qui regroupent aussi bien l'usage de substances dites « peu préoccupantes », souvent d'origine organique, que le recours aux micro-organismes et macro-organismes qui exercent une fonction de contrôle biologique des ravageurs. Nombre de macro-organismes aujourd'hui utilisés par le biais de ces techniques de biocontrôle sont des arthropodes, prédateurs ou parasitoïdes de ravageurs ciblés, et élevés spécifiquement pour être ensuite introduits et relâchés sous serre ou en plein champ dans un but de protection des cultures (Heimpel and Mills [2017]). Dans le cas de la pollinisation par les abeilles domestiques, comme dans celui de la régulation des ravageurs par des organismes de biocontrôle, ces stratégies emploient des organismes issus de la biodiversité « planifiée ». Néanmoins, une large part des processus de pollinisation et de régulation des ravageurs demeure assurée par des animaux naturellement présents dans les agroécosystèmes, c'est-à-dire une biodiversité non-planifiée, et en particulier là encore par des espèces issues de l'embranchement des arthropodes (Noriega et al. [2017]). Parmi ces arthropodes, un large panel d'espèces sont concernées par ce rôle d'auxiliaires des cultures, pour la pollinisation ou la régulation des ravageurs, par exemple de nombreux arachnides, des hyménoptères (qui inclut les abeilles sauvages, les guêpes et bourdons...), des névroptères (chrysopes), des co-

léoptères (coccinelles)... pour n'en citer que quelques exemples. Si les différents systèmes de production agricoles ont toujours bénéficié de ces services, l'apparition de ce concept de service a néanmoins permis de susciter un intérêt croissant pour le rôle écologique joué par ces processus, notamment dans la sphère scientifique. Cela a également facilité la reconnaissance de leur valeur dans le cadre des différentes activités humaines, et notamment l'agriculture (Costanza et al. [1997]). L'exercice de quantification économique des valeurs attribuées aux services de pollinisation et de régulation pour l'activité agricole demeure encore aujourd'hui complexe, mais les ordres de grandeur proposés par les auteurs s'y étant essayés reflètent leur importance pour ce secteur : ainsi annuellement, la valeur globale du service de pollinisation agricole est estimée à 153 milliards de dollars (Gallai et al. [2009]), et celle de la régulation des ravageurs, uniquement par les arthropodes et pour les seuls USA, à 19 milliards (Losey and Vaughan [2006]).

Malgré la prise de conscience croissante relative à l'importance des services écosystémiques pour la production agricole, et en particulier les services de pollinisation et de régulation des ravageurs, la biodiversité à la source de ces derniers apparaît particulièrement menacée. En effet, il est aujourd'hui fait massivement le constat dans la communauté scientifique d'un phénomène d'érosion de la biodiversité, qualifié de global par l'IPBES [2019], car il concerne toutes les strates du vivant dans de nombreux endroits du monde. Cette dynamique touche particulièrement les milieux agricoles et les organismes qu'ils abritent, en provoquant la disparition d'écosystèmes et d'espèces, ainsi que la réduction des effectifs des populations et de leur diversité. Tous les compartiments de ces milieux sont affectés, aussi bien la diversité planifiée, par exemple les ressources génétiques des espèces cultivées (Wouw et al. [2010]), que la biodiversité non-planifiée, telle que la faune présente dans les sols (Tsiafouli et al. [2015]), les adventices (Stoate et al. [2001] ; Storkey et al. [2012]), ou encore les oiseaux (Lévêque and Cerisier-Auger [2018]). Les arthropodes, contributeurs majeurs des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, sont également atteints (Sánchez-Bayo and Wyckhuys [2019]). L'étude fortement médiatisée de Hallmann et al. [2017] révèle ainsi la disparition sur une période de 30 ans de 75 % de la biomasse des insectes volants, mesurée dans des zones protégées à proximité de zones agricoles. L'IPBES [2019] pointe plusieurs causes explicatives à cette érosion globale de la biodiversité : la disparition et la fragmentation de nombreux habitats, la surexploitation des ressources naturelles, les changements climatiques, les contaminations de l'environnement et les espèces envahissantes. Ces facteurs découlent des activités humaines et sont les conséquences notamment de la transformation rapide des systèmes de production agricoles à l'œuvre depuis le milieu du XXe siècle, qui bouleverse les milieux des agroécosystèmes eux-mêmes, dans leurs processus et leurs dynamiques. Ces transformations, amplifiées par l'évolution rapide des techniques et des technologies couplées à une disponibilité accrue des intrants, ont rendu possible l'extension des zones cultivées ainsi que l'intensification de la production de façon très significative (Mazoyer and Roudart [2002]). La conversion des habitats naturels et semi-naturels, le remembrement, le drainage des parcelles, la spécialisation progressive des productions sur les exploitations et à l'échelle des régions, ou encore la simplification des assolements et le raccourcissement des rotations ont largement modifié les milieux agricoles, qui ont vu leur complexité largement réduite, ainsi que les conditions rencontrées

par la biodiversité qui s’y trouve. Le recours à de nombreux intrants, comme les pesticides ou les fertilisants de synthèse, ont multiplié les sources de contamination de l’environnement et augmenté les expositions aiguës comme chroniques pour les organismes. L’exploitation intensive, voire la surexploitation, de ces milieux viennent elles aussi contraindre les processus qui s’y déroulent, et augmentent la fréquence des perturbations.

Or, l’impact de cette érosion la biodiversité ne se reflète pas uniquement sur son état, mais se traduit également du point de vue fonctionnel, à l’échelle des écosystèmes, menaçant alors la provision des services ([Cardinale et al. \[2012\]](#)). Pour en revenir aux services de pollinisation et de régulation des ravageurs, des déficits locaux ont d’ailleurs déjà pu être observés et reliés à ces dynamiques d’intensification des systèmes agricoles. Une expérience sur le recours aux insecticides pour contrôler des ravageurs du chou a par exemple montré que leur usage dans cette situation était contre-productif, dans la mesure où l’effet positif de ces molécules pour contrôler les ravageurs était entièrement contre-balancé par un effet négatif dû à la disparition des ennemis naturels de ces mêmes ravageurs et à la diminution globale du service de régulation qu’ils réalisaient ([Bommarco et al. \[2011\]](#), figure 1.1). Sur fruitiers, différentes expériences ont également montré que les arbres ne parvenaient pas à atteindre leurs potentiels maximaux de rendement, en raison de déficits de pollinisation expliqués par une abondance et une activité insuffisantes de la part des pollinisateurs sauvages, qui pourraient être liés là encore à l’impact négatif des pesticides utilisés sur ces cultures (voir par exemple [Garratt et al. \[2013\]](#) sur des vergers en Grande-Bretagne, figure 1.2; [Button and Elle \[2014\]](#) sur des exploitations de framboisiers en Colombie Britannique). Une autre étude récente, cette fois-ci aux USA, a établi des résultats suggérant une limitation de la production pour cinq cultures par conséquence d’un déficit de pollinisateurs ([Reilly et al. \[2020\]](#)). En raison de l’importance de ces deux services pour la production, ces observations de leur affaiblissement ainsi que du déclin de la biodiversité qui les sous-tend nourrissent une inquiétude croissante concernant la durabilité des systèmes de production actuellement à l’œuvre, en particulier les plus intensifs.

Cette question de la durabilité des systèmes de production agricoles se cristallise notamment autour de la conciliation des enjeux de production et de protection de la biodiversité. La transformation des systèmes agricoles au cours des dernières décennies a permis une augmentation rapide de la productivité comme des volumes de production totale, et ainsi répondre à une demande croissante pour les produits issus de l’agriculture, tirée par une dynamique démographique exponentielle et l’évolution des régimes alimentaires. La population humaine est appelée à poursuivre sa croissance au cours du XXI^e siècle, et les comportements alimentaires à continuer de se modifier. Par conséquence les prospectivistes s’attendent à un doublement de la demande mondiale pour des produits agricoles sur la période 2005-2050 ([Tilman et al. \[2011\]](#)). Pour essayer de répondre à cette future demande croissante, le débat a longtemps opposé deux scénarios schématiques, décrits sous les appellations « land sparing » versus « land sharing » ([Green \[2005\]](#)). Le land sparing propose de poursuivre l’intensification sur une surface limitée consacrée à l’activité agricole, tout en préservant d’autres espaces exempts d’activité humaine à fort impact pour la biodiversité, où cette dernière peut être préservée. Cette hypothèse mise sur la capacité à concevoir et déployer de nouvelles techniques pour encore accroître la productivité, tout en espérant dans le même temps que leur impact sur

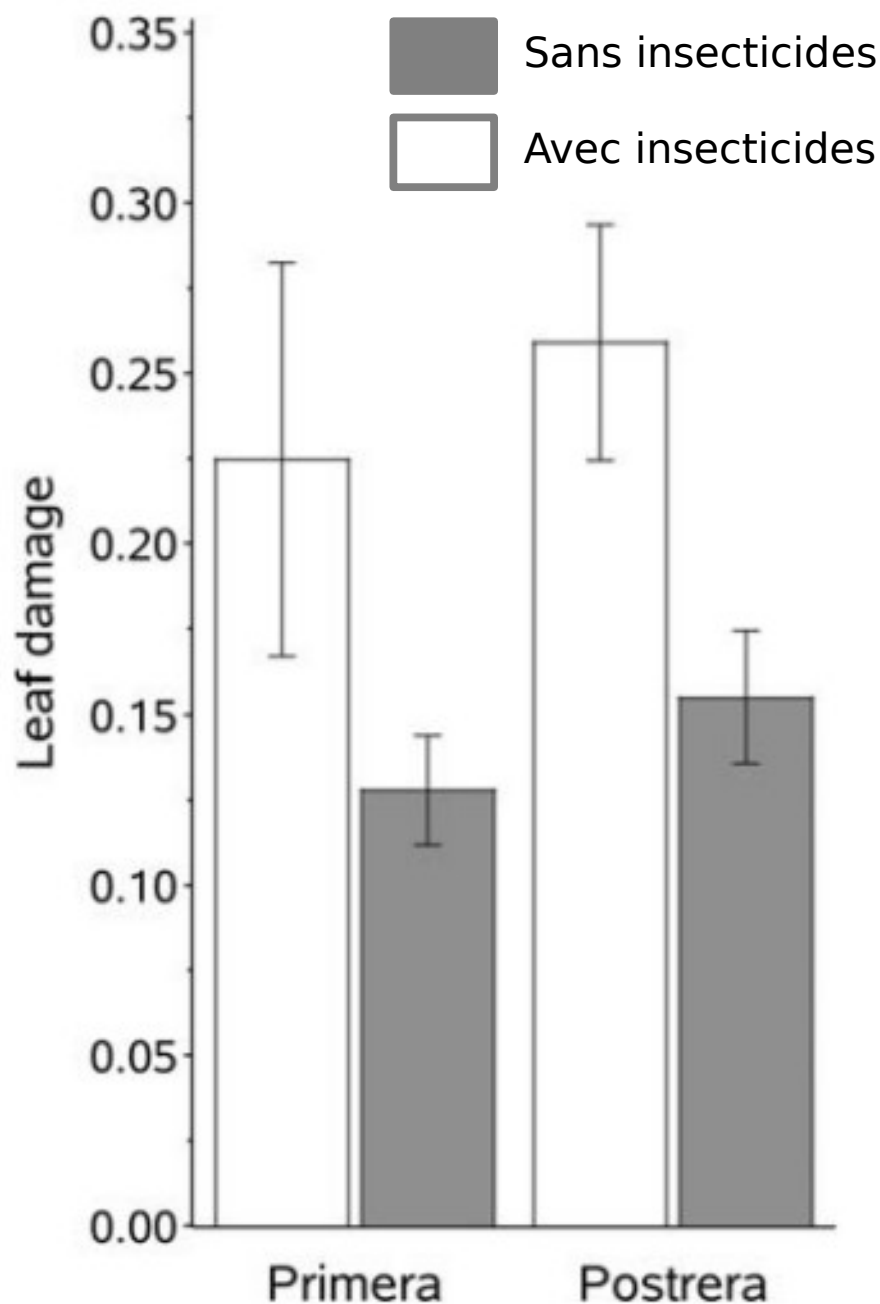


FIGURE 1.1 – Pourcentage moyen de dommages infligés par la teigne aux feuillages de plantations de chou, cultivés lors de deux saisons successives (culture d'été : Primera, et culture d'automne : Postrera), soit dans des champs sans pulvérisation d'insecticide (barres grises), soit dans des champs avec utilisation d'insecticides selon la pratique courante (barres blanches). Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Adapté de [Bommarco et al. \[2011\]](#). L'utilisation d'insecticides est associée à des dommages plus importants, que les auteurs expliquent par l'effet négatif des produits sur les ennemis naturels assurant autrement une régulation efficace des teignes.

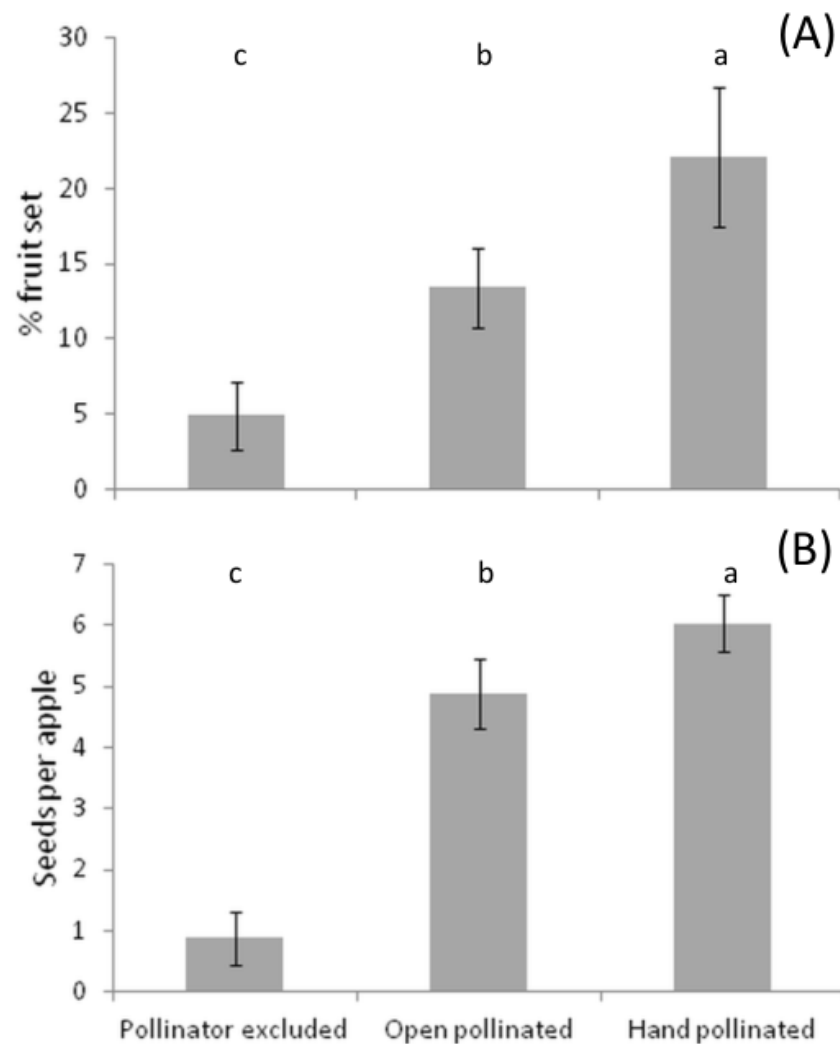


FIGURE 1.2 – Comparaison des effets de différents traitements du service de pollinisation sur la production de pommes dans des vergers du Kent (UK). Les deux indicateurs observés sont (A) la nouaison et (B) le nombre de graines de pommes, pour la variété Cox. Les moyennes sont représentées, accompagnées de l'erreur standard (\pm). Les barres avec des lettres différentes sont significativement différentes selon un modèle mixte linéaire généralisé $P < 0,05$. Adapté de Garratt et al. [2013]. L'exclusion des pollinisateurs réduit très fortement le nombre fruits et de graines produits par rapport au traitement où ils sont présents, pointant ainsi leur rôle dans la formation de ces indicateurs. Surtout, la pollinisation manuelle permet d'atteindre des niveaux encore plus élevés pour le nombre de graines et de fruits, que les auteurs expliquent par un déficit de l'activité des pollinisateurs sauvages dans ces vergers.

la biodiversité dans les espaces cultivés pourra aller décroissante, les gains de productivités autorisant à réserver des surfaces dédiées à la conservation de la biodiversité. Néanmoins, les techniques actuelles d'intensification, comme nous l'avons vu ci-dessus, ont plutôt tendance à éroder la biodiversité, et poursuivre cette dynamique risque en réalité d'accentuer encore plus la pression sur les agroécosystèmes où prendraient place de tels systèmes de production. Ainsi, cette hypothèse minore le rôle joué par la biodiversité des espaces cultivés, et des services écosystémiques qu'elle rend, sur la production agricole et notamment leur influence sur le rendement. Le risque alors soulevé pourrait être que les gains de production permis par la hausse de la productivité via l'intensification soient finalement contrebalancés par un effet de rétroaction négative sur les services écosystémiques profitant au rendement (Bommarco et al. [2013]). L'hypothèse alternative de land sharing vise elle à concilier sur les mêmes espaces la production agricole et la conservation de la biodiversité, en adoptant des techniques pour préserver voire améliorer l'état de cette dernière, notamment en vue d'en faire bénéficier la production. L'éventuelle baisse de productivité, conséquence des pratiques moins intensives et plus favorables à la biodiversité, serait alors compensée par une surface cultivée plus importante. Le land sharing est promu par exemple dans le cadre du « verdissement » de la Politique Agricole Commune, avec en particulier l'instauration des mesures agro-environnementales et climatiques (MAEC, instaurées à partir de 2014), dont l'objectif visait à favoriser des pratiques plus respectueuses de la biodiversité des milieux agricoles, y compris pour protéger des services écosystémiques utiles à la production. Néanmoins, ces politiques publiques ont eu sur le terrain un impact concret limité, et ne sont pas parvenues à freiner sinon localement l'érosion de la biodiversité dans les milieux agricoles (Nilsson et al. [2019]). De plus, cette hypothèse laisse craindre un déficit de surface cultivable pour atteindre les objectifs de production agricole nécessaires à combler les futures attentes de la population, telles que prédites par les modèles démographiques.

Pour réconcilier ces différents enjeux, et dépasser l'opposition binaire entre land sparing et land sharing, de nouveaux modèles de production ont émergé. Ceux-ci visent dans les milieux agricoles à conserver de hauts niveaux de production, voire à engranger de nouveaux gains de productivité, tout en y préservant la biodiversité, en parallèle de la protection offerte par les espaces protégés. Pour réconcilier enjeux de production et préservation de la biodiversité dans un même milieu, de nombreux modèles font appel au concept de « l'agroécologie ». Ce concept est fortement polysémique, et la littérature indique qu'il peut renvoyer selon les auteurs à une discipline scientifique, un mouvement social, ou encore à un ensemble de pratiques agricoles concrètes (Schaller [2013]). Il est néanmoins de plus en plus mobilisé par les organes politiques ou de gouvernance, par exemple par la FAO, pour désigner des systèmes de production qui visent à renforcer leur durabilité en ayant recours à des principes écologiques de manière à restaurer la biodiversité, les interactions biologiques et les services écosystémiques. En France, l'agroécologie s'inscrit même dans la loi depuis 2014, pour qualifier des systèmes « fondés sur les interactions biologiques et l'utilisation des services écosystémiques et des potentiels offerts par les ressources naturelles, en particulier [...] la biodiversité » (Loi n° 2014-1170 du 13 octobre 2014 d'avenir pour l'agriculture [2014]), et qui visent ainsi explicitement à réconcilier les enjeux économiques et les enjeux environnementaux

soulevés par l'activité agricole. Cette acception se rattache donc plutôt aux aspects scientifiques de l'agroécologie, qui vise à établir les connaissances relatives aux principes écologiques qui sous-tendent le fonctionnement des agroécosystèmes (Schaller [2013]). Parmi les modèles de production qui peuvent se rapporter à l'agroécologie, l'intensification écologique décrit un paradigme où la production agricole est conçue comme une fonction de différents facteurs, aussi bien les conditions classiques rencontrées par les cultures (climat, pH du sol. . .) ou les intrants utilisés (pesticides, fertilisants, irrigation. . .), mais également des contributions de la biodiversité sous forme de services écosystémiques (Bommarco et al. [2013]; Wezel et al. [2015]). Il s'agit d'un changement de perspective vis-à-vis de l'intensification classique. Alors que cette dernière vise à mettre en place par l'agriculteur un contrôle du milieu, afin d'optimiser ses conditions et cibler une production maximale par rapport à un potentiel défini par un environnement précis, l'intensification écologique se propose de faire avec les processus écologiques se déroulant dans l'agroécosystème. Le pilotage par les pratiques de ces processus et des dynamiques de la biodiversité, notamment la biodiversité fonctionnelle, doit permettre d'atteindre des niveaux de services écosystémiques élevés, qui résulteront en un effet positif sur le rendement tout en assurant d'autres types de performances (sur la production, comme une plus grande stabilité des rendements face à des changements de conditions, mais aussi par exemple environnementales). La figure 1.3 illustre cette perspective agroécologique du rendement. Ce dernier est fonction de différents facteurs, dont les services de pollinisation et de régulation des ravageurs, aux côtés par exemple de la disponibilité en eau ou nutriments (sous-figure 1.3a). La régulation des ravageurs peut être assurée conjointement par l'utilisation de produits phytosanitaires et les régulations naturelles permises par les ennemis naturels, ces deux modes de régulation pouvant éventuellement se trouver en antagonisme. Si ce service de régulation des ravageurs est limitant pour le rendement (sous-figure 1.3a), la mise en œuvre de pratiques d'intensification écologique visant à renforcer les régulations naturelles doivent permettre d'élever le niveau du service rendu par la biodiversité, et ainsi augmenter le rendement en lui-même (sous-figure 1.3b). Dans une telle perspective d'intensification, il ne s'agira plus seulement de déterminer le nombre de ruches à installer pour maximiser la pollinisation, ou d'instaurer des règles efficaces de pulvérisation de produits phytopharmaceutiques ou de biocontrôle, mais plutôt de reconcevoir des pratiques et des systèmes assurant un niveau suffisant d'interactions entre organismes à l'origine des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, et ainsi éviter le déficit de ces services qui empêcheraient les plantes cultivées d'exprimer leur potentiel. **Dans cette thèse, nous nous plaçons dans cette perspective d'intensification écologique des systèmes de production agricole. L'objectif est de s'interroger sur les stratégies et les pratiques permettant de favoriser les services de pollinisation et de régulation des ravageurs délivrés par les arthropodes.**

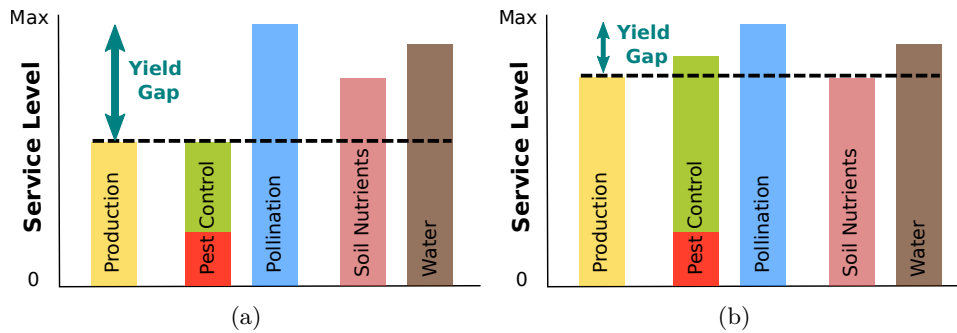


FIGURE 1.3 – Conceptualisation de la contribution des services écosystémiques de régulation (pollinisation, régulation des ravageurs...) et de support (cycle de l'eau, des nutriments...) aux services d'approvisionnement (production végétale). Une partie du service de régulation des ravageurs est assurée par les ennemis naturels présents dans l'agroécosystème (barre verte), plutôt que par des intrants de nature anthropogénique, par exemple des insecticides ou des organismes volontairement introduits dans le cadre d'une stratégie de lutte biologique (barre rouge). Le niveau que peut atteindre la production végétale est ici limité par le service avec le niveau le plus bas ((a) : la régulation des ravageurs, (b) : la disponibilité des nutriments), même si les autres services présentent des niveaux plus élevés. La mise en place de pratiques agroécologiques / d'intensification écologique permet de relever le niveau des services (ici le service de régulation des ravageurs entre (a) et (b)) et donc de relever également le niveau maximal que peut atteindre la production végétale.

1.2 Vers un pilotage conjoint de la pollinisation et du contrôle biologique grâce à la gestion des habitats à l'échelle des paysages agricoles

La provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs dans les agroécosystèmes dérive de l'activité de la biodiversité des auxiliaires présents dans ces milieux, pollinisateurs et ennemis naturels. Cette activité, nécessaire à la réalisation de leur cycle de vie, matérialise les processus et des fonctions de pollinisation et de régulation. Un préalable à toute stratégie de pilotage de ces services requière donc de disposer d'un réservoir suffisant de biodiversité pour en assurer la provision. Restaurer et intensifier la pollinisation, tout comme la régulation des ravageurs, présuppose ainsi de conserver pollinisateurs et ennemis naturels. Pour se faire, il est nécessaire en premier lieu de laisser de côté les pratiques résultant en un impact négatif sur ces organismes et leurs dynamiques, pour leur préférer plutôt celles permettant l'établissement et l'entretien d'un environnement favorable aux auxiliaires. On espère ainsi renforcer leurs communautés, tant en diversité qu'en abondance, ces propriétés étant généralement corrélées en cascade à l'intensité et la stabilité des fonctions et services rendus par ces communautés.

La littérature suggère que le déclin de la biodiversité des auxiliaires dans les milieux agricoles, pollinisateurs et ennemis naturels, est un phénomène multi-factoriel. L'utilisation de pesticides est ainsi largement incriminée, mais d'autres facteurs jouent un rôle très important, et notamment la simplification trop importante des milieux agricoles et des habitats qui les composent. Cette simplification aurait pour corollaire une offre de ressources moins abondante et variée pour ces auxiliaires. En effet, il apparaît que les milieux agricoles dont les surfaces cultivées sont les plus élevées, avec une faible diversité végétale, sont peu hospitaliers pour de nombreuses espèces d'auxiliaires, en particulier les plus généralistes. Il s'agit donc pour

les agriculteurs de rendre ces milieux plus favorables, en déployant une panoplie de pratiques associées à une stratégie dite de « gestion des habitats ». Ces pratiques visent à restaurer la gamme de ressources offerte aux auxiliaires, leur quantité, et leur disponibilité. Parmi les plus plébiscitées, on retrouve la gestion des habitats non-cultivés, aussi dits semi-naturels, ou encore « infrastructures agroécologiques », et qui entourent les parcelles cultivées. Cette gestion consiste notamment à réimplanter, restaurer, et entretenir ces habitats, qui peuvent être très divers, recouvrant aussi bien les haies, les îlots boisés, les prairies, les pâtures et jachères, ou encore les bandes végétales, fleuries ou enherbées, et installées dans ou autour des parcelles. Il est attendu de ces habitats qu'ils offrent aux arthropodes des sites de nidification, des abris contre les perturbations ou pour passer l'hiver, ainsi que de la nourriture sous forme de nectars, de pollens, ou encore de proies (Landis et al. [2000]; Wratten et al. [2012]).

Cette stratégie de gestion des habitats semi-naturels dans le cadre de l'agroécologie suppose plusieurs hypothèses écologiques sous-jacentes. En premier lieu que les seuls espaces cultivés n'offrent pas suffisamment de ressources à un certain nombre d'espèces d'auxiliaires, notamment pour les espèces généralistes, et qu'il faut donc compléter grâce aux habitats semi-naturels pour assurer l'établissement d'une dynamique de population suffisante et le maintien des communautés à l'origine des services de pollinisation et de régulation. En second lieu, adopter une telle stratégie suppose qu'il est possible d'organiser la complémentarité entre les différents habitats, cultivés ou semi-naturels, pour augmenter le pool de ressources et sa disponibilité, afin de renforcer les communautés d'auxiliaires et obtenir une forme d'effet synergique qui permettra d'atteindre des niveaux élevés de pollinisation et de régulation des ravageurs. Enfin, il est attendu des habitats semi-naturels qu'ils profitent aux auxiliaires plus particulièrement pendant la mauvaise saison, lorsque les ressources des espaces cultivés sont plus faibles. On suppose donc dans le cas d'une gestion des habitats semi-naturels que ces derniers ne rentreront pas en concurrence avec les habitats cultivés pour attirer les auxiliaires, au retour de la saison culturale. Au contraire, on espère que ces auxiliaires connaîtront un phénomène de dispersion, depuis les habitats semi-naturels où ils auront trouvé refuge, vers les habitats cultivés où leurs services sont attendus, provoquant une dynamique dite « source-puits » (Pulliam [1988]). Et en effet, de nombreuses expériences ont confirmé le rôle joué par les habitats semi-naturels en faveur des communautés d'auxiliaires arthropodes, pollinisateurs comme ennemis naturels. Ainsi, leur présence a souvent été positivement corrélée aux indicateurs décrivant l'état local des communautés, en particulier pour ce qui concerne leur abondance et leur diversité, mesurées soit directement à l'intérieur des habitats semi-naturels, ou bien à leur proximité immédiate dans les cultures (cf. par exemple pour des revues et méta-analyses : Shackelford et al. [2013]; Holland et al. [2017]; Albrecht et al. [2020]). Restaurer et gérer la diversité des habitats dans les agroécosystèmes serait donc une voie de conservation efficace de la biodiversité fonctionnelle, premier pas vers un pilotage des services de pollinisation et de régulation des ravageurs.

Mais malgré cet effet souvent positif sur la biodiversité, l'efficacité d'une telle stratégie basée sur la gestion des habitats semi-naturels apparaît beaucoup moins clairement lorsque l'on s'attache à mesurer directement l'effet sur **les niveaux des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, et sur la production**. Si l'effet des habitats semi-

naturels sur la biodiversité est bien documenté, la littérature est en revanche beaucoup moins abondante quant à des mesures directes des niveaux de services et de leur contribution au rendement des cultures, ou à la qualité de la production (Kleijn et al. [2018]). Or les données lorsqu'elles sont disponibles ne vont pas nécessairement dans le sens d'un effet positif en cascade, c'est-à-dire que la présence accrue d'habitats semi-naturels résulterait en un meilleur état des communautés de la biodiversité fonctionnelle, qui fourniraient alors de plus hauts niveaux de service se traduisant en une augmentation du rendement. Au contraire, ces derniers effets sont assez rarement détectés de façon significative (Holland et al. [2017]; Karp et al. [2018]; Albrecht et al. [2020]). Plusieurs explications peuvent être avancées pour justifier de cette difficulté (Tschamntke et al. [2016]). La première est que si les habitats semi-naturels bénéficient à la biodiversité fonctionnelle, ils peuvent aussi contribuer à renforcer des ravageurs, qui y trouvent également des refuges ou des ressources. Ensuite, la dynamique source-puits censée s'établir en début de saison culturale depuis les habitats semi-naturels vers les cultures ne fonctionne pas toujours, et au contraire il peut s'installer une compétition entre ces deux habitats pour attirer les auxiliaires. La composition optimale de ces habitats semi-naturels, leur quantité, leur configuration spatiale relativement aux cultures restent également encore aujourd'hui largement inconnues, tout comme les résultats des interactions avec les pratiques agricoles. C'est pourtant bien la capacité d'une telle stratégie de gestion des habitats à stabiliser voire à augmenter les rendements qui peut convaincre les producteurs d'adopter une perspective d'intensification écologique de leur production, puisque le rendement fait partie de la batterie d'indicateurs que va utiliser l'agriculteur dans le pilotage de la performance de son système (Kleijn et al. [2018]). **Il demeure donc un enjeu scientifique important à mieux comprendre les processus qui relie la gestion des habitats dans les milieux agricoles à l'état des communautés mais aussi aux liens avec la provision effective des services (ou de disservices) de pollinisation et de régulation des ravageurs, et à leur contribution à l'amélioration des indicateurs de production tels que le rendement.**

Il est nécessaire de remarquer que les différents indicateurs utilisés pour valider la performance d'une stratégie basée sur la gestion des habitats, comme ceux décrivant l'état des communautés, les niveaux de service, ou encore les indicateurs de production, sont de nature très différentes, et font intervenir des processus également très variés. L'état des communautés de pollinisateurs et d'ennemis naturels sont décrits par des indicateurs de diversité et d'abondance, qui reflètent les dynamiques écologiques de leurs populations, notamment dans leurs capacités à exploiter les ressources offertes par les milieux dans lesquels ils se trouvent. La provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs fait intervenir de nouveaux niveaux trophiques, et nécessitent de décrire plus finement les dynamiques des interactions entre les différents organismes impliqués : la plante cultivée, les ravageurs de cultures, les pollinisateurs, les ennemis naturels. En plus des aspects trophiques, des aspects écophysiologicals interviennent, par exemple au travers des périodes de sensibilité des plantes cultivées, ou de leurs fenêtres de pollinisation. Aller jusqu'à comprendre les impacts sur le rendement peut également nécessiter d'intégrer en plus des dimensions précédentes, les aspects agronomiques. **Parmi les problématiques soulevées dans cette thèse, une**

première sera de s'interroger sur les différents processus reliant la gestion des habitats, et notamment la présence des habitats semi-naturels, avec leurs effets sur la biodiversité fonctionnelle, mais également la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, et leur contribution au rendement. Il s'agira de mieux comprendre le passage de l'un à l'autre des indicateurs et ainsi enrichir la réflexion relative à la conception de stratégies et de pratiques reposant sur les infrastructures agroécologiques.

De surcroît, adopter une stratégie de gestion des habitats impose de considérer l'échelle à laquelle les processus impliqués se déroulent. En effet, l'influence des habitats semi-naturels dans les cultures a été initialement examinée à une échelle très locale, celle de la parcelle cultivée bordée par exemple par des haies ou des bandes fleuries. La présence de tels habitats se reflète dans leur proximité sur la biodiversité et les services, mais leur effet décroît avec la distance et dépend du type d'habitat (Albrecht et al. [2020]). Rapidement il a été remarqué que cette influence locale était modulée par le contexte paysager. Restaurer une haie dans un environnement déjà complexe ne produira pas le même effet marginal, par rapport à un environnement très simplifié. A une échelle encore supérieure, c'est le paysage lui-même qui exerce un effet sur les dynamiques de biodiversité et des services. **Différents indicateurs décrivant la structure des paysages agricoles ont ainsi été corrélés à l'état des communautés et aux niveaux des services (Shackelford et al. [2013]; Dainese et al. [2019]).** L'échelle du paysage agricole ne renvoie pas dans la littérature à un périmètre clairement défini. Elle correspond plutôt à une gamme située entre la parcelle ou l'exploitation, auxquelles renvoient les raisonnements agronomiques classiques, et à des espaces plus vastes comme la région. Cette échelle paysagère est néanmoins utile et utilisée en écologie appliquée aux milieux agricoles, car elle correspond à des mécanismes se déroulant et pouvant s'expliquer précisément à cette échelle, et qui contribuent donc à comprendre la relation entre une stratégie de gestion des habitats de l'agroécosystème et les niveaux de services rendus par la biodiversité fonctionnelle des arthropodes. **Cette problématique de l'échelle spatiale à considérer, pour évaluer les effets d'une stratégie reposant sur la gestion des habitats en faveur des auxiliaires, est à relier avec les capacités de dispersion de ces derniers.** En effet, parmi la grande diversité des espèces d'arthropodes impliquées dans la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, nombre d'entre elles partagent une mobilité importante, bien qu'hétérogène selon la taille ou le mode de déplacement, par exemple selon que les individus se meuvent au sol ou en volant. Ces déplacements sont essentiels au cours de leur cycle de vie, les autorisant à explorer les différents habitats qui constituent la mosaïque de l'agroécosystème et du paysage agricole, pour trouver les ressources qui leur sont nécessaires, y compris sur des distances très importantes : par exemple des pollinisateurs comme certaines espèces d'abeilles sauvages, ou des ennemis naturels comme les coccinelles, sont en mesure de réaliser des déplacements de l'ordre kilométrique sur une journée. Alors que précédemment, nous considérons une complémentarité locale entre habitats cultivés et habitats semi-naturels, il convient ainsi selon les capacités de dispersion de plutôt considérer une complémentarité des habitats à l'échelle d'une mosaïque paysagère explorée par les organismes. Du point de vue de la provision des

services, ces déplacements permettent également de connecter les habitats entre eux, non-cultivés et cultivés, là encore non plus seulement localement mais à l'échelle de la mosaïque paysagère. Par exemple, pour reprendre la dynamique source-puits précédemment évoquée, certains conceptualisent un flux de diffusion des services de pollinisation et de régulation des ravageurs depuis les habitats semi-naturels vers la matrice cultivée, à l'échelle paysagère (e.g. [Mitchell et al. \[2013\]](#); [Mitchell et al. \[2015\]](#)). L'importance de tenir compte de la structure du paysage, en lien avec la dispersion des auxiliaires, pour comprendre la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, a d'ailleurs conduit à conceptualiser ces derniers sous la forme de 'Mobile Agent Based Ecosystem Services' (MABES) ([Kremen et al. \[2007\]](#)). De plus, les besoins en ressource évoluent en fonction de l'âge des organismes avec par exemple la fonction de reproduction notamment. En regard de cette variation temporelle des besoins en ressource des organismes selon leur âge, on trouve la temporalité de mise en place de cette ressource dans les parcelles qui est directement liée à la croissance et à l'âge des plantes pour les organismes qui s'en nourrissent. Ce concept est clair pour la pollinisation qui ne peut avoir lieu que pendant la période parfois assez courte de floraison des fleurs. Ainsi, la spatialité, mais également la temporalité (ou la dynamique) des ressources dans les parcelles et les paysages sont des caractéristiques qui peuvent impacter les populations d'organismes à l'action et les services qui peuvent en découler. **Des problématiques que j'aborderai dans ma thèse, afin de réfléchir à la conception de stratégies de pilotage des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, sera donc d'une part celle de l'emboîtement des échelles spatiales et de l'interaction avec la mobilité des auxiliaires et d'autre part l'importance de la temporalité des interactions entre les ressources (plantes ou pucerons), les organismes qui s'en nourrissent (coccinelles et abeille) et les services qui en découlent . Je m'intéresserai particulièrement à l'influence de la structure spatio-temporelle du paysage agricole sur la provision des deux services de pollinisation et régulation des ravageurs. L'interaction entre ces aspects temporels et spatiaux est une des originalités de mon travail.**

Mieux comprendre cette relation entre structure du paysage et niveaux de services permettra d'alimenter les réflexions relatives au pilotage de ces services à cette échelle paysagère. En particulier, ces connaissances pourraient être mobilisées dès l'étape de conception des paysages agricoles, en vue de les rendre favorables à la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, mais également pour les gérer dans la durée vis-à-vis des aspects dynamiques mis en lumière. Ces démarches de conception sur de nouveaux types d'objets comme les paysages agricoles sont de plus en plus plébiscitées, en vue de développer des pratiques plus durables et compatibles avec la transition agroécologique ([Prost et al. \[2017\]](#); [Berthet et al. \[2019\]](#)). La conception de pratiques de gestion des paysages pour piloter la régulation des ravageurs n'est pas une idée neuve. Plusieurs stratégies de régulation ont ainsi déjà été développées en tenant compte des dynamiques et mécanismes à l'échelle paysagère qui déterminent les dynamiques des ravageurs et de leurs impacts. En effet, pour ce qui est des ravageurs arthropodes notamment, ceux-ci sont également et comme leurs ennemis naturels mobiles sur de larges distances. Les pratiques exercées sur des échelles restreintes à la parcelle ou sur une seule exploitation peuvent alors apparaître inopérantes. Parmi les stratégies de

régulation prévues pour être déployées à de larges échelles et développées par le passé figurent notamment les réflexions relatives aux patrons spatio-temporels les plus efficaces pour pulvériser des insecticides (Elliott et al. [2008]), organiser la confusion sexuelle (Calkins and Faust [2003]), ou pour implanter des cultures OGM résistantes à ces ravageurs (e.g. Vacher et al. [2003]). En revanche, la conception de paysages favorables à la régulation des ravageurs et à la pollinisation grâce aux auxiliaires naturellement présente dans les agroécosystèmes est une question scientifique pour sa part beaucoup plus récente, et finalement encore relativement peu abordée (Landis [2017]). Les tentatives restent rares, et se limitent souvent au stade de la réflexion collective, entre agriculteurs, gestionnaires et scientifiques pour imaginer à quoi pourraient ressembler de tels paysages, et quelles seraient les règles collectives de gestion, mais sans nécessairement trouver une concrétisation jusqu'au stade de l'implémentation. On peut citer le cas aux Pays-Bas de la démarche entreprise sur la commune de Hoeksche Waard, pour formaliser des règles de gestion d'un système de canaux et de haies à l'échelle d'un paysage agricole, en vue d'améliorer le niveau du service de régulation des ravageurs (Steingröver et al. [2010]). Ces démarches de conception paysagère se heurtent en effet à de nombreuses inconnues, y compris au niveau des processus écologiques qui vont déterminer l'efficacité et la durabilité de telles stratégies, ce qui peut compliquer l'acceptabilité et la mise en œuvre dans un contexte de fortes interdépendances entre les dynamiques biologiques et les dynamiques sociales et économiques (Landis [2017]; Vialatte et al. [2019]).

Enfin, la littérature scientifique sur les services écosystémiques s'intéresse le plus souvent à la provision d'un seul service, indépendamment des attendus de multifonctionnalité des agroécosystèmes, comme des paysages agricoles (Vialatte et al. [2019]). Les services de pollinisation et de régulation des ravageurs ont ainsi pendant longtemps fait l'objet de littératures initialement plutôt séparées. La conceptualisation des MABES (Kremen et al. [2007]) a permis de rapprocher fonctionnellement ces services rendus par les arthropodes dans les agroécosystèmes. En effet, comme nous l'avons vu au travers des paragraphes précédents, de nombreux mécanismes communs peuvent s'appliquer pour expliquer la provision de ces deux services, notamment à l'échelle du paysage agricole. Historiquement, les tentatives de conception paysagères se sont également souvent focalisées sur un seul service. Pourtant, au-delà des objectifs de multifonctionnalité, il peut importer de considérer conjointement plusieurs services en raison des relations que ces services peuvent entretenir entre eux (Bennett et al. [2009]). Ces relations peuvent interférer avec la provision de ces services, et donc contraindre les stratégies de pilotage. Si la littérature s'est récemment intéressée aux relations possiblement entretenues par les services de pollinisation et de régulation des ravageurs, ces études n'ont à notre connaissance pas encore été intégrées à une réflexion relative à la conception de paysages favorables aux deux services et à leur impact sur le rendement des cultures. **En guise de troisième problématique pour cette thèse, nous souhaitons donc aborder la question du pilotage conjoint de la pollinisation et de la régulation des ravageurs au travers de la conception et de la gestion des paysages agricoles.**

L'enjeu de ma thèse était de contribuer à la production de connaissances scientifiques mobilisables par les acteurs intervenant dans la conception et la gestion de paysages agricoles, selon une perspective agroécologique et d'intensification écologique des systèmes de

production. Notre objectif vise à alimenter la réflexion pour concevoir des paysages favorables conjointement aux services de pollinisation et de régulation des ravageurs par les auxiliaires arthropodes, afin de maintenir voire améliorer les rendements.

Dans ce travail de thèse, j'aborderai donc les problématiques suivantes :

1. Quels sont les mécanismes reliant la structure des paysages agricoles, et notamment l'abondance et la localisation des différents types d'habitats (semi-naturels, cultivés...), aux niveaux de pollinisation et de régulation des ravageurs par les auxiliaires, ainsi qu'à la contribution de ces services au rendement ?
2. Quelles seraient les structures spatio-temporelles d'un paysage agroécologique qui favoriseraient les services de pollinisation ou de régulation des ravageurs ?
3. Comment piloter conjointement pollinisation et régulation des ravageurs au travers d'une stratégie de gestion des habitats composant le paysage agricole ? Peut-on éviter les compromis et au contraire tirer parti de synergies ?

1.3 État de l'art, cadre conceptuel et hypothèses de travail, questions de recherche

Écologie du paysage et mosaïque d'habitats. L'écologie du paysage est la discipline scientifique visant à quantifier et expliquer les relations existant entre les processus écologiques et leurs patrons spatio-temporels (Turner, 1989). Dans mon travail de thèse, nous avons choisi de mobiliser cette discipline car nous nous attacherons ici à expliquer les patrons des services de pollinisation et de régulation dans les paysages agricoles, au travers des processus qui les produisent. Parmi ses concepts, nous ferons ainsi appel en particulier à celui d'hétérogénéité, qui permet de décrire et qualifier la structure paysagère ainsi que sa dynamique, et qu'il est ensuite possible de relier à l'état des communautés de la biodiversité (Benton et al. [2003]), et à la réalisation des fonctions écologiques qui sont à la source des services écosystémiques (Tscharrntke et al. [2005]). Les manières de concevoir l'hétérogénéité et la structure du paysage agricole sont nombreuses, et fonctions des sous-disciplines et objectifs, y compris lorsque l'on reste dans le cadre de la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs. Certains vont par exemple appréhender le paysage comme une mosaïque de flux de gènes, cette conceptualisation facilitant l'étude du lien entre la dispersion des ravageurs et leur différenciation génétique (e.g. Ridley et al. [2011]). D'autres vont plutôt se représenter un paysage d'odeurs, de leurs flux et de leurs mélanges, qui matérialisent les émissions de composés organiques volatils produits par les végétaux, dont on sait qu'ils déterminent en partie les comportements de dispersion des arthropodes et notamment des pollinisateurs, des ravageurs et des ennemis naturels (e.g. Kaplan [2012]). **Une troisième façon d'envisager le paysage agricole, et c'est celle que nous mobiliserons plus spécifiquement, consiste à se le représenter sous la forme d'une mosaïque d'habitats ressources. Nous qualifierons cette perspective de « paysage trophique ».** La notion d'habitat se définit relativement à une espèce ou à un groupe d'espèces, pour décrire un milieu de vie offrant des

ressources exploitées par les individus de ces espèces. Si l'on prend pour exemple les espèces arthropodes formant les communautés d'auxiliaires des milieux agricoles, un agroécosystème peut ainsi se représenter selon une mosaïque d'unités spatiales cohérentes et abritant une ou plusieurs ressources, notamment de la nourriture, des abris ou des lieux de reproduction. Dans chaque habitat, la nature et la disponibilité des ressources peuvent varier selon différents facteurs, comme l'usage des sols, la nature ou l'âge des couverts végétaux, ou encore les pratiques agricoles employées.

La structuration spatiale de la mosaïque d'habitats composant l'agroécosystème peut être décrite au travers notamment de deux paramètres (Fahrig et al. [2011]). Tout d'abord sa composition, c'est-à-dire la diversité des habitats que l'on y trouve, ainsi que leurs proportions respectives. Ensuite la configuration de ces habitats, c'est-à-dire leur localisation ou distribution dans la mosaïque. Cette description spatiale peut être doublée d'une description temporelle, dans la mesure où les différents habitats sont dynamiques et se modifient au cours du temps. En particulier, leur nature ainsi que la quantité de ressources qu'ils offrent peuvent varier, en lien par exemple avec la saisonnalité, la phénologie végétale, ou encore des changements de pratiques ou d'usages des sols. Chaque habitat peut ainsi disposer d'une dynamique interne propre, qui va à son tour affecter la dynamique globale du paysage agricole. La théorie de l'écologie du paysage suppose qu'augmenter l'hétérogénéité de la mosaïque agricole affecte les processus déterminant la dynamique des populations d'auxiliaires, avec un effet positif sur ces dernières. Cette idée repose sur les effets attendus de complémentarité et de redondance entre habitats à l'échelle de la mosaïque, une plus forte hétérogénéité proposant a priori une gamme plus complète et abondante d'habitats comme de ressources auxiliaires (Dunning et al. [1992]). Augmenter l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère à une échelle compatible avec les capacités de dispersion des auxiliaires apparaît ainsi comme un levier pour renforcer leurs populations (Tschardt et al. [2005]).

Habitats semi-naturels et régulations biologiques. Une première facette de ce levier consiste à augmenter la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage agricole. En effet ces habitats sont connus pour offrir des ressources importantes à de nombreuses espèces d'auxiliaires, en particulier des lieux d'hivernage ou des sources de nourriture alternative lorsque ces dernières sont insuffisantes dans les habitats cultivés (Lan-dis et al. [2000]; Shackelford et al. [2013]). Durant les vingt dernières années, de nombreuses études se sont attachées à caractériser des gradients de composition paysagère en quantifiant la proportion d'habitats semi-naturels contenus dans les paysages de ces gradients, pour ensuite la relier aux indicateurs qualifiant la provision et les patrons des services de pollinisation et de régulation des ravageurs. L'étude de Thies and Tschardt [1999] en 1999 est souvent citée comme la première à avoir établi un lien statistique entre la proportion d'habitats semi-naturels et le service de régulation des ravageurs. Cette étude a mesuré dans des paysages de grandes cultures en Suède une corrélation positive entre le pourcentage de surfaces non-cultivées et le taux de parasitisme des méligèthes, ainsi qu'avec les dommages que ces dernières infligent aux colzas (Thies and Tschardt [1999]). Des études employant le même type de méthodologie ont rapidement emboîté le pas concernant la pollinisation. Par exemple, Kremen et al. [2004] ont eux aussi établi une relation statistique significative et

positive entre, d'une part la proportion d'habitats semi-naturels au voisinage des fermes dans lesquelles étaient réalisées les mesures, et d'autre part les niveaux de service de pollinisation délivrés par des abeilles sauvages. De façon intéressante, cette étude montrait de plus que l'échelle à laquelle la relation était identifiée correspondait aux capacités de dispersion des pollinisateurs considérés.

La littérature tend à confirmer le rôle globalement positif de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'état des communautés d'auxiliaires, pour les pollinisateurs comme les ennemis naturels (voir par exemple pour des revues ou méta-analyses : [Bianchi et al. \[2006\]](#) ; [Chaplin-Kramer et al. \[2011\]](#) ; [Kennedy et al. \[2013\]](#) ; [Shackelford et al. \[2013\]](#)). **Néanmoins, tous les auxiliaires ne répondent pas de la même manière à ce facteur, et d'importantes variations se font jour entre les espèces ([Shackelford et al. \[2013\]](#))**. De plus, si nombre d'études ont essayé de relier la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage à l'état des communautés, beaucoup moins sont allées jusqu'à mesurer le lien avec des proxys des services de pollinisation et de régulation des ravageurs qui sont effectivement délivrés (comme par exemple le taux de visite des fleurs par des pollinisateurs ou le transfert effectif de pollen pour la pollinisation, le taux de prédation de ravageurs et de réduction de leurs impacts sur la plante pour la régulation biologique). Le nombre d'études ayant tenté de mesurer l'impact sur les rendements des cultures, au travers de l'effet sur ces services, est encore plus faible. **Elles révèlent pourtant que la relation positive entre la structure des paysages agricoles et le niveau des services ou le rendement des cultures est moins évidente qu'avec l'état des communautés**. Ainsi, les liens statistiques sont souvent plus faibles, avec des effets plus contrastés. Par exemple, pour ce qui concerne la régulation des ravageurs, une compilation de nombreuses données issues d'études reliant la proportion d'habitats semi-naturels avec différents indicateurs ou proxys de la régulation biologique, a même montré l'absence de tendance générale entre ces deux types de variables [Karp et al. \[2018\]](#)). Les données compilées présentaient de nombreuses différences dans les relations entre proportion et proxys de la régulation des ravageurs, alors que la composition du paysage n'avait finalement qu'un faible pouvoir explicatif de ces variations. La proportion d'habitats semi-naturels semble donc jouer un rôle non-négligeable dans la provision des services de pollinisation et de régulation dans les paysages agricoles, mais ce levier apparaît d'une efficacité variable et nous avons besoin de mieux comprendre les liens entre l'hétérogénéité paysagère, l'écologie et l'activité des organismes concernés, et la fourniture des services issus des régulations biologiques.

Si l'on se replace dans la perspective d'une hétérogénéité paysagère représentée comme une mosaïque d'habitats et de ressources, alors utiliser comme seul descripteur la proportion d'habitats semi-naturels pour caractériser cette hétérogénéité apparaît limitant. La proportion d'habitats semi-naturels permet de refléter la quantité et la disponibilité dans le paysage d'un certain type de ressources, qui est nécessaire à des espèces d'auxiliaires. En revanche, ce descripteur ne permet pas de couvrir d'autres aspects importants de la notion d'hétérogénéité ni de la disponibilité des ressources que recherchent les auxiliaires. Par exemple, la distribution géographique de ces habitats semi-naturels, qui se décrit au travers de la configuration paysagère, influe également sur cette disponibilité. Plusieurs modèles ont ainsi analysé cet

effet de la configuration de la mosaïque, en interaction avec les déplacements des auxiliaires, sur la dynamique des auxiliaires comme sur la provision des services rendus par des auxiliaires mobiles (e.g. [Visser et al. \[2009\]](#); [Bianchi et al. \[2010\]](#)). Cet effet de la configuration a été beaucoup moins étudié empiriquement, mais les études qui s’y sont essayées, en mesurant par exemple la longueur des interfaces ou bordures entre habitats semi-naturels et cultivés, ont confirmé que la configuration de ces habitats pouvait jouer un rôle déterminant pour la provision des services (e.g. [Holzschuh et al. \[2010\]](#); [Plečaš et al. \[2014\]](#); [Dominik et al. \[2018\]](#)). De plus, la proportion d’habitats semi-naturels ne reflète la disponibilité que d’un seul type de ressource, alors qu’un grand nombre d’auxiliaires sont généralistes. Les habitats cultivés peuvent être divers, notamment selon les systèmes de cultures que l’on considère et les systèmes de pratiques qui s’y rattachent ([Vasseur et al. \[2013\]](#)). Les cultures peuvent offrir également une variété de ressources aux auxiliaires, lorsque vient le moment de la saison culturale. Récemment, une méta-analyse a révélé l’impact positif de l’hétérogénéité des cultures sur la biodiversité multi-trophique, cet effet se révélant même supérieur à celui de l’augmentation de la proportion d’habitats semi-naturels dans le paysage ([Sirami et al. \[2019\]](#)). Pourtant, cet aspect de l’hétérogénéité cultivée dans les paysages est encore peu pris en compte, la plupart des études se focalisant sur la seule proportion d’habitats semi-naturels ([Karp et al. \[2018\]](#)).

Enfin, un aspect qui n’est pas pris en compte dans cette description spatiale de l’hétérogénéité réside dans le caractère dynamique des interactions qui ont lieu entre les auxiliaires et leurs ressources. Les habitats sont dotés de leur propre dynamique interne, par exemple liée à la phénologie des végétaux qui les composent et qui déterminent la temporalité de la disponibilité des ressources recherchées par les auxiliaires : les pollens et nectars fournis aussi bien par les plantes des habitats semi-naturels que par certaines plantes cultivées, ne sont disponibles que durant la fenêtre florale propre à chacune des espèces végétales. De plus, les plantes cultivées sont attaquées par certains ravageurs à des périodes spécifiques dans leur cycle phénologique, offrant alors une ressource alimentaire aux ennemis naturels qui est elle aussi limitée dans le temps. Enfin, ces aspects temporels de dynamiques des ressources et d’interaction entre les organismes peuvent également déterminer les fonctions écologiques à l’origine des services de pollinisation et de régulation des ravageurs. Par exemple, une régulation précoce des ravageurs par les auxiliaires sera a priori plus efficace pour limiter impacts sur les plantes cultivées. La structure d’âge peut aussi avoir un effet, par exemple pour les coccinelles les juvéniles sont ainsi plus voraces que leurs aînées vis-à-vis des ravageurs. C’est pourquoi pour ma thèse j’ai choisi d’appliquer un cadre d’analyse basé sur **une vision trophique spatio-temporelle du paysage agricole.**

Objectif, hypothèses et démarche. De nombreux résultats empiriques confirment le lien entre d’une part l’hétérogénéité de la mosaïque paysagère, et d’autre part l’état des communautés d’auxiliaires. Ceux-ci laissent donc à penser que le levier de l’hétérogénéité pourrait être mobilisé, par exemple au travers de la manipulation de la proportion d’habitats semi-naturels, pour améliorer la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs. Néanmoins il demeure plusieurs inconnues concernant les processus écologiques à l’œuvre, qui contribuent à limiter le recours à ce levier. Améliorer la connaissance de ces processus permettrait une mise en œuvre opérationnelle plus efficace et de limiter le risque pris

lors du recours à cette stratégie. **L'objectif de mon travail de thèse est de comprendre des processus écologiques reliant l'hétérogénéité de la structure paysagère et de sa mosaïque d'habitats avec la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, jusqu'à leurs impacts sur le rendement des cultures.** L'objectif appliqué vise à participer à l'identification de leviers de conception et de gestion des paysages agricoles pour piloter ces services.

Afin d'aborder cette problématique, nous avons fait le choix de représenter le paysage agricole et son hétérogénéité selon une perspective « trophique » spatialement et temporellement structurée. L'hétérogénéité prend la forme d'une mosaïque d'habitats abritant des ressources, dans laquelle les auxiliaires se meuvent et interagissent entre eux et avec leur environnement, y compris avec les autres organismes rencontrés au cours de ces déplacements (plantes cultivées, ravageurs, plantes des habitats semi-naturels...). Nous considérons que les dynamiques des populations d'auxiliaires sont dépendantes des interactions que ces auxiliaires entretiennent avec les ressources présentes dans le paysage. Ces interactions sont également à la source de la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, lorsqu'elles se produisent dans les habitats cultivés, entre les pollinisateurs et les plantes cultivées pour ce qui est de la pollinisation, et entre les ennemis naturels et les ravageurs (eux-mêmes interagissant avec les plantes cultivées) pour ce qui est de la régulation des ravageurs. Dans cette perspective, nous nous intéresserons à l'influence de trois types de processus écologiques, dont nous faisons l'hypothèse qu'ils jouent un rôle dans la provision des deux services. Nous explorerons leurs effets sur la relation entre structure paysagère, ressources disponibles et les niveaux de pollinisation, de régulation des ravageurs, ainsi que sur les rendements en considérant :

1. La structuration spatiale et temporelle de la biodiversité cultivée et des habitats semi-naturels composant le paysage agricole ;
2. Le rôle des interactions trophiques entre les organismes présents dans les différents habitats ;
3. L'importance des traits d'histoire de vie, notamment la dispersion, des différents organismes.

Sur cette base, nous posons les questions de recherche suivantes :

- Comment les différents niveaux de structuration spatio-temporelle dans les paysages, les caractéristiques des pollinisateurs et ennemis naturels sous la forme de leurs traits d'histoire de vie, et les interactions écologiques entretenues par ces auxiliaires avec leur environnement et les autres organismes, sont-ils des facteurs d'influence de la relation entre structure paysagère et provision des services jusqu'au rendement des cultures ? Comment ces différents facteurs sont-ils reliés entre eux, et se répercutent depuis la dynamique des auxiliaires jusqu'au rendement ? Quelles seraient les structures paysagères associées à des provisions plus élevées de pollinisation / de régulation des ravageurs, et à un meilleur rendement ?
- Comment la relation entre structure paysagère et rendement dépendant des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, peut elle-même être influencée par de possibles relations entre ces deux services ? Quelle est l'influence des différents types de

relations entre les deux services ? Est-on en mesure d'identifier des structures paysagères associées à la provision conjointe et élevée de services de pollinisation et de régulation des ravageurs, avec un impact optimisé sur le rendement ?

Afin de répondre à ces questions et comprendre une partie de la variance de la relation entre structure du paysage et services, nous avons choisi un cadre conceptuel qui tienne compte de **la structuration spatio-temporelle des paysages, selon trois niveaux**.

Le premier niveau découle de la perspective « trophique » de ce dernier, sous la forme d'une **mosaïque d'habitats ressources** pour les auxiliaires (cf. figure 1.4). Ces habitats ressources peuvent être aussi bien des espaces cultivés que non-cultivés, les ressources offertes pouvant grandement varier selon la nature de l'habitat. La distribution et la localisation des habitats, et leur dynamique interne, par exemple liée à la phénologie végétale ou à l'emploi de pratiques agricoles spécifiques, contribuent à structurer la mosaïque et donc la disponibilité des ressources pour les auxiliaires.

Le second niveau que nous considérons est la **distribution spatiale des classes d'âge des auxiliaires (pollinisateurs et ennemis naturels)** (cf. figure 1.4). En effet, ces derniers sont localisés dans les habitats, et donc répartis dans le paysage, avec une coexistence de différents stades de leurs cycles de vie, caractérisés par des traits d'histoire de vie différents et par des besoins variés en termes de ressources. Ceci rajoute ainsi un niveau de structuration spatio-temporelle du paysage.

Le troisième niveau concerne la **mosaïque de besoins de services de pollinisation et de régulation des ravageurs** compte-tenu du choix des cultures et de leur implantation (cf. figure 1.4). Ce besoin de services s'exprime dans les habitats cultivés où les cultures nécessitent pour leur développement et leur rendement une certaine intensité de pollinisation par les arthropodes ou une protection contre les ravageurs. Comme les espèces cultivées peuvent être très diversifiées, ces besoins de services peuvent varier spatialement et temporellement selon les cultures implantées, leur distribution et leur dynamique phénologique. Par exemple, le besoin de pollinisation des plantes à fleurs s'exprime lors d'une fenêtre temporelle précise, qui peut varier d'une espèce à l'autre. Les différentes cultures peuvent aussi être sensibles aux ravageurs et à leurs impacts à des périodes spécifiques selon les espèces, voire les variétés.

Ces différents niveaux de structuration sont à relier avec les interactions écologiques entre organismes. Ces interactions ont lieu lorsque les organismes impliqués se trouvent en présence, dans les habitats du paysage. Les phénomènes de dispersion ou de déplacement, et les traits d'histoire de vie qui les influencent, joueront donc un rôle crucial sur l'occurrence des interactions. **Les auxiliaires peuvent interagir avec les plantes présentes, les ravageurs, ou même entre eux** (cf. figure 1.4). Ces interactions écologiques permettent aux auxiliaires de collecter les ressources nécessaires à leur cycle de vie, selon leur stade : par exemple les pollinisateurs adultes vont interagir avec les plantes à fleur localisées dans les habitats cultivés pour y trouver du pollen et du nectar, tandis que les ennemis naturels adultes et juvéniles vont interagir avec les ravageurs présents sur les plantes cultivées. Ces interactions connectent alors les deux premiers niveaux de structura-

tion spatio-temporelle que nous avons décrit ci-dessus. Mais les interactions sont également à la source des régulations biologiques qui pourront donner ou pas les services de pollinisation et de régulation des ravageurs. L'intensité de ces services dépend alors de la concordance entre les niveaux 2 et 3 de structuration que nous avons décrit. En faisant varier les paramètres affectant ces trois niveaux de structuration, et en modélisant les interactions entre organismes qui se produisent dans les habitats, à la suite des déplacements des auxiliaires dans le paysage, nous serons alors en mesure d'explorer différents effets de l'hétérogénéité paysagère sur la fourniture des services de pollinisation et de régulation des ravageurs. En guise d'illustration, il est ainsi possible de se poser les questions suivantes : comment un agriculteur peut-il manipuler le levier de l'hétérogénéité paysagère pour faire en sorte que des pollinisateurs adultes, seul stade en mesure de se mouvoir, puissent visiter et collecter suffisamment de pollen pour alimenter leur nid et assurer leur survie ? Cette réflexion implique de considérer la disponibilité de la ressource, et l'âge des pollinisateurs : ce sont alors les niveaux 1 et 2 de structuration qui seront importants. Dans le même temps, ce même agriculteur peut s'interroger sur l'utilisation de ce même levier de l'hétérogénéité paysagère pour faire en sorte que les pollinisateurs visitent le maximum de parcelles cultivées lorsque celles-ci traversent leur fenêtre florale, et ainsi assurent un service de pollinisation qui aura un impact positif sur le rendement ? C'est alors le niveau 3 de structuration, déterminant la fenêtre florale, qui devient dès lors très important. On peut s'interroger de la même façon pour la conservation des ennemis naturels et leur capacité à assurer un service de régulation des ravageurs.

Notre objectif a été dès lors de croiser les déterminants des différents niveaux de structuration spatio-temporelle, en combinant avec des scénarios basés sur les capacités de dispersion des auxiliaires, pour évaluer et quantifier les occurrences des interactions entre auxiliaires et leur environnement, puis les retraduire en termes de conservation des auxiliaires d'une part, et en impact sur les services et le rendement des cultures d'autre part. L'utilisation d'un tel cadre conceptuel nous permet d'intégrer de façon originale plusieurs aspects. Tout d'abord, nous sommes en mesure dans cette démarche de dépasser une opposition binaire entre deux types d'habitats, cultivés et semi-naturels, pour considérer le rôle d'une diversité de couverts végétaux qui composeront autant de ressources potentiellement distinctes (en nature, en dynamique...) pour les auxiliaires. La structuration temporelle que nous appliquons à différents niveaux (aux auxiliaires, aux habitats-ressources, aux habitats nécessitant des services), nous autorise aussi à distinguer plusieurs échelles de temps et de dynamiques, aussi bien en intra-annuelle qu'en inter-annuelle. L'échelle inter-annuelle nous semble encore rarement considérée, y compris en modélisation, pour explorer l'effet de la complémentarité des habitats sur la dynamique des auxiliaires et de la provision des services. Enfin, ce cadre conceptuel nous permet de coupler plusieurs approches écologiques : écologie du paysage, caractère trophique de l'exploitation des ressources par les auxiliaires, écophysiologicals au travers du croisement des structures spatio-temporelles avec les occurrences des interactions écologiques entre organismes.

Une dernière originalité que nous autorise ce cadre conceptuel réside dans la possibilité de réfléchir aux relations que peuvent entretenir les services de pollinisation et de régulation

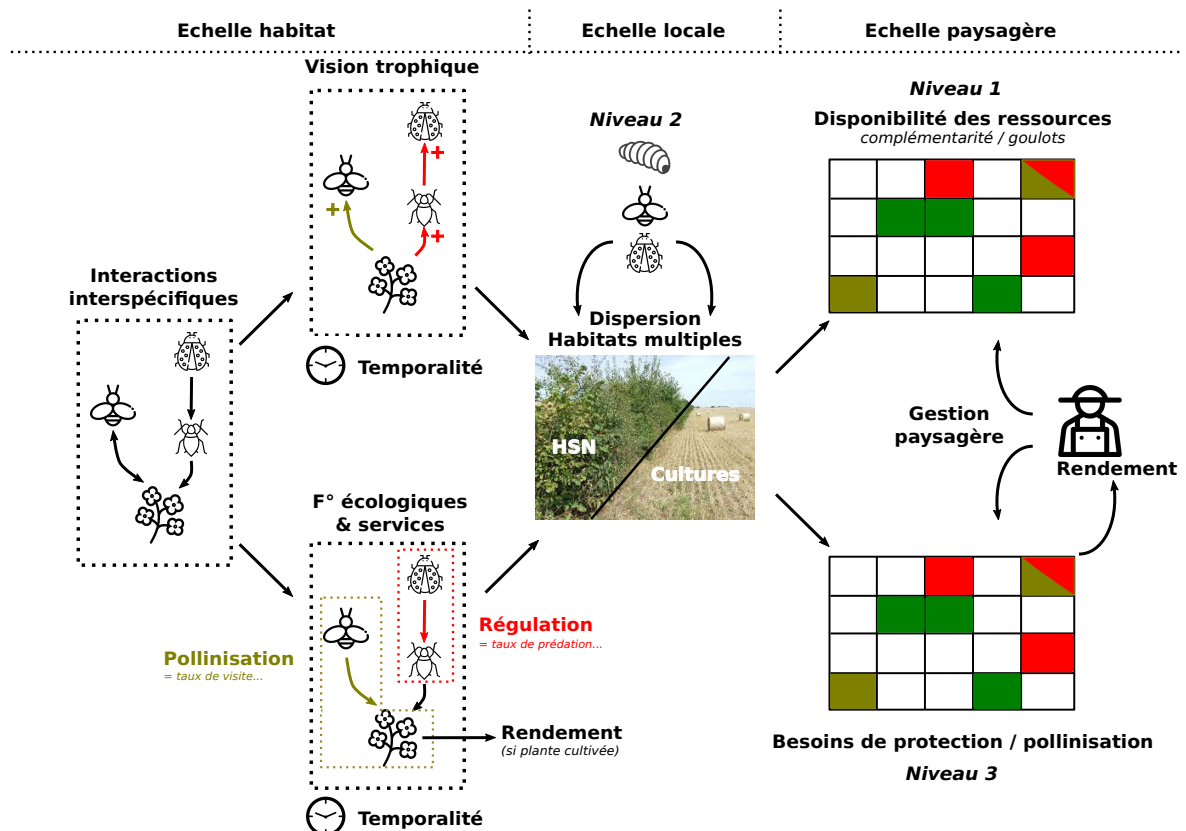


FIGURE 1.4 – Cadre conceptuel figurant les différents niveaux de structuration spatiotemporelle des paysages. Le niveau 1 figure la mosaïque de ressources exploitée par les auxiliaires, le niveau 2 la distribution des auxiliaires en âge (selon les différents stades, larve, juvénile ou adulte) et dans l'espace, autorisée par leurs traits d'histoire de vie et notamment la dispersion, tandis que le niveau 3 représente la mosaïque des besoins des cultures en matière de services de pollinisation et de régulation des ravageurs. En décidant de l'usage des terres, les agriculteurs contribuent à façonner les mosaïques de ressources disponibles pour les auxiliaires, comme celle des besoins de services à l'échelle du paysage. Au sein des habitats, les organismes (auxiliaires, ravageurs, plantes et notamment plantes cultivées) entretiennent des interactions écologiques, à la source des dynamiques consommateurs-ressources, et également des fonctions écologiques qui produiront les services de pollinisation et de régulation des ravageurs. La temporalité des interactions est essentielle quant à leurs impacts écophysologiques.

des ravageurs. En effet, les services écosystémiques ne sont pas nécessairement indépendants entre eux mais peuvent entretenir entre eux des relations découlant des processus écologiques qui les sous-tendent (Bennett et al. [2009]). Malgré l'importance de ces deux services vis-à-vis du rôle joué par la biodiversité pour la production agricole, ils demeurent pourtant encore largement étudiés isolément, et les données disponibles sur des terrains d'expérimentation communs restent limitées (Shackelford et al. [2013]). Certains travaux de la littérature montrent cependant que la provision de ces deux services, ainsi que leurs impacts respectifs sur le rendement des plantes cultivées, ne sont pas nécessairement indépendants. Comme la structure paysagère affecte aussi bien les communautés de pollinisateurs que celles des ennemis naturels, et par voie de conséquence les niveaux des deux services associés, il convient donc de s'interroger si une même structure paysagère pourrait être favorable aux deux services conjointement. De surcroît, on montre que ces deux services peuvent voir leurs effets interagir pour influencer le rendement (Lundin et al. [2012]; Sutter and Albrecht [2016]). Ainsi pour certaines espèces cultivées, bénéficier de niveaux élevés de pollinisation et de régulation des ravageurs pourrait conduire à un effet sur le rendement supérieur à la simple somme des effets de chacun des deux services considérés isolément. Piloter un seul service ou piloter ces deux services dans une perspective d'intensification écologique, avec pour critère le rendement, relève donc de deux questions potentiellement différentes et il conviendra de s'assurer que les plantes cultivées bénéficient bien conjointement des niveaux adéquats pour leur pollinisation et la régulation, et ceci selon la nature des relations entre ces deux services. Le cadre conceptuel adopté permet ainsi, de façon originale, d'intégrer ces différentes formes de relations entre les deux services.

En structurant à différents niveaux l'hétérogénéité du paysage agricole, ce cadre conceptuel permet de modéliser les modes de perception et d'exploitation de la mosaïque de ressources par les pollinisateurs d'une part, et les ennemis naturels d'autre part. En faisant varier les différents niveaux de structuration spatio-temporelle ou les valeurs des traits d'histoire de vie, il est possible de tester si les différences dans les cycles de vie, les besoins et les traits d'histoire de vie peuvent malgré tout être conciliées dans une même structure paysagère qui offrirait conjointement les ressources nécessaires aux deux types d'auxiliaires ou si, au contraire, il existe des phénomènes de compétition ou d'antagonismes. De plus, en considérant explicitement les interactions écologiques entre plantes cultivées et auxiliaires et leurs effets sur le rendement, ce cadre permet aussi de tenir compte des effets d'interaction entre pollinisation et régulation de l'impact des ravageurs, qui se traduisent au travers de l'écophysiologie de la plante cultivée. Il autorise ainsi à tester l'influence de cette interaction entre services sur le rendement, selon la forme de cette interaction, et ceci en lien avec l'effet de la structure spatio-temporelle.

Pour résumer, le cadre conceptuel autour de la relation entre structure paysagère et provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, nous permet de tester l'importance de différents mécanismes impliqués dans cette relation. Cet enjeu peut considérer les services pris indépendamment, mais aussi en envisageant quelles pourraient être les relations entre services de pollinisation et de régulation des ravageurs, et comment ces relations pourraient à leur tour, dans une perspective d'intensification écologique, influencer

celle qui relie structure paysagère, provision des services et production du rendement.

Méthodologie développée. Nous avons choisi de mettre en place une approche *in silico* pour tester l'influence et les conséquences de la structure spatio-temporelle des ressources dans le paysage associée à des traits de vie des organismes. Il s'agit d'une modélisation mécaniste, afin de mieux comprendre le rôle de chaque processus et de leurs interactions sur les régulations biologiques dans les paysages. Il existe dans la littérature quelques modèles s'intéressant à certains des processus que nous voulons étudier (Alexandridis et al. [2020]; Häussler et al. [2017]; Robert Addis [2017]; Nicholson et al. [2019]). Notre originalité est de proposer une approche intégrée, en cela que nous nous considérons aussi bien les mécanismes étudiés en écologie du paysage (proportion et répartition des ressources), les traits d'histoire de vie (dispersion, mortalité), et les interactions écologiques entre organismes (consommateur-ressource, pollinisation) et leurs conséquences écophysiological, le tout dans une perspective multi-services (pollinisation et régulation des ravageurs, et rendement des cultures) et en considérant une diversité d'habitats (semi-naturels ou cultivés). Les modèles mécanistes permettent de dépasser certaines des difficultés rencontrées par les expérimentations s'intéressant à ces questions, que ce soit sur le plan de la reproductibilité, de la possibilité d'isoler différents facteurs, de la généralisation des connaissances produites, ou encore de la praticabilité lorsque l'on considère des échelles spatiales et temporelles aussi vastes (échelle paysagère, dynamiques interannuelles, imbrication de différentes échelles spatio-temporelles...). Ils permettent d'alimenter les approches expérimentales et de terrain, pour circonscrire les hypothèses tout en renforçant le cadre conceptuel dans lequel elles s'inscrivent.

Nous avons choisi pour cela d'utiliser une modélisation multi-agents et spatialement explicite. Ce type de modélisation permet de faire le lien entre les comportements individuels des agents et l'environnement dans lequel ils se trouvent. Cet environnement influence les comportements et l'état des agents, selon les propriétés de ces derniers, et réciproquement les agents peuvent également modifier l'état de cet environnement. Cette modélisation nous est apparue particulièrement adaptée car elle permet de simuler explicitement les processus que nous avons jugé importants d'intégrer dans notre cadre conceptuel. La mosaïque des habitats ainsi que les auxiliaires (les agents) sont explicités et peuvent être qualifiés selon une structure spatio-temporelle spécifique selon le type d'habitat et d'agent. Les agents peuvent être aussi dotés d'attributs pour simuler leurs traits d'histoire de vie, et ainsi déterminer leurs comportements. Enfin, le principe même de ces modèles qui repose sur la réciprocité d'influence entre les agents et leur environnement, permet de simuler relativement aisément les interactions écologiques entre les agents et avec les organismes présents dans leur environnement. Le modèle, considère un paysage agricole comme une mosaïque d'habitats représentées par des cellules. Ces cellules sont végétalisées et potentiellement occupées par des organismes autres que des auxiliaires pollinisateurs ou ennemis naturels, comme par exemple des ravageurs. Selon la nature des couverts végétaux, ces habitats peuvent être de deux types, cultivés ou semi-naturels, avec potentiellement une diversité d'habitats pour chaque type, également caractérisés par une dynamique propre. Ces habitats abritent des ressources que cherchent à exploiter les pollinisateurs et les ennemis naturels, ici modélisés explicitement sous la forme d'agents. Afin d'appuyer notre modélisation et notre calibration sur des cas-types, nous avons

choisi de considérer des pollinisateurs sociaux (par exemple des espèces sociales d'abeilles sauvages, ou des bourdons) et des ennemis naturels prédateurs d'arthropodes (par exemple des coccinelles). Pour ces deux types d'auxiliaires, nous avons modélisé un cycle de vie simplifié, avec deux stades, juvéniles et adultes, caractérisés par deux principaux besoins : des ressources alimentaires, qui permettent d'obtenir l'énergie nécessaire à la reproduction, et des lieux d'hivernage, qui conditionnent la survie inter-annuelle. Par simplification, nous avons considéré que pendant la phase d'hivernage, les auxiliaires trouvaient refuge dans les habitats semi-naturels, où les conditions sont plus propices que dans les habitats cultivés. Ces derniers sont en revanche la principale source de nourriture pendant la saison culturale, en raison de l'abondance florale et de proies dans ce milieu, et les auxiliaires recoloniseront donc chaque année la matrice cultivée à partir de leurs refuges trouvés dans les habitats semi-naturels. Pollinisateurs et ennemis naturels se trouveront différenciés selon leurs traits d'histoire de vie, qui vont conditionner l'expression de leurs besoins, mais aussi leur capacité à exploiter le paysage et ses ressources, notamment via leurs déplacements. A chaque instant, ces auxiliaires sont localisés et peuvent interagir entre eux, ou avec leur environnement dans l'habitat où ils se trouvent. Ces interactions écologiques transforment l'environnement dans l'habitat où elles se produisent. Par exemple lorsque les auxiliaires interagissent avec les plantes cultivées de l'habitat cultivé, ces interactions peuvent donner lieu à des fonctions écologiques de pollinisation ou de régulation, qui à leur tour pourront produire des services et influencer le rendement. Réciproquement, ces interactions pourront aussi modifier l'état des agents, notamment au travers de processus de natalité et de mortalité. Outre les originalités déjà décrites dans le cadre conceptuel et intégrées dans notre modèle, ce dernier simule à la fois une dynamique intra-annuelle pendant la saison de cultures, et une dynamique inter-annuelle, ces deux pas de temps étant rarement pris en compte dans une même modélisation.

1.4 Plan de la thèse

Après cette introduction, ma thèse est structurée avec quatre chapitres qui sont suivis par une discussion générale. Dans le premier chapitre j'ai réalisé une revue de la littérature scientifique afin de conceptualiser les mécanismes à l'origine de relations entre les processus de production des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, dans les agroécosystèmes. En effet, alors que ces relations sont encore souvent ignorées pour le pilotage des services, elles peuvent pourtant aboutir à des synergies ou des compromis selon les situations. Afin d'être en mesure de nous placer dans une perspective de pilotage multi-services, cette revue de la littérature fait le point sur l'état des connaissances sur les relations et les mécanismes qui les produisent, notamment dans le cadre d'une gestion des paysages des agroécosystèmes. Certains des mécanismes identifiés ont ensuite été intégrés à notre modèle dans le chapitre 4, qui s'intéresse justement à la conception de paysages favorables conjointement aux deux services.

Les trois chapitres suivants présentent nos modèles basés sur notre cadre conceptuel, pour explorer les relations entre structure paysagère et la provision des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, ainsi que leurs impacts sur le rendement.

Les chapitres 2 et 3 de la thèse se concentrent sur l'étude du service de régulation des ravageurs. Le chapitre 2 présente en détail les principes de la modélisation et leur correspondance avec notre vision trophique spatio-temporelle du paysage. En ne travaillant que sur un seul service, ce chapitre permet de travailler le premier volet de nos questions de recherche, à savoir l'interaction entre les différents niveaux de structurations spatio-temporelles de la mosaïque paysagère, des traits d'histoire de vie des auxiliaires, et des interactions écologiques entre organismes, pour expliquer les patrons de la provision du service de régulation du ravageur et de son impact sur le rendement. De plus, ce chapitre considère une structure spatio-temporelle des habitats simplifiée, dans la mesure où sont considérés seulement des habitats semi-naturels et un seul type de cultures. Ce chapitre se concentre donc sur les habitats semi-naturels comme levier agroécologique.

Le chapitre 3 rajoute un niveau de complexité à la mosaïque paysagère et à sa structuration spatio-temporelle, en considérant une diversité d'habitats cultivés, correspondant à des espèces cultivées différentes. Chaque culture est caractérisée par des propriétés différentes qui vont affecter la structure des ressources offertes aux ennemis naturels, comme celle des besoins en termes de services de régulation pour les plantes cultivées. Par exemple, les différentes espèces cultivées pourront être attaquées par des ravageurs à des moments distincts durant la saison des cultures, conditionnant la fenêtre de ressources des ennemis naturels. De même les courbes de réponse de l'impact des ravageurs sur le rendement pourront dépendre de la nature de l'espèce cultivée, définissant temporellement le besoin des plantes en termes de régulation des ravageurs. Ce chapitre rajoute donc la diversité des cultures en tant que second levier agroécologique.

Le chapitre 4 introduit le pilotage multi-services. Il ajoute et relie au modèle de régulation des ravageurs, utilisé dans les deux précédents chapitres, un modèle de pollinisation qui s'appuie lui aussi sur le même cadre conceptuel et les mêmes principes de modélisation. Ce nouveau modèle vise ainsi à s'attaquer au second volet de nos questions de recherche, à savoir le pilotage multi-services. A partir de notre cadre conceptuel, nous envisagerons : i) s'il est possible d'identifier des paysages favorables à la provision conjointe des deux services, avec un impact positif et optimisé sur le rendement des cultures et, ii) comment les différentes relations qu'il est possible d'envisager entre les deux services, et que nous avons établies au travers du premier chapitre, peuvent moduler la structure de ces paysages.

Enfin, je discute en conclusion les principaux résultats obtenus, dans une perspective plus globale, afin de s'interroger sur les contours et limites des connaissances établies.

1.5 Références

Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N., Tschumi, M., Blaauw, B., Bommarco, R., Campbell, A., Dainese, M., Drummond, F., Entling, M., Ganser, D., Groot, A. D., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D., Loeb, G., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S., Potts, S., f, M. R., as, H. S., Sciligo, A., Thies, C., Tscharntke, T., Venturini, E., Veromann,

- E., Vollhardt, I., ckers, F. W., Ward, K., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., and Sutter, L. (2020). Global synthesis of the effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield. *Ecology Letters*. type : dataset. 13, 14, 15
- Alexandridis, N., Marion, G., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Ekroos, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Meyer, C., O'Rourke, M. E., Pontarp, M., Poveda, K., Seppelt, R., Smith, H. G., Martin, E. A., and Clough, Y. (2020). A review of models of natural pest control : toward predictions across agricultural landscapes. 27
- Bengtsson, J. (2015). Biological control as an ecosystem service : partitioning contributions of nature and human inputs to yield : Ecosystem services and human inputs. *Ecological Entomology*, 40 :45–55. 5
- Bennett, E. M., Peterson, G. D., and Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services : Relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12(12) :1394–1404. 17, 26
- Benton, T. G., Vickery, J. A., and Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4) :182–188. 18
- Berthet, E. T., Bretagnolle, V., Lavorel, S., Sabatier, R., Tichit, M., and Segrestin, B. (2019). Applying ecological knowledge to the innovative design of sustainable agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 56(1) :44–51. 16
- Bianchi, F., Booij, C., and Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1595) :1715–1727. 20
- Bianchi, F. J. J. A., Schellhorn, N. A., Buckley, Y. M., and Possingham, H. P. (2010). Spatial variability in ecosystem services : simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecological Applications*, 20(8) :2322–2333. 21
- Bommarco, R., Kleijn, D., and Potts, S. G. (2013). Ecological intensification : harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4) :230–238. 5, 2, 10, 11
- Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H., and Björkman, C. (2011). Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, 104(3) :782–791. 7, 8
- Bourguet, D. and Guillemaud, T. (2016). The Hidden and External Costs of Pesticide Use. In Lichtfouse, E., editor, *Sustainable Agriculture Reviews*, volume 19, pages 35–120. Springer International Publishing, Cham. 5
- Breeze, T., Bailey, A., Balcombe, K., and Potts, S. (2011). Pollination services in the UK : How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142(3-4) :137–143. 5
- Button, L. and Elle, E. (2014). Wild bumble bees reduce pollination deficits in a crop mostly visited by managed honey bees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 197 :255–263. 7

- Calkins, C. O. and Faust, R. J. (2003). Overview of areawide programs and the program for suppression of codling moth in the western USA directed by the United States Department of Agriculture?Agricultural Research Service. *Pest Management Science*, 59(6-7) :601–604. 17
- 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., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., and Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401) :59–67. 2, 7
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9) :922–932. 5. 3, 20
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., and van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630) :253–260. 6
- Culliney, T. W. (2014). Crop Losses to Arthropods. In Pimentel, D. and Peshin, R., editors, *Integrated Pest Management*, pages 201–225. Springer Netherlands, Dordrecht. 4
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tscharrntke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A., Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 15
- Dominik, C., Seppelt, R., Horgan, F. G., Settele, J., and Václavík, T. (2018). Landscape composition, configuration, and trophic interactions shape arthropod communities in rice agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 55(5) :2461–2472. 21
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., and Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1) :169. 19

- Elliott, N. C., Onstad, D., and Brewer, M. J. (2008). History and ecological basis for areawide pest management. In *Areawide pest management : theory and implementation*, pages 15–33. 17
- 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. *Ecology Letters*, 14(2) :101–112. 19
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., and Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68(3) :810–821. 6
- Garratt, M. P. D., Truslove, L., Coston, D., Evans, R., Moss, E., Dodson, C., Jenner, N., Biesmeijer, J., and Potts, S. (2013). Pollination deficits in UK apple orchards. *Journal of Pollination Ecology*, 12(0). Number : 0. 7, 9
- Green, R. E. (2005). Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, 307(5709) :550–555. 7
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10) :e0185809. 6
- Heimpel, G. E. and Mills, N. J. (2017). *Biological Control : Ecology and Applications*. Cambridge University Press. 5
- Holland, J. M., Douma, J. C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D. R., and Smith, B. M. (2017). Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(4). 5. 13, 14
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., and Tscharntke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79(2) :491–500. 21
- Häussler, J., Sahlin, U., Baey, C., Smith, H. G., and Clough, Y. (2017). Pollinator population size and pollination ecosystem service responses to enhancing floral and nesting resources. *Ecology and Evolution*, 7(6) :1898–1908. 27
- IPBES (2019). IPBES (2019) : Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Technical report, IPBES secretariat, Bonn, Germany. 2, 6
- Kaplan, I. (2012). Attracting carnivorous arthropods with plant volatiles : The future of biocontrol or playing with fire? *Biological Control*, 60(2) :77–89. 18
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O’Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tscharntke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M.,

- Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., , R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huseth, A. S., Inclán, D. J., Ingrao, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Landis, D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O’Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plečáš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5? 3, 14, 20, 21
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Kremen, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B. F., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., and Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5) :584–599. 20
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., and van der Putten, W. H. (2018). Ecological Intensification : Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends in Ecology & Evolution*. 14
- 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. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 274(1608) :303–313. 3, 4
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree,

- R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M., Regetz, J., and Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10(4) :299–314. 16, 17
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., and Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service : crop pollination by native bee communities in California : Area requirements for pollination services to crops. *Ecology Letters*, 7(11) :1109–1119. 3, 19
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18 :1–12. 5. 3, 17
- Landis, D. A., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1) :175–201. 13, 19
- Lichtsteiner, S. and Oehen, B. (2015). Apiculture et agriculture : entre dépendance et divergences. *Recherche Agronomique Suisse*, 6 :278–285. 5
- Loi n° 2014-1170 du 13 octobre 2014 d’avenir pour l’agriculture, l. e. l. f. (2014). LOI n° 2014-1170 du 13 octobre 2014 d’avenir pour l’agriculture, l’alimentation et la forêt. 2, 10
- Losey, J. E. and Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56(4) :311. 6
- 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. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1753) :20122243–20122243. 5. 26
- Lévêque, A. and Cerisier-Auger, A. (2018). Biodiversité - Les chiffres clés - Edition 2018. Technical report, CGDD. 6
- Mazoyer, M. and Roudart, L. (2002). *Histoire des agricultures du monde : du néolithique à la crise contemporaine*. Seuil edition. 2, 6
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M., and Gonzalez, A. (2013). Linking Landscape Connectivity and Ecosystem Service Provision : Current Knowledge and Research Gaps. *Ecosystems*, 16(5) :894–908. 16
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M., and Gonzalez, A. (2015). Strong and nonlinear effects of fragmentation on ecosystem service provision at multiple scales. *Environmental Research Letters*, 10(9) :094014. 16
- Nicholson, C. C., Ricketts, T. H., Koh, I., Smith, H. G., Lonsdorf, E., and Olsson, O. (2019). Flowering resources distract pollinators from crops : model predictions from landscape simulations. *Journal of Applied Ecology*. 27

- Nilsson, L., Clough, Y., Smith, H. G., Alkan Olsson, J., Brady, M. V., Hristov, J., Olsson, P., Skantze, K., Ståhlberg, D., and Dänhardt, J. (2019). A suboptimal array of options erodes the value of CAP ecological focus areas. *Land Use Policy*, 85 :407–418. 10
- Noriega, J. A., Hortal, J., Azcárate, F. M., Berg, M. P., Bonada, N., Briones, M. J. I., Del Toro, I., Goulson, D., Ibanez, S., Landis, D. A., Moretti, M., Potts, S. G., Slade, E. M., Stout, J. C., Ulyshen, M. D., Wackers, F. L., Woodcock, B. A., and Santos, A. M. C. (2017). Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology*. 5
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01) :31. 3, 4
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., and Bretagnolle, V. (2018). Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 266 :39–48. 5
- Plečáš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N., Tomanović, , Thies, C., Tschardtke, T., and Četković, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 183 :1–10. 21
- Prost, L., Berthet, E. T. A., Cerf, M., Jeuffroy, M.-H., Labatut, J., and Meynard, J.-M. (2017). Innovative design for agriculture in the move towards sustainability : scientific challenges. *Research in Engineering Design*, 28(1) :119–129. 4. 16
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132(5) :652–661. 13
- Reilly, J. R., Artz, D. R., Biddinger, D., Bobiwash, K., Boyle, N. K., Brittain, C., Brokaw, J., Campbell, J. W., Daniels, J., Elle, E., Ellis, J. D., Fleischer, S. J., Gibbs, J., Gillespie, R. L., Gundersen, K. B., Gut, L., Hoffman, G., Joshi, N., Lundin, O., Mason, K., McGrady, C. M., Peterson, S. S., Pitts-Singer, T. L., Rao, S., Rothwell, N., Rowe, L., Ward, K. L., Williams, N. M., Wilson, J. K., Isaacs, R., and Winfree, R. (2020). Crop production in the USA is frequently limited by a lack of pollinators. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 287(1931) :20200922. 7
- Ridley, A. W., Hereward, J. P., Daghish, G. J., Raghu, S., Collins, P. J., and Walter, G. H. (2011). The spatiotemporal dynamics of *Tribolium castaneum* (Herbst) : adult flight and gene flow : MOVEMENT OF *TRIBOLIUM CASTANEUM* (HERBST). *Molecular Ecology*, 20(8) :1635–1646. 18
- Robert Addis, C. (2017). *Causes and Consequences of Movement : the Interaction between Foraging and Landscape Patterns*. PhD thesis, The University of Texas, Austin. 27
- Sarukhan, J. e. ., Whyte, A. e. ., Hassan, R. e. ., Scholes, R. e. ., Ash, N. e. ., Carpenter, S. T. e. ., Pingali, P. L. e. ., Bennett, E. M. e. ., Zurek, M. B. e. ., Chopra, K. e. ., Leemans, R. e. ., Kimar, P. e. ., Simons, H. e. ., Capistrano, D. e. ., Samper, C. K. e. ., Lee, M. J. e. ., and Raudsepp-Hearne, C. e. . (2005). *Millenium Ecosystem Assessment : Ecosystems and human well-being*. Island Press. 5

- Schaller, N. (2013). L'agroécologie : des définitions variées, des principes communs. Technical Report 59, Centre d'analyse et de prospective. 10, 11
- 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. *Biological Reviews*, 88(4) :1002–1021. 5. 13, 15, 19, 20, 26
- Sharma, S., Kooner, R., and Arora, R. (2017). Insect Pests and Crop Losses. pages 45–66. Springer Singapore. 4
- Sirami, C., Gross, N., Baillo, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X. O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J. A., Ricarte, A., Marcos-Garcia, M., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tschardtke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., and Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33) :16442–16447. 21
- Steingröver, E. G., Geertsema, W., and Wingerden, W. K. R. E. v. (2010). Designing agricultural landscapes for natural pest control : a transdisciplinary approach in the Hoeksche Waard (The Netherlands). *Landscape Ecology*, 25(6) :825–838. 17
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C., Snoo, G., and Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63(4) :337–365. 6
- Storkey, J., Meyer, S., Still, K. S., and Leuschner, C. (2012). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1732) :1421–1429. 6
- Sutter, L. and Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services : florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1824) :20152529. 5. 26
- Sánchez-Bayo, F. and Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232 :8–27. 6
- Thies, C. and Tschardtke, T. (1999). Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science*, 285(5429) :893–895. 19
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., and Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50) :20260–20264. 7
- Tschardtke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E. A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T. D.,

- O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J. A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T. C., Wratten, S., and Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*. 14
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8) :857–874. 18, 19
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., de Ruiter, P. C., van der Putten, W. H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F. T., Bardgett, R. D., Brady, M. V., Bjornlund, L., Jørgensen, H. B., Christensen, S., Hertefeldt, T. D., Hotes, S., Gera Hol, W., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S. R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., and Hedlund, K. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*, 21(2) :973–985. 6
- Vacher, C., Bourguet, D., Rousset, F., Chevillon, C., and Hochberg, M. E. (2003). Modelling the spatial configuration of refuges for a sustainable control of pests : a case study of Bt cotton : Spatial configuration of refuges for a sustainable control of pests. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(3) :378–387. 17
- Vanbergen, A. J., Aizen, M. A., Cordeau, S., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Kovács-Hostyánszki, A., Lecuyer, L., Ngo, H. T., Potts, S. G., Settele, J., Skrimizea, E., and Young, J. C. (2020). Transformation of agricultural landscapes in the Anthropocene : Nature's contributions to people, agriculture and food security. In *Advances in Ecological Research*, volume 63, pages 193–253. Elsevier. 2
- Vandermeer, J. (2011). *The Ecology of Agroecosystems*. Jones & Bartlett Publishers. 2
- 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? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166(Supplement C) :3–14. 21
- Vialatte, A., Barnaud, C., Blanco, J., Ouin, A., Choisis, J.-P., Andrieu, E., Sheeren, D., Ladet, S., Deconchat, M., Clément, F., Esquerré, D., and Sirami, C. (2019). A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*. 17
- Visser, Wiegand, Grimm, and Johst (2009). Conservation Biocontrol in Fragmented Landscapes : Persistence and Parasitism in a Host-Parasitoid Model. *The Open Ecology Journal*, 2. 5? 21
- Wezel, A., Soboksa, G., McClelland, S., Delespesse, F., and Boissau, A. (2015). The blurred boundaries of ecological, sustainable, and agroecological intensification : a review. *Agro-nomy for Sustainable Development*, 35(4) :1283–1295. 11
- Wiktionnaire (2021). agriculture. 2

Wouw, M. v. d., Kik, C., Hintum, T. v., Treuren, R. v., and Visser, B. (2010). Genetic erosion in crops : concept, research results and challenges. *Plant Genetic Resources*, 8(1) :1–15. Publisher : Cambridge University Press. 6

Wratten, S. D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., and Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement : Benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 159 :112–122. 13

Chapitre 1

Understanding the relationships sustained by pollination and pest control services in agroecosystems

Sommaire

2.1	Résumé	40
2.2	Introduction	41
2.3	Design of the reviewing process	43
2.4	Description of the corpus	44
2.5	Three pathways underlying relationships between pollination and pest control services	48
2.5.1	External drivers with shared influences on both pollination and pest control	48
2.5.2	Multiple activities of arthropods result in multiple influences on pollination and pest control	51
2.5.3	The internal crop plant response to the interplay of pollination and pest control	53
2.6	Discussion	57
2.6.1	Assessing matches between needs and service's provision	57
2.6.2	Design and implement practices that will enhance both pollination and pest control	59
2.6.3	Reconciling the management of pollination and pest control services	60
2.7	Conclusion	61
2.8	Références	61

2.1 Résumé

Comme nous l'avons vu en introduction, les services écosystémiques de pollinisation et de régulation des ravageurs par les arthropodes jouent un rôle important dans l'activité de production agricole. Ces deux services font l'objet d'une abondante littérature en écologie appliquée aux milieux agricoles, particulièrement depuis une vingtaine d'années (Therond et al. [2017]). Ces études s'intéressent notamment aux déterminants de la provision de ces services, ainsi qu'à la forme de la relation entre leur provision et des indicateurs de performance de la production, tels que le rendement (*e.g.* Thies and Tschardtke [1999]; Kremen et al. [2004]). Leur objectif est généralement d'identifier et proposer des pratiques à intégrer aux systèmes de production en vue de protéger ces services, d'assurer voire améliorer leur provision, et ainsi exercer une influence positive sur les performances de ces systèmes. Néanmoins, ces études se concentrent généralement sur un seul des deux services, et relativement peu d'entre elles examinent comment ces services sont co-produits dans les agroécosystèmes. Pourtant, les services écosystémiques ne sont pas nécessairement indépendants entre eux quant à leur fonctionnement (Bennett et al. [2009]). En particulier les services de pollinisation et de régulation des ravageurs par les arthropodes reposent sur des organismes issus des mêmes communautés ou de communautés proches, et leurs fonctionnements présentent certaines similitudes (Kremen et al. [2007]). Dans un objectif de conception de systèmes de pratiques visant à piloter et améliorer la provision de ces deux services pour favoriser la production, il est ainsi important de pouvoir tenir compte des relations ou interactions qui peuvent avoir lieu entre ces deux services.

Dans ce chapitre, nous avons réalisé une revue de la littérature scientifique, afin de collecter les articles traitant de ces deux services conjointement, pollinisation et régulation des ravageurs par les arthropodes, dans les espaces cultivés. L'analyse de ce corpus nous a permis d'établir une typologie des relations entre ces deux services, telles qu'elles sont considérées dans la littérature. Trois grands types de relations ont ainsi été identifiés, reposant sur des mécanismes distincts, mais dont l'effort d'investigation est variable. Tout d'abord, les provisions de ces deux services peuvent être corrélées entre elles, car modulées par des facteurs d'influence communs. C'est par exemple le fait de certaines pratiques, comme le travail du sol ou la gestion des habitats semi-naturels qui entourent les parcelles agricoles, et exercent généralement une influence aussi bien sur les communautés de pollinisateurs que d'ennemis naturels des ravageurs. Un second type de relation provient de l'activité des organismes auxiliaires eux-mêmes. Certains arthropodes sont ainsi impliqués dans les processus à la source à la fois des services de pollinisation et de régulation des ravageurs, avec des influences qui peuvent être aussi bien antagonistes que synergiques. Par exemple les syrphes jouent un double rôle positif, en contribuant à la pollinisation (ils sont très efficaces dans le cas du colza par exemple) et à la régulation des ravageurs (en particulier des pucerons). Au contraire, certaines espèces de fourmis peuvent jouer un rôle plus trouble, en contribuant pour une même plante cultivée aussi bien à sa pollinisation qu'à favoriser des attaques de ses ravageurs. Enfin, un troisième type de relation découlent des réponses des plantes cultivées exposées à ces deux services. Il a été constaté expérimentalement chez certaines espèces cultivées une interaction entre pollinisation et régulation des ravageurs, qui s'exprime au travers d'indicateurs

tels que le rendement. Ainsi, la contribution d'un des deux services au rendement pourra dépendre du niveau d'exposition de la plante à l'autre service. Ces interactions surgissent via les processus physiologiques de la plante, qui connectent les deux services. Par exemple, une plante protégée des ravageurs pourra potentiellement consacrer une énergie plus importante à la reproduction, et produire plus d'ovules fécondables, qui pourront bénéficier de niveaux de pollinisation plus élevés, conduisant à un effet synergique entre régulation et pollinisation sur le rendement.

Ces trois types de relations peuvent jouer simultanément dans un agroécosystème donné, et il convient donc de les prendre en compte lors de la conception d'une stratégie visant à maintenir un certain niveau de rendement en s'appuyant sur le pilotage de ces deux services. Les effets sur ce dernier sont rarement mesurés, mais plusieurs exemples font néanmoins preuve de variations importantes. Afin d'éviter des antagonismes pour préférer les synergies entre pollinisation et régulation des ravageurs, il peut être préférable selon le contexte de choisir de planter des espèces plus ou moins sujettes à des interactions, de cibler des auxiliaires arthropodes qui contribueront à des effets positifs sur les deux processus, et de recourir à des pratiques dont on vérifiera une influence conjointe positive sur les communautés ou espèces à cibler. Ces relations démontrent également la nécessité de porter un regard systémique sur le pilotage des services, car des stratégies visant un seul service pourraient finalement être contre-productives si elles génèrent par ailleurs des antagonismes. Pour les cultures à polliniser, il pourrait donc importer d'envisager non seulement l'amélioration du service de pollinisation, mais aussi de s'intéresser simultanément à l'impact du service de régulation.

2.2 Introduction

The ecological intensification of agriculture is presented by [Bommarco et al. \[2013\]](#) as an alternative approach to conventional agriculture, in order to meet the challenges of production targets while minimising the environmental impacts of current systems, in particular on biodiversity. Ecological intensification assumes that crop yields not only depend on classic production factors, notably human and external inputs (labour, energy, machinery, synthetic inputs...), but also on ecosystem services provided by the biodiversity in agroecosystems. Many of these services are provided by wild arthropods, especially insects and spiders, and in particular pollination and pest control services are two services delivered by these organisms with an important influence on crop yields for a variety of crop species ([Noriega et al. \[2017\]](#)). Thus, animal pollination is an essential or at least very important process for 87 of the major food crops ([Klein et al. \[2007\]](#)), and greater arthropod pollinator abundance and diversity have been associated with better crop yields under real field conditions ([Perrot et al. \[2018\]](#)). Regarding pest control, the value of the service delivered by insects as natural enemies has been computed on projections of losses that would accrue if these organisms were not regulating pests at their actual level, and has been estimated to be around \$13.6 billion per year, only for the US ([Losey and Vaughan \[2006\]](#)). Ensuring that these two services are provided at sufficient levels is therefore a major challenge for the agricultural community, and first and foremost for farmers.

However, arthropod pollinators and natural enemies of pests are particularly affected by the massive erosion of biodiversity in agroecosystems (Hallmann et al. [2017]; Sánchez-Bayo and Wyckhuys [2019]). This phenomenon is the result of various factors (Brondizio et al. [2019]), but the intensification of agricultural practices, and in particular the massive use of plant protection products, largely contributes to it (Ndakidemi et al. [2016]). The disappearance of arthropods questions the feasibility of an ecological intensification strategy for agriculture, as it is associated with a weakening of the ecological functions underlying pollination and pest control services (Cardinale et al. [2012]). In many situations, it appears that the provision of these two services may be in deficit, preventing maximum levels of potential yields from being achieved. This has been observed for instance in UK apple orchards where the fruit set and seed number were found to be suffering potential pollination deficits (Garratt et al. [2013]). For pest control, Oerke [2006] was estimating that nearly 20% of the crop production was lost due to animal pest damage, in absence of sufficient pest regulation. An important issue for farm management is therefore to ensure sufficient provision of these services to crops to avoid their sub-optimal levels limiting yield. To this end, strategies based on ecological intensification propose to integrate the management of services into crop production systems, and thus aim to limit the negative impacts of agricultural practices on biodiversity, to avoid negative feedbacks on crop productivity, and on the contrary to maintain or increase the levels of services beneficial to yields.

The management of arthropod services in agroecosystems, and in particular pollination and pest control, has become a major research topic over the last twenty years (Noriega et al. [2017]). This work has led to a better understanding of their functioning, and to a link between practices, the state of the communities, and the realisation of functions and services as well as their effect on yields (e.g. Kremen et al. [2007]). Greater attention has also been given to identifying agricultural practices that can support pollination or pest regulation services (e.g. Ramsden et al. [2015]; Albrecht et al. [2020]). However, the two services are still generally considered and studied in isolation rather than conjointly. At first sight, the principle of ecological intensification assumes that yields depend on the influence of services that would function independently of each other (Bommarco et al. [2013]). This separation of services raises a number of questions. Firstly, it is necessary in most agricultural situations to have good levels of pollination and pest control together. Indeed, many crops depend on both services for their yield. Moreover, cropping systems combine in time and space crops that require these services, although at varying levels. Secondly, many ecosystem services and especially regulation services sustain relationships between each other, and their level variations, as well as their functioning and outcomes, are not totally independent (Lee and Lautenbach [2016]). Relationships arise either from shared drivers, external to the functioning of the services but having multiple influences on the provision of several of them, e.g. environmental factors and pressures, or from direct interactions due to the functioning of the services themselves (Bennett et al. [2009]). Rather than considering pollination and pest control in isolation, the desire to implement a strategy of ecological intensification requires to consider the joint management of these two services, and to examine the relationships between them in order to integrate them into the thinking on practices that will benefit to

them and to crop yields.

Relationships between pollination and pest control are expected to be frequent, as both services are produced at least partly by the same groups of arthropod species (Noriega et al. [2017]). In addition, the provision of both services in agroecosystems is based on similar ecological mechanisms, and they share, for example, similar conceptualisation and modelling formalisms (Kremen et al. [2007]). Finally, the provision of these two services involves eco-physiological processes in the crop plant, which may be interrelated (Tamburini et al. [2019]). However, we do not yet have an overview of what the scientific literature can tell us about these relationships, their mechanisms, and how best to integrate them into service management practices. A better understanding of these relationships would facilitate the production of recommendations for the implementation of an efficient ecological intensification strategy. In this article, we have reviewed research works about the joint provision of pollination and pest control services by arthropods in agroecosystems. We wanted to identify the angles from which these relationships were studied, in order to establish a typology of the different relationships according to the nature of their mechanisms. Finally, we discussed some ways to design a joint management of the two services that takes into account these relationships, and how to promote it.

2.3 Design of the reviewing process

We first performed a literature research in order to gather relevant scientific documents (articles, books...) about the relationships between pollination and pest control services provided by arthropods in agroecosystems. To do this, we have implemented a query through the scientific database of ISI Web of Science, using the following terms in our search : $TS = ["pollination" AND ("pest control" OR "biological control" OR "pest regulation") AND (relation* OR interact* OR synerg* OR antagon*) AND (agricult* OR agroec*) AND (arthropod* OR insect*)]$.

Carefully reading titles and abstracts of this first corpus, we have selected the relevant documents matching with all the following criteria : documents dealing with (i) the provision of both pollination and pest control processes or services, (ii) delivered by arthropods, (iii) in agroecosystems and at destination of crop plants. We focused on the control of arthropod crop pests, ignoring the control of weeds, fungi or pathogens. We wanted to take an agroecological perspective on agroecosystem management, which involves the reduction or even stopping pesticide use. As a consequence we considered the studies focusing on the multiple impacts of agricultural practices on pollination and pest control, but we did not include in our review the many articles we found about the negative impacts of pesticide use on pollinators and natural enemies. However, we have included in our corpus papers dealing with experiments using pesticides to mimic the effect of pest control by natural enemies. These latter experiments were designed to artificially manipulate the exposure of crop plants to pest control services, in order to test the resulting interaction with the pollination service on plant response, and therefore, they address our issue and must be included. We have also completed this corpus with articles identified through other scientific literature sources, notably Google Scholar and

Dimensions, using the same criteria. For better traceability, we have summarised this process in a PRISMA diagram (Moher [2009]) (figure 2.1).

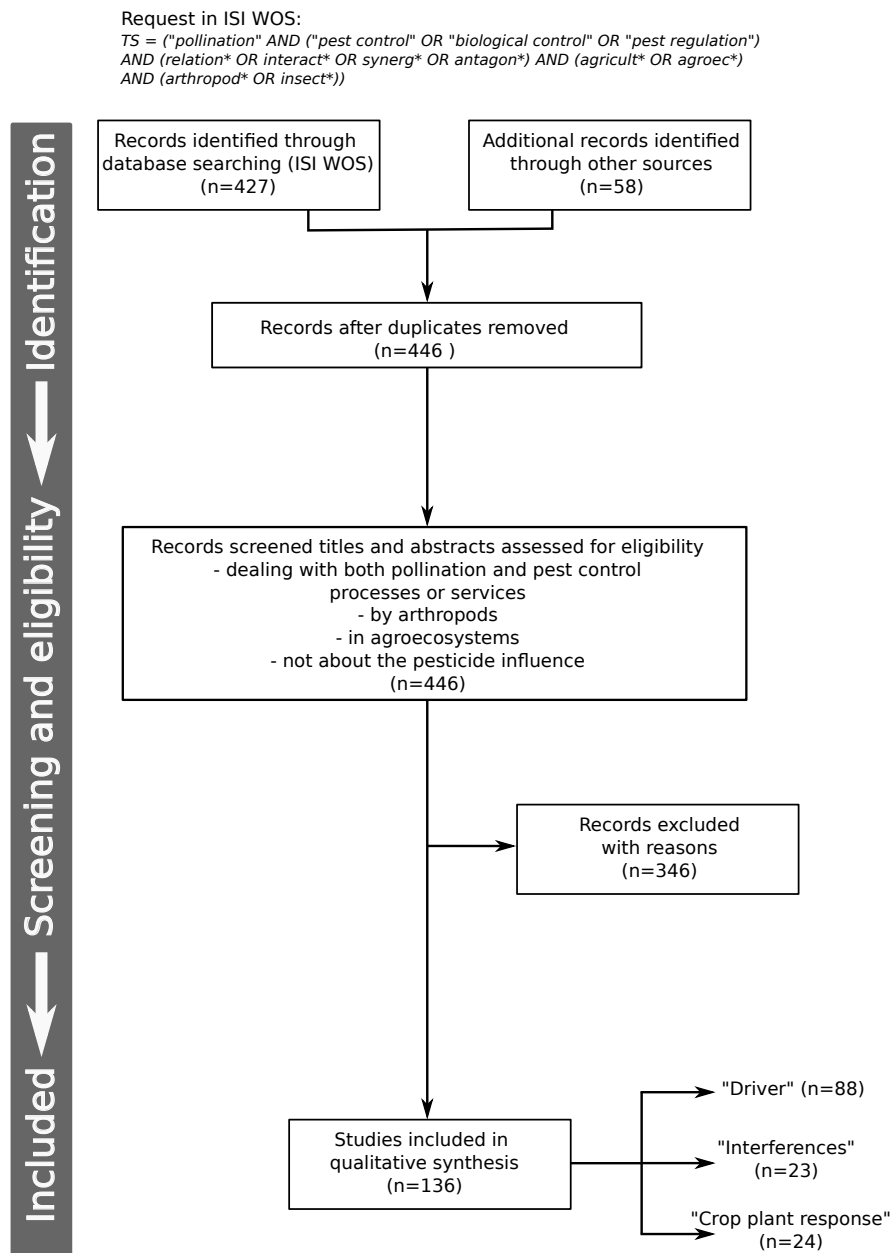


FIGURE 2.1 – PRISMA Flow diagram : the diagram depicts the successive steps for searching and selecting publications according to our research issues.

2.4 Description of the corpus

We have compiled 136 papers in our corpus, throughout the period between 1988 and 2021, following an increasing publication trend since the mid-2000s (figure 2.2). This trend can be linked to the growing importance, in the academic field, policy and media, of the concept of ecosystem service after the publication of the MEA [2005], and, concerning the agricultural sector, to the introduction of this concept in the frameworks of “agroecology” and “ecological intensification of agriculture” since the 2010s (Wezel et al. [2015]). These articles were published in 68 individual academic journals, perhaps reflecting the scattered

nature of the scientific communities interested in this issue. These journals mainly publish scientific ecology, and there is a predominance of applied ecology, whereas we find relatively few theoretical works in our corpus (see table 2.1).

TABLEAU 2.1 – List of the journals with 3 or more publications in our corpus

Journal	Number of publications
Journal of Applied Ecology	14
Agriculture, Ecosystems and Environment	7
Basic and Applied Ecology	7
Ecosphere	7
Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences	6
Biological Conservation	5
Ecology Letters	4
Agricultural and Forest Entomology	3
Ecology	3
Environmental Entomology	3
Frontiers in Plant Science	3
Insects	3
Plos One	3

Carefully reading the titles and abstracts, and the articles if necessary, we decided to group the documents of the corpus according to three main topics. The first topic deals with external but shared influencing factors for both pollination and pest control services. This is for instance studies that evaluate how agricultural practices, such as plant diversification, landscape management, fertilisation... can result in multiple effects on both pollinators, natural enemies, pests, and as a consequence on pollination in one hand, and pest control in the other hand. The entry point for these studies was the influencing factor, usually the farming practice. The second theme deals with the involvement of some arthropod species in the provision of both pollination and pest control services. In the literature, pollinators, pests and natural enemies are usually referred to as well separate categories of organisms. In reality, these boundaries are blurred as some species may belong to several categories. These arthropod species can have multiple activities, in the same time or during different stages of their life-cycle, or multiple interactions with the same or different crop plants. Because of these, these species have an effect on both pollination and pest control functions, resulting in positive effects on the services of pollination and pest control, or negative effects (disservices). The entry point for these studies was the arthropod species, and how it participates in providing both services. Finally, the third group of papers evaluated the response of crop plants to the co-exposure to pollination and pest control services, in particular to understand how yield varies with pollination and pest control levels. The entry point for these studies was the crop plant species.

It is possible to relate these three thematic groups to the typology of relationships between services proposed by [Bennett et al. \[2009\]](#) in their conceptual framework (figure 2.3). According to this framework, relationships between multiple ecosystem services arise either from i) exogenous or endogenous changes to the systems in which the services are embedded,

also called 'drivers', or either from ii) direct interactions between the services (Bennett et al. [2009]). Our understanding of this conceptual framework led us to assimilate the first group of studies, about the influences of factors such as agricultural practices, with the 'drivers' of Bennett et al. [2009]. Agricultural practices are external to the functioning of pollination and pest control services, but they can influence both the dynamics of the communities of pollinators, natural enemies and pests, as well as their activities that result in pollination and pest regulation functions. We have assimilated the other two groups to direct interactions between services, in the sense of Bennett et al. [2009], as their topics refer to relationships underpinned by mechanisms directly involving interactions between pollinators, natural enemies, pests and crops.

Our three groups of papers are not of the same size and do not follow the exact same dynamics. The largest group ($n = 88$ publications) is the one dealing with the shared drivers of pollination and pest control, and is growing quickly since the turning point of the 2010s. The second group, about the multiple roles of arthropods, is the older one being documented, but also the smallest one ($n = 23$ publications). Even if it is also growing since 2012, the publication of its articles is more distributed all along the whole corpus period. Finally, the third and last group of papers, about the crop plant responses to the co-exposure to pollination and pest control, is quite on the same size than the second group ($n = 24$ publications) but far more recent and really started to be published only after 2010.

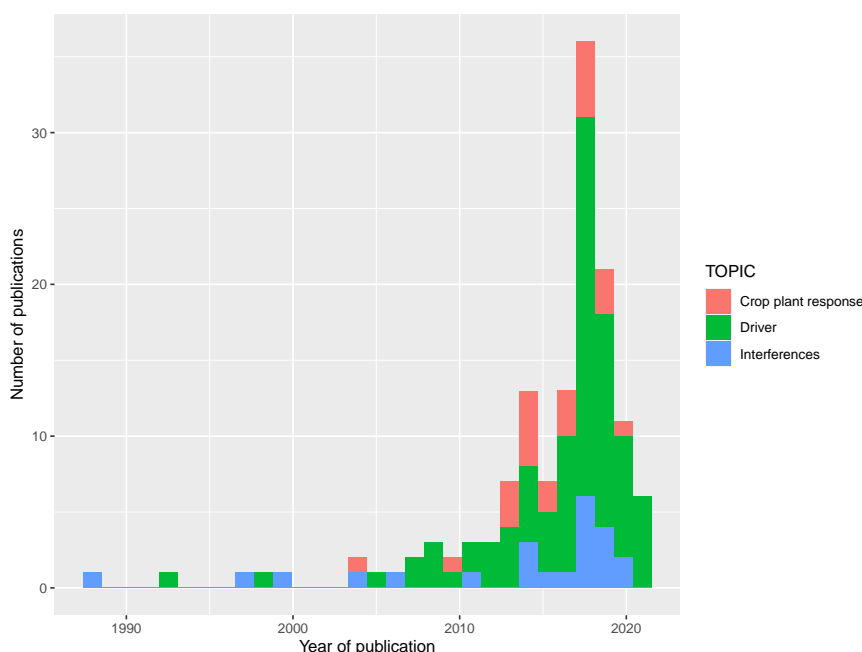


FIGURE 2.2 – Publication trends and organisation of our corpus according to the three topics / groups of studies. In our corpus, 88 publications were focused on the joint responses of pollination and pest control services to external shared drivers, in particular farming practices (Topic “Driver”, green), 23 publications were dealing with arthropod species which are involved in the provision process of the two services (Topic “Interferences”, blue), and finally 24 publications focused on the crop plant response to the variable exposure to both pollination and pest control services from arthropods (Topic “Crop plant response”, red).

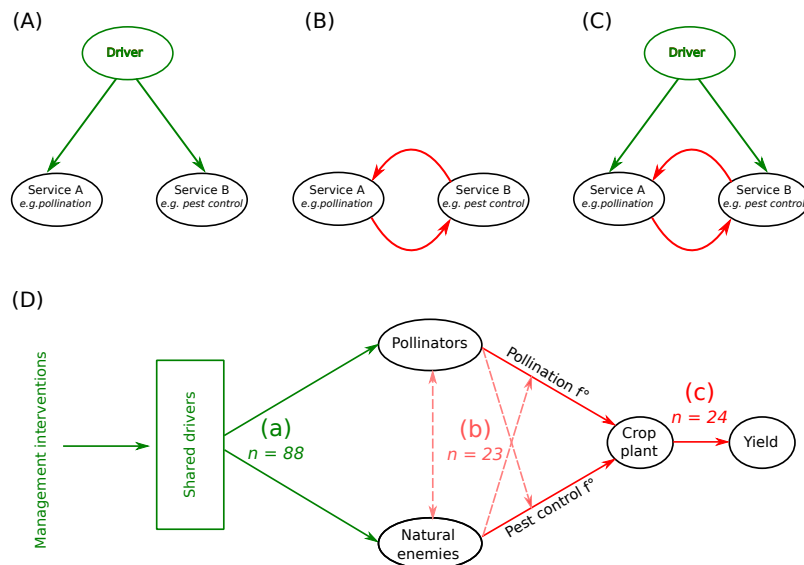


FIGURE 2.3 – Correspondence between our structuring of our corpus into three distinct themes, and the conceptual framework of Bennett et al. [2009] describing a typology of relationships between ecosystem services. Adapted from Bennett et al. [2009], ecosystem services can be related either (A) due to responding to the same driver of change (that affects the two services, green arrows), (B) or either to the direct interactions between services, which can be unidirectional or bidirectional (red arrows), or (C) due to both pathways conjointly. From our corpus, we found that 88 studies were dealing with the influence of shared drivers of change on both pollination and pest control services (D.a., green arrows). These drivers were mainly farming practices, landscape management and farming systems, and the studies were focusing on their impacts on the populations of pollinators and natural enemies, and on the ecological functions they deliver. We also found 23 studies focusing on how the activities of some arthropod species can result in multiple positive effects, and/or negative effects (disservices), on the services of pollination and pest control (D.b., red light arrows). Finally, 24 studies of our corpus were focusing on interactions between pollination and pest control services mediated by the crop plant responses to the exposure to these two services (D.c., solid red arrows).

2.5 Three pathways underlying relationships between pollination and pest control services

In the following sections, we describe the three types of relationships we identified in our corpus as well as the mechanisms underpinning them.

2.5.1 External drivers with shared influences on both pollination and pest control

Pollination and pest control are two distinct services, based on two different ecological functions but which can be influenced by the same external factors, also called ‘shared drivers’. In particular, many agricultural practices are likely to have multiple effects on the state of pollinator, pest and natural enemy communities, or on their activities and thus their functions. The majority of the studies in our corpus (65%) were concerned with the response of services to a variety of practices (figure 2.4). For example, we found that the effects of different crop management systems (organic versus conventional), land use change, or specific practices such as fertilisation, on both services have been assessed. In particular, most studies have focused on the influence of plant cover diversification, or vegetation complexity, at different spatial and temporal scales. These notions of cover diversification and vegetation complexity include a wide diversity of factors and practices, according to the studies. At the very local scale, some have looked at the effect of the composition of one type of field boundaries, such as the grass and flowering margins. Others have compared the effects of different semi-natural habitats in the vicinity of crops. Finally, at wider scales, some studies have focused on the effects of the landscape complexity, generally featured as the proportion of semi-natural habitats, or the spatio-temporal diversity of crops.

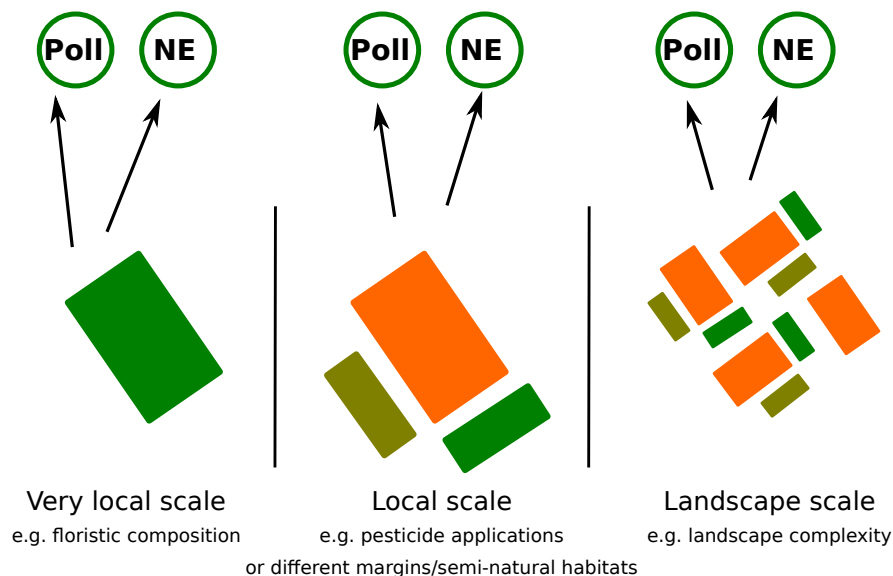


FIGURE 2.4 – At the very local scale (*e.g.* the floristic composition of a semi-natural habitat), the local scale (*e.g.* the field management practices, diverse semi-natural habitats), or at the landscape scale (*e.g.* the complexity of the habitat mosaic), shared drivers or factors can have an influence (arrows) on both pollinators (Poll) and natural enemies (NE), potentially distinct, and resulting in different cascading effects on pollination and pest control.

In order to assess the effects of shared drivers on both pollination and pest control services, these studies have tried to correlate through observational and experimental studies the values of descriptors of the intensity of practices, or of the vegetation complexity, with indicators depicting the values of the provided services. A wide variety of proxies were used to measure the services, depending on the study, and were more or less indirect. The reviews and meta-analyses, that have aggregated many data, pointed out that the majority of the studies have focused on variations in the abundance or diversity of either pollinators or natural enemies to characterise the state of their communities. Far fewer have used indicators to estimate the fulfilment of the ecological functions of pollination or biological pest regulation, which underpin these services. However, some have measured the number of pollinator visits to crops, or the rate of pest consumption by natural enemies. Very few studies have attempted to measure the actual pollination or pest control services provided, estimating the link between the realisation of ecological functions and the impact on crop yields, and possibly quantifying the effect on economic performance. There is therefore a lack of data available to compare the effect of certain factors or practices on the joint provision of the two services of pollination and pest control. In addition, several of the reviews that sought to look jointly at the effect of certain factors on the two services aggregated data collected on different experimental or observation grounds, depending on whether the data related to pollination or pest control, making comparison difficult.

In general, the diversification of cover crops, whatever the spatial and temporal scale, seems to have a positive effect on both pollination and pest control. However, not all studies are unanimous, including reviews and meta-analyses. Thus, each of the two services may have different responses to different practices in different studies, and these may further depend on the species considered within the pollinator or enemy groups. Furthermore, a positive effect on pollinator or natural enemy biodiversity does not necessarily result in a positive effect on the performance of the ecological functions of pollination or natural regulation, nor on the services.

Interestingly, we found studies that were specifically interested in the contrasting effects of certain practices or factors on the two services. At the most local scale, the composition of habitats can differently affect pollinators and natural enemies. For instance, when screening several annual flowering plants used to protect lettuce fields, [Hogg et al. \[2011\]](#) found that the most attractive plants to hoverflies (here attended as natural enemies) were also the least attractive to bees. [Campbell et al. \[2017\]](#) observed in floral strips varying in floral composition that bees more often visited flowers storing nectar hidden in long corollas or spurs, while natural enemies preferred flowers with nectar in shallow or open structures. [Lundin et al. \[2018\]](#) have identified that floral traits such as flowering time or flower type (actinomorph, composite or zygomorph), are predictors of distinct attractiveness patterns between pollinators and natural enemies. Thus, other studies have observed that pollinators and natural enemies could in some cases benefit from the same plants, suggesting potential competitive effects (e.g. [Hogg et al. \[2011\]](#), or [Campbell et al. \[2012\]](#)).

At the habitat scale, [Bartual et al. \[2019\]](#) found that pollinators and natural enemies

responded distinctively to major semi-natural habitat types, and within-habitat location of semi-natural habitat. Thus, areal herbaceous semi-natural habitats were most favourable to the abundance of pollinators (especially honey bees), while woody habitat edges (and not their interiors) were more favourable to the abundance of natural enemies, in particular predatory flies and parasitic wasps. This preference of bees for areal and herbaceous habitats was associated with the floral abundance of key groups of flowering plants in these habitats and, on the contrary, the abundance of natural enemies was more related to the sampling location (habitat edges) and the structuring of the vegetation in these edges. [Albrecht et al. \[2020\]](#), in a quantitative synthesis, found that flower strips but not hedgerows enhanced pest control services in adjacent crops, with more variable effects on crop pollination and yield. Thus, despite of a global and general positive effect of the local complexity on both pollinators and natural enemies ([Shackelford et al. \[2013\]](#)), it is not possible to always expect the same positive effect of strategies based on habitat management on both pollination and pest control services.

At the landscape scale, [Shackelford et al. \[2013\]](#) found a positive effect of the landscape complexity on both the abundance and the diversity of pollinators and natural enemies. However the effects of the complexity, measured as the proportion of semi-natural habitats, were different on different taxa. This effect of landscape complexity has been found more significant on pollination ([Kennedy et al. \[2013\]](#)) than on pest control ([Karp et al. \[2018\]](#)). [Dainese et al. \[2019\]](#) found that pollinator and enemy richness directly supported pollination and pest control services, independently of abundance, and that the losses of service-providing organisms can result in the reduction of crop yields. [Martin et al. \[2019\]](#) found interacting effects between the proportions, at the landscape scale, of crop and non-crop habitats, the configuration of these habitats, and life-history traits of pollinators and natural enemies that shape the responses of pollination and pest control to the landscape complexity. Thus, the dietary, dispersal and overwintering traits made possible to group arthropod species, according to their contrasted responses to the proportion and configuration of crop and non-crop habitats into the agricultural landscape. The differences between such groups based on traits to the responses to the landscape influence were more significant than the differences between pollinators, natural enemies and pests as a whole. These results suggest that it is the ecology of the arthropods involved, rather than their role as pollinators or natural enemies, that determines the relationship between landscape structure and service provision.

While the effects of plant diversification on both services at different spatial scales have been the subject of a number of studies, we identified only two that looked at the temporal dynamics of plant covers and the joint response of pollinators and enemies. The first one, [Isaacs et al. \[2009\]](#), screened 26 native Midwest prairie plants in order to characterise their bloom periods and their visit frequencies by arthropod pollinators and natural enemies, in order to identify which ones could be used to provide overlapping sequences of blooms, and thus ensure a resource continuum to arthropods. Such approach made possible to compare a wide range of flowers and to recommend plants that can provide resources, from late spring to early fall, and for both types of beneficial arthropods. [Bertrand et al. \[2019\]](#) quantified the pollen use by two species of pollinators and two common predators of aphids and found

that while the pollen diets were more similar among pollinators in one hand and natural enemies in the other hand, all the species shared key pollen types early in the season. They also noticed that all the species considered had exhibited a shift in pollen sources from woody plants in spring to herbaceous ones in summer.

2.5.2 Multiple activities of arthropods result in multiple influences on pollination and pest control

Pollination and pest control services are the results of ecological functions underpinned by species interactions : pollination results from the transfer of pollen during the visit to one arthropod to the crop flower, while pest control results from the regulation of crop pests by natural enemies. Studies about the provision of ecosystem services generally refer to the fairly categories of pollinators and natural enemies, potentially grouping a large range of species. They label these species as pollinators, pests, or natural enemies, because they are known to play such a role with given crop species of interest. However, they often focus on these functions and ignore these organisms are embedded in complex species interaction networks due to the different activities they carry out throughout their life-cycles (Saunders et al. [2016]). Because of these interaction networks, the activities of one same arthropod species can result in influencing the provision of the functions of pollination and pest control in multiple ways at one time, with various final effects on the provision of the services of pollination and pest control. These multiple effects can be positive or negative, resulting in the fact that the same arthropod species can provide both services or disservices (when the result of its activities is negative on pollination or pest control). This requires requires a net cost-benefit analysis of all the activities of one arthropod species to evaluate their functional role in agroecosystems.

We found in the literature a range of descriptions of situations in which one arthropod species can have multiple influences on pollination and pest control (figure 2.5). Theoretically, these influences from one arthropod species can be to the benefit of the same crop, or distinct crops. They also can occurred at the same stage or during distinct stages of the life-cycle of the arthropod species. For instance, some Tachinidae species (Diptera) are during their adult stage important pollinators of different crop plants (such as fennel, oregano. . .) but also parasitoids of pest caterpillars found on a diversity of crop species. Also, several species of *Chrisopidae* or *Syrphidae* are known to have a double positive influence on the two services in agroecosystems. While their larvae are efficient biological control agents of many crop pests, they also play the role of pollinators of crops when they are adult, for a wide range of flowers (Guérin [2014]; Dunn et al. [2020]; Pekas et al. [2020]). On the opposite, numerous butterflies and moths are leaf-chewing pests during their larvae stage and have therefore a negative impact on the pest control service provided to crop plants, while they are also during the adult stage major pollinators of crop species (Boggs [1987]). A lot of *Lepidoptera* species include their larval flower host as a nectar source when becoming adults, and often show a preference for these plants (Altermatt and Pearse [2011]), and as a result, the net benefit to the plant resulting from the interactions with these *Lepidoptera* species all along their life-cycle is not clear.

Different arthropod species playing the roles of pollinators and natural enemies in the same interaction network can also interact between each other and as a result influence the provision of the two services. For instance, it has been found that some species of spiders and ants can regulate plant pests and play the role of natural enemies by reducing herbivory, but with potential detrimental effect on pollinators, which are deterred to visit flowers (Vasconcellos-Neto et al. [2017]; Wielgoss et al. [2013]). Pollinators learn to avoid the flowers that may harbour these predators or reduce the time they devote to these visits, affecting the efficiency of the pollination process (Suttle [2003]).

Recognising the cost-benefit trade-offs among wild arthropod activities on crop yields, through their effects on both pollination and pest control, is still recent (Saunders and Luck [2016]; Saunders et al. [2016]). We found only two studies that evaluated, for a focal species, all the effects resulting from its multiple activities and interactions (in particular through pollination and herbivore regulation functions), up to the yield on a target crop (Wielgoss et al. [2013]; Thurman et al. [2019]). Furthermore, while we have described examples of trade-offs at the species level, these should be rather assessed at the scale of the network of interactions between species, which makes the task even more difficult. While the literature offers a collection of example situations, it seems complicated to draw generalizations about the effect of these relationships between pollination and pest control on yield, and the results of net assessments may depend on agroecosystems.

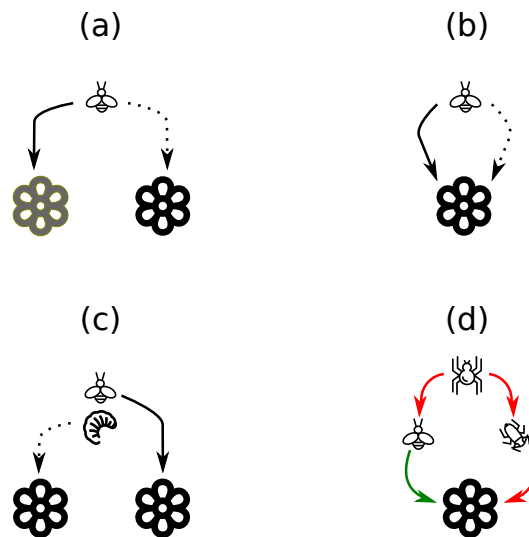


FIGURE 2.5 – Multiple influences of one arthropod species on both pollination and pest control functions, resulting in possible antagonist or synergistic impacts on both services. One arthropod species can have an influence on the pollination of one crop species, and the pest control delivered to another crop species (a). One arthropod species can have a conjoint influence on the pollination and the pest control services delivered to the same crop species (b). Two stages of the same arthropod species can have distinct effects on pollination and pest control for two different crop species, or even the same crop species (c). One arthropod species can have antagonist effects on pollinators and pests of one crop species, for instance when natural enemies deter pollinators (d).

2.5.3 The internal crop plant response to the interplay of pollination and pest control

The yield of many crops benefits from both pollination and pest control services delivered by arthropods, which has been checked for a range of plants through exclusion cage based experiments (Shackelford et al. [2013]). By comparing situations where the exposure of plants to services is experimentally manipulated, for example by controlling the abundance of arthropods to generate situations where the service provided is suboptimal, or on the contrary by ensuring that the service is provided in a saturating manner (*e.g.* by hand pollinating to mimic full pollination), it is then possible to evaluate the response of plants to this exposure. However, these experiments studied the crop response to each service in isolation, with only one service being manipulated at a time, preventing to assess the occurrence of potential interaction effects between pollination and pest control to jointly influence yield. These interaction effects, which have been observed for other services or yield-influencing factors than pollination and pest control, have only recently started to be rigorously tested. We found two literature reviews compiling these experiments for our two services of interest, each of which identified only about ten separate studies on this issue (Garibaldi et al. [2018]; Tamburini et al. [2019]). We used this compilation and added the few more studies published after these reviews that we identified by our own.

Experimental works dealing with the interplay of pollination and pest control and its consequences on crop yield are recent and still rare, since only fifteen original studies were identified, and all except two were published after 2011. Due to this limited number of studies, only a few crop species have been tested for this interplay, and only some Cucurbitaceae species and oilseed rape were tested more than once. The protocols used to evaluate the crop plant response to the exposition to pollination and pest control could be very different across the studies, which limits the robustness of the comparisons across studies.. Some studies were observational, and have evaluated the visits of arthropods in crop plants, or their interactions, in real field conditions. Others have experimentally manipulated the exposition of crop plants to the services, through exclusion cage based experiments, or in artificially mimicking the provision of the services. Many proxies are used to measure the crop plant response, and evaluate the effects on yields.

These studies tested whether the exposure of crop plants to variable pollination and pest control levels were resulting in interactive effects on crop yields, and to evaluate the direction of such effects, synergistic or antagonist. Theoretically, several situations can occur for the crop yield when the levels of the two services vary (figure 2.6) : i) the crop yield can be influenced by both pollination and pest control, but also only limited by the service provided in the shortest supply (figure 2.6a); the influences of pollination and pest control on crop yield can be simply additive, although the yield is conjointly limited by both services (figure 2.6b); a positive interaction between pollination and pest control occurs when the effect of pest control on crop yield is higher with greater pollination (figure 2.6c), while a negative interaction occurs on the opposite situation (figure 2.6d).

The results of the studies included in our compilation are mixed, since all the situations described above have occurred during their experiments. However, interactions were frequent and more often positive. When the studies show negative interactions, the authors themselves either pointed out the weakness of evidence (Bartomeus et al. [2015]), or the specificity of the crop plant, for instance when it is able to overcompensate small damages from pests (Strauss and Murch [2004]; Gagic et al. [2019]). Only one study evaluated the effect on yield response for more than two separate levels of pollination and pest control (Gagic et al. [2019]), which prevents to know the shape of the interactive effects between the two services, in particular to test if it is linear or not, and more studies will be needed to deal with this issue.

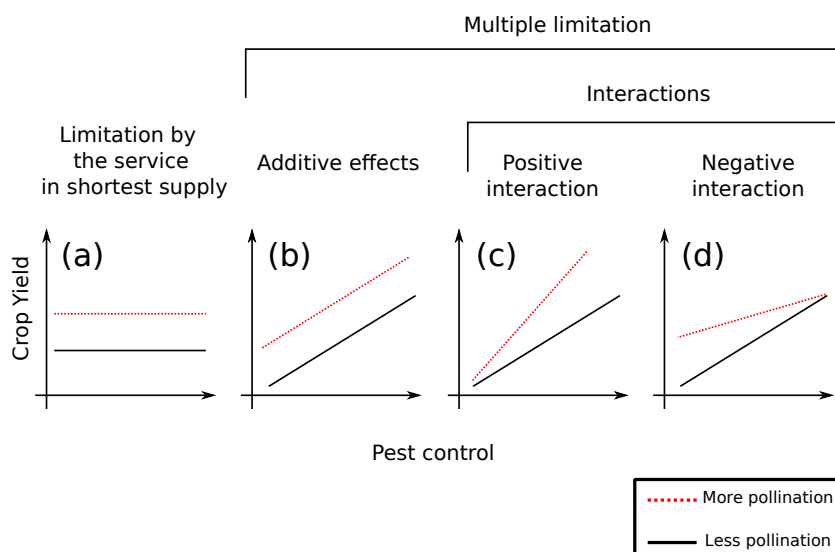


FIGURE 2.6 – The crop plant response to the variable levels of pollination and pest control can be of different types (adapted from Garibaldi et al. [2018]). Theoretically, four situations can occur : (a) the crop yield is only limited by the service in the shortest supply, here pollination, (b) the crop yield is simultaneously limited by pollination and pest control, but there is no interaction between the effects of the two services on crop yield, only additive effects, (c) a positive interaction, when for instance here the effect of pest control on crop yield is higher when the pollination level is greater (or vice versa), (d) and a negative interaction when the situation is opposite, i.e. the effect of pest control is lower when the pollination level is greater (or vice versa).

Different types of mechanisms have been suggested or tested by the studies included in our review to explain these interaction effects between the two services (figure 2.7). First, low levels of pest control can result in the limitation of the potential pollination benefit to crop yield. Herbivory directly deprives crop plants of a fraction of the energy they stored, and in addition the damages induced on vegetative structures limit the future capacities to collect this energy (Lucas-Barbosa [2016], Tamburini et al. [2019]). Furthermore, the crop plant response to pest attacks can also result in the reallocation of the plant energy towards its defences against pests, at the expense of reproduction. Such phenomena reduce the final number of flowers and ovules, and hampers their development before pollination, as the maturation of seeds and fruits after pollination (figure 2.7a). In such situation, the benefit of increasing the pollination supply (pollinators more abundant and diverse, more visits by pollinators to flowers...) on crop yield will be modulated by the pest control level. Pest attacks can be

selective and focus on more rewarding well pollinated and seed-rich flowers (Herrera [2000]), and also result in the destruction of flowers (florivory), or of fruits (fruitivory), resulting in the limitation of the pollination benefit on crop yield as well (figure 2.7b).

Pests can also have a negative impact on pollen availability and then its effective transfer on the attacked crop plant. Indeed, resource removing and the pollen theft limits the pollen stock available to pollinators for collection and transfer to female flowers (figure 2.7c; Hargreaves et al. [2010]). Furthermore, flowers with damages are less attractive to pollinators because damages alter floral traits used by pollinators to orient themselves (figure 2.7d; Krupnick et al. [1999]; Mothershead and Marquis [2000]). Damages on flowers also reduce the flower life-time, limiting the time frame during which pollinators can be attracted to pollinate them (figure 2.7e; Sutter and Albrecht [2016]). They can also stimulate the plant defences against pests. For instance, damage increase pollinator or natural enemy exposure to defensive compounds in floral rewards (Adler and Irwin [2005]), or increasing the emission of chemical volatiles which repel pollinators (figure 2.7f; Karban and Myers [1989]; Lucas-Barbosa [2016]), even if this effect may depend on the pollinator species (see for instance Muola et al. [2017] in which hoverflies, but not honey bees, were found to discriminate against damaged strawberry flowers). Not only pollinators are less attracted, but they also spend shorter time on damaged flowers, resulting as well in a fewer effective pollen transfer (Sutter and Albrecht [2016]).

In response to low damage due to pests, crop plants are often able to compensate, or even overcompensate (figure 2.7g). Crops with indeterminate flower strategies do not produce a definitive number of flowers, and can allocate their resources to new flowers after an attack (Tamburini et al. [2019]). When the damages stay low, such crop plants are therefore able to produce more flowers than if they had not been attacked. If pollination is sufficient, this may increase the number of future seeds and fruits, which are proxies of the crop yield. Other crop species are also able after pest attacks to allocate more resources to seed provisioning or fruit maturation, resulting in a higher production of fruits, which are in addition heavier. Contrary to the mechanisms described above which should result in positive interactions between pollination and pest control about their influence on crop yield, the compensation phenomena may explain negative interactions. When the pollination supply is high, they may be used to design overcompensation-based management practices and take more benefit from the pollinators activity (Poveda et al. [2018]).

The predominance of a positive interaction between pollination and pest control when influencing the crop yield is a strong argument in favour of ecological intensification strategies that will aim to enhance the simultaneous delivery of the two services. However, the mixed results across the studies point out these interactions can be specific to the crop, management and environmental context (Garibaldi et al. [2018]). Some specific life-history traits in crop plants are expected to be more often associated with the occurrence of interactions (Tamburini et al. [2019]), and in particular the strength of the dependency to arthropod pollination (versus wind and auto-pollination), the life span (because perennial crops can store resources and therefore are more able to cope with punctual pollen or resource limitations), and the flower strategy (determinate versus indeterminate). Despite the little number

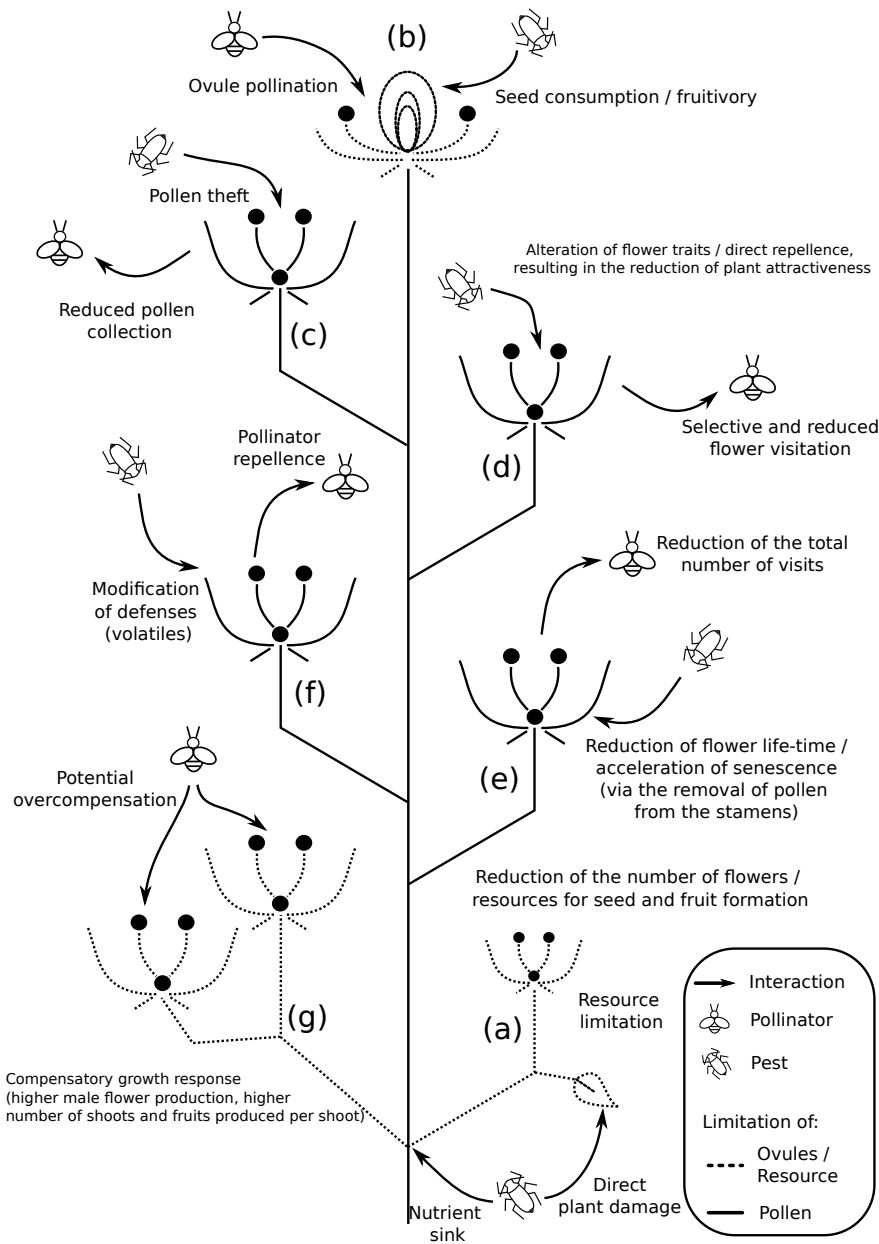


FIGURE 2.7 – Suggested mechanisms to explain the interactive effect of pollination and pest control services on crop yield : (a) direct resource removal and reduction of resource allocation to reproduction (Lucas-Barbosa [2016]; Tamburini et al. [2019]), (b) selective consumption by pests of more rewarding well pollinated and seed-rich flowers (Herrera [2000]), (c) pollen theft resulting in pollen limitation at the population level (Hargreaves et al. [2010]), (d), alteration of flower traits resulting in a reduced attractiveness for pollinators (Krupnick et al. [1999]; Mothershead and Marquis [2000]), (e) acceleration of senescence and reduction of the flower life-time (Sutter and Albrecht [2016]), (f) modification of defences (Karban and Myers [1989]; Lucas-Barbosa [2016]), and (g) compensation (Poveda et al. [2018]). Mechanisms (a), (b) and (g) refer to resource limitation (impact on the number of ovules produced and maturation of seeds and fruits), while mechanisms from (c) to (f) refer to pollen limitation (impact on the ovule fecundation).

of studies, [Tamburini et al. \[2019\]](#) found strong support in favour of an association between dependency to animal pollination and the occurrence of interactions, but the evidence was lower for the influence of the life-span and the flower strategy. A better knowledge about the crop species traits favouring positive interactions would help to design selection strategies and to decide which species to plant according to the environmental context (the abundance and the diversity of available pollinators for instance).

2.6 Discussion

Our review shows that three distinct pathways can result in relationships between pollination and pest control services delivered by arthropods to crops in agroecosystems. These pathways are firstly the joint impacts of external factors, and in particular agricultural practices, on the ecological functions underlying the two services, secondly the consequences of the activities of the arthropod species integrated in the functioning of the two services, and thirdly the interactive effects of the provision of pollination and pest control services on crop yield through the responses of crop ecophysiological processes to this provision. Although we have seen above that the scientific literature on these relationships is still quite limited, the nature of these relationships suggests that they occur frequently, and should therefore be more often integrated into thinking about agroecological crop management in order to avoid trade-offs and rather enhance synergies. The challenge is therefore to design management strategies that jointly achieve satisfactory levels for both services, taking into account these relationships. In the following discussion, we wanted to suggest the steps of a framework that would help to design such strategies, allowing an integrated perspective for both pollination and pest control services.

2.6.1 Assessing matches between needs and service's provision

The first challenge is to quantify whether the situation in an agroecosystem is suboptimal with respect to one or both services, and whether interactions between the two are likely to occur. This is to decide how which effort should be invested, as well as how it should be allocated, regarding the provision of the two services.

Attempts to assess the correspondence in an agroecosystem between the needs for these two services on the one hand, and the functional potential offered by local biodiversity on the other, remain limited. A coherent spatio-temporal unit should be chosen, regarding the ecological mechanisms underpinning the two services. As we have seen, the relevant scale is not necessarily that of the farm, where most decisions in terms of practices are taken. For larger scales, for example the landscape or the micro-region, this raises the question of the capacity to carry out this evaluation exercise by mobilising a more or less numerous group of farmers.

The starting point for the analysis can be the cropping systems deployed in these areas. The aim is to assess the needs of the different crops for the two services at the scale of these systems. Not all crops will be equally sensitive to pollination for their yield, nor will they need

to be protected in the same way. This assessment can be carried out from a purely ecological point of view, considering the tolerance of the crop to a variation in each of the services, or by including economic aspects, e.g. according to the commercial value. However, the various data needed are still poorly available and will need to be amply completed. In particular, for a large number of crop species, a function relating their yield to their exposure at different levels for both services should be available. We have seen that, for the moment, experimental data enabling this type of relationship to be established are very rare, and concentrated on a few crop species, and only for a few exposure levels (2 in general) for services. However, first qualitative analyses could be conducted, using for example the pollination dependency coefficients of crops compiled by Klein et al. [2007], and the datasets about the estimations of yield losses due to arthropod pests, as used to compute economic impact levels (e.g. Oerke [2006]; Culliney [2014]).

Among the crop species in a cropping system, it is also necessary to identify which are particularly prone to interaction effects between the two services on their yield. Here again, few experimental data are available, and concentrated on a few situations (see section 4.3). We found only a few studies assessing the interactive effects of the two services on crop yield responses, and they were focused essentially on oilseed rape. Many more crop species are expected to occur such interaction effects. Although exclusion cage experiments make it possible to qualify these effects in detail, they are nevertheless difficult and costly to carry out, and estimation methods could be developed based on the traits of the plant species or varieties considered. For instance Tamburini et al. [2019] made predictions about these interactions based on life history traits used as proxies, in particular those related to the growth, reproduction and own protection against pests. Indeed, the effects of these two services are linked in the plant through ecophysiological mechanisms that condition energy allocation in the main functions. Certain combinations of life history traits, which have yet to be identified and confirmed, may therefore be more likely to be associated with these interactions.

Once the need is known, it remains to quantify the potential for service provision : does the agroecosystem contain the pollinator and natural enemy species that will allow a strategy to strengthen them to achieve the desired levels of services? Not all species in a functional group (pollinators or enemies) are equally important (from a strictly functional point of view, see (Kleijn et al. [2015] for example), and it is conceivable that it would be possible to target those that will be easiest to reinforce while producing a maximum effect on the level of services. It is also necessary to be able to assess the role of a species in detail, to avoid antagonisms (a species that plays a positive role in one service but has a negative effect on the other, see section 4.2). This will require new capabilities to quantify the impact of arthropod activity on crops. New technologies, e.g. based on passive sensors (Galbraith et al. [2015]), the deployment of molecular analysis (Chisholm et al. [2014]), should make it possible to monitor these activities, movements, and interactions of arthropods throughout their life cycle, and reconstruct food or interaction webs. Also, the the observational skills and the local knowledge of farmers will be particularly useful for such exercise (Cardona et al. [2021]). It may be necessary to increase awareness and training of farmers and managers on the functional role of arthropods, but beyond a local source of additional data, this may

encourage them to adopt strategies based on ecological intensification (Zhang et al. [2018]).

Finally, it will be necessary from a methodological point of view to cross-check these data relating to the need for services on the one hand and the supply on the other. They will help to identify a priori the sub-optimal situations, and in particular if interaction effects are expected to occur, in order to know where a joint management of the two services will be required.

2.6.2 Design and implement practices that will enhance both pollination and pest control

Once the needs and potential supply of pollination and pest control services are known, they should be matched through practices that promote both services.

The vast majority of practices identified as having a joint effect are based on the diversification of plant cover at different scales, from within the crop field to the landscape scale. Nevertheless, these practices have shown varying effects on the levels of the two services (see section 4.1). The conditions for the performance of such practices therefore remain to be specified. In particular, it should be checked whether their effect is synergistic, or may lead to antagonisms. For example, does increasing the proportion of semi-natural habitats in agricultural landscapes have a positive effect on pollination on the one hand, and on pest control on the other? If so, are the same proportions optimal to favour both services?

In order to better understand the relationships between plant cover descriptions and service responses, correlative approaches have been enriched to take into account the species traits involved. This strategy has proved effective in anticipating the responses of both services to the structuring of the landscape, in particular when considering traits related to diets, dispersal patterns, and overwintering (Martin et al. [2019]). Pollinators on the one hand, and natural enemies on the other, could have different signatures in terms of traits, and thus responses to practices. These groups of species also do not necessarily have the same ecological needs, particularly in terms of resources or habitats. They could also have different perceptions of the same landscape, and therefore different strategies for dispersal, interaction with their environment or the organisms present, and different capacities to exploit this environment.

There is therefore a need to design systems of practices, or landscape mosaics, that are jointly favourable to pollinators, natural enemies, and the responses of both services. The use of life history traits as proxies could overcome the difficulty of considering a very large number of species, in order to predict which practices might be jointly favourable to a given community of pollinators and enemies. More investigations are required to validate which traits should be measured and related to the effects of practices. Modelling tools can also be used to test scenarios built around practices and archetypes of pollinators and enemies.

2.6.3 Reconciling the management of pollination and pest control services

Although ecological relationships between pollination and pest control seem to be ubiquitous in agroecosystems, their impact on the performance of production systems remains poorly assessed, and their consideration for the management of these systems is limited. Yield is the main economic performance criterion favoured, but few studies measure the value of the effect of either service on the latter, and of course even fewer quantify the joint effect. Of the studies we found on the issue of crop response to the interaction of the two services, only about ten had measured yield criteria, and two had made an economic assessment. The latter measures show significant variability but with a potentially significant effect, suggesting that joint management of pollination and pest control could provide a net benefit, although this would have to be weighed against the cost associated with these management practices. This exercise is complex insofar as the link between practices and the effect on services and then performance is relatively indirect, and is part of a preventive logic. However, this economic assessment could be an important argument to encourage farmers to adopt such practices (Kleijn et al. [2018]). Recently, the concept of IPPM (Integrated Pest and Pollinator Management) was introduced to complement the previous IPM (Integrated Pest Management) principle, which did not take into account the influence of pollinators on yield, nor the often negative impact of pest management practices on pollinators, especially when insecticides are used (Biddinger and Rajotte [2015]). To help farmers in decision making, IPPM has been associated to the concept of joint economic impact level (jEIL), which takes into account the economic injury level of pests, as well as the benefits from pollinators, in order to identify the optimal time point for interventions that could have an influence on both the services of pollination and pest control (Flöhr et al. [2018]). In practice, using these concepts will require field monitoring of the populations of pests, pollinators and natural enemies in order to define action thresholds, which should be linked to the impacts of the activities of these organisms on crop plants. This remains a challenge, however, given the difficulties already experienced in establishing these links and using them in past IPM work.

In Europe, public agricultural policies no longer aim only at biodiversity conservation, but also at the protection of ecosystem services. For example, various "green" measures promoted by the Common Agricultural Policy aim to strengthen pollination and pest control services, although they may have variable or even antagonistic effects on these two services (Hauck et al. [2014]). However, policies and instruments in favour of services are still largely disjointed, and do not facilitate the implementation and wider adoption of agro-ecological management of farming systems. For instance at the national level in France, the "Ecophyto" plan aims to reduce the use of pesticides and strengthen the natural pest regulations, while the "Pollinisateurs" plan aims to strengthen the conservation of pollinators and the pollination service. In these two plans, the link between pollination and pest control is the use of pesticides, as it is still the main pest control lever of French agriculture, and results in a strong impact on pollination. However, these two plans still struggle to articulate a global management of pests, pollinators and natural enemies via practices based on the ecology of these organisms. The promotion of practices based on plant diversification nevertheless opens up possibilities for joint management. In recent years, several studies have attempted to map

the provision, and the needs expressed by crops, for these two services. Cross-referencing these maps could help to target agricultural areas where the effort to jointly integrate pollination and pest control management would yield the most expected benefits (e.g. Rega et al. [2018]; Martin et al. [2019]).

2.7 Conclusion

Pollination and pest control by arthropods in agroecosystems are two essential services for agricultural production, which have a significant influence on the yield of many crops. There is a growing interest in integrating practices into the management of agricultural systems that ensure or even optimise the levels of these services, from the perspective of ecological intensification of production. However, these two services are still largely considered independently, although they are likely to have different types of relationships, with important consequences for their management. In this article we have reviewed the scientific literature in order to identify the nature and the mechanisms of the different relationships sustained by pollination and pest control, and establish a typology. We found three distinct pathways and types of relationships, but the literature is still scarce and of varying abundance depending on the type of relationship. More studies are needed to evaluate the strength of these relationships and their consequences for productive performance, but it appears that they occur frequently, with potentially significant effects on yields. The integration of pollination and pest control management will benefit of gaining more knowledge about the functioning of ecological networks involving pollinators, pests, natural enemies and plants (but not only crops), as well as the integration between public tools to favour the management of services in agroecosystems.

2.8 Références

- Adler, L. S. and Irwin, R. E. (2005). Ecological costs and benefits of defenses in nectar. *Ecology*, 86(11) :2968–2978. 55
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N. M., Tschumi, M., Blaauw, B. R., Bommarco, R., Campbell, A. J., Dainese, M., Drummond, F. A., Entling, M. H., Ganser, D., Arjen de Groot, G., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D. A., Loeb, G. M., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S. C., Potts, S. G., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tschardtke, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I. M., Wäckers, F., Ward, K., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., and Sutter, L. (2020). The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield : a quantitative synthesis. *Ecology Letters*, 23(10) :1488–1498. 42, 50
- Altermatt, F. and Pearse, I. S. (2011). Similarity and Specialization of the Larval versus Adult Diet of European Butterflies and Moths. *The American Naturalist*, 178(3) :372–382.

- Bartomeus, I., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Pollinators, pests and soil properties interactively shape oilseed rape yield. *Basic and Applied Ecology*, 16(8) :737–745. 54
- Bartual, A. M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., Pfister, S., Pintér, O., Veromann, E., Winkler, K., and Albrecht, M. (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 279 :43–52. 6. 49
- Bennett, E. M., Peterson, G. D., and Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services : Relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12(12) :1394–1404. 40, 42, 45, 46, 47
- Bertrand, C., Eckert, P. W., Ammann, L., Entling, M. H., Gobet, E., Herzog, F., Mestre, L., Tinner, W., and Albrecht, M. (2019). Seasonal shifts and complementary use of pollen sources by two bees, a lacewing and a ladybeetle species in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*. 50
- Biddinger, D. J. and Rajotte, E. G. (2015). Integrated pest and pollinator management — adding a new dimension to an accepted paradigm. *Current Opinion in Insect Science*, 10 :204–209. 60
- Boggs, C. L. (1987). Ecology of nectar and pollen feeding in Lepidoptera. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*, pages 369–391. 51
- Bommarco, R., Kleijn, D., and Potts, S. G. (2013). Ecological intensification : harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4) :230–238. 5. 41, 42
- Brondizio, E., Settele, J., Díaz, S., and Ngo, N. (2019). IPBES (2019) : Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. bonn, germany, ipbes secretariat. page 1148. 42
- 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(3) :101. 49
- 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 and Applied Ecology*, 13(4) :363–370. 49
- 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., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., and Naem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401) :59–67. 42
- Cardona, A., Tchamitchian, M., Penvern, S., Dufils, A., Kramer Jacobsen, S., Korsgaard, M., Porcel, M., Świergiel, W., Tasin, M., Warlop, F., and Sigsgaard, L. (2021). Monitoring

- methods adapted to different perceptions and uses of functional biodiversity : Insights from a European qualitative study. *Ecological Indicators*, 129 :107883. 58
- Chisholm, P. J., Gardiner, M. M., Moon, E. G., and Crowder, D. W. (2014). Tools and techniques for investigating impacts of habitat complexity on biological control. *Biological Control*, 75 :48–57. 4. 58
- Culliney, T. W. (2014). Crop Losses to Arthropods. In Pimentel, D. and Peshin, R., editors, *Integrated Pest Management*, pages 201–225. Springer Netherlands, Dordrecht. 58
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tscharntke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A., Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 50
- 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 Management Science*, page ps.5807. 51
- Flöhr, A., Stenberg, J. A., and Egan, P. A. (2018). The joint economic impact level (jEIL) : a decision metric for integrated pest and pollinator management. preprint, PeerJ Preprints. 60
- Gagic, V., Marcora, A., and Howie, L. (2019). Additive and interactive effects of pollination and biological pest control on crop yield. *Journal of Applied Ecology*, pages 1365–2664.13482. 54
- Galbraith, S. M., Vierling, L. A., and Bosque-Pérez, N. A. (2015). Remote Sensing and Ecosystem Services : Current Status and Future Opportunities for the Study of Bees and Pollination-Related Services. *Current Forestry Reports*, 1(4) :261–274. 58
- Garibaldi, L. A., Andersson, G. K., Requier, F., Fijen, T. P., Hipólito, J., Kleijn, D., Pérez-Méndez, N., and Rollin, O. (2018). Complementarity and synergisms among ecosystem services supporting crop yield. *Global Food Security*, 17 :38–47. 6. 53, 54, 55

- Garratt, M. P. D., Truslove, L., Coston, D., Evans, R., Moss, E., Dodson, C., Jenner, N., Biesmeijer, J., and Potts, S. (2013). Pollination deficits in UK apple orchards. *Journal of Pollination Ecology*, 12(0). Number : 0. 42
- Guérin, M. (2014). Attractivité des plantes pour les auxiliaires - Synthèse sur les interactions plantes-insectes. Technical report. 51
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., and de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10) :e0185809. 42
- Hargreaves, A. L., Harder, L. D., and Johnson, S. D. (2010). Native pollen thieves reduce the reproductive success of a hermaphroditic plant, *Aloe maculata*. *Ecology*, 91(6) :1693–1703. 55, 56
- Hauck, J., Schleyer, C., Winkler, K. J., and Maes, J. (2014). Shades of Greening : Reviewing the Impact of the new EU Agricultural Policy on Ecosystem Services. *Change and Adaptation in Socio-Ecological Systems*, 1(1). 60
- Herrera, C. M. (2000). Measuring the effects of pollinators and herbivores : evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology*, 81(8) :2170–2176. 55, 56
- Hogg, B. N., Bugg, R. L., and Daane, K. M. (2011). Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biological Control*, 56(1) :76–84. 49
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M., and Landis, D. (2009). Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes : the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4) :196–203. 50
- Karban, R. and Myers, J. H. (1989). Induced Plant Responses to Herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1) :331–348. 55, 56
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tscharrntke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., Bommarco, R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huseeth, A. S., Inclán, D. J., Ingraio, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Landis, D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini,

- L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O’Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plečáň, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5 ? 50
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Kremen, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B. F., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., and Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5) :584–599. 50
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., and van der Putten, W. H. (2018). Ecological Intensification : Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends in Ecology & Evolution*. 60
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M’Gonigle, L. K., Rader, R., Ricketts, T. H., Williams, N. M., Adamson, N. L., Ascher, J. S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J. C., Blitzer, E. J., Bommarco, R., Brand, M. R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D. P., Chifflet, R., Colville, J. F., Danforth, B. N., Elle, E., Garratt, M. P. D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B. G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Kremen, K. M., Féon, V. L., Mandelik, Y., May, E. A., Park, M. G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlöf, M., Sardiñas, H. S., Scheper, J., Sciligo, A. R., Smith, H. G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tschardtke, T., Verhulst, J., Viana, B. F., Vaissière, B. E., Veldtman, R., Ward, K. L., Westphal, C., and Potts, S. G. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6 :ncomms8414. 58
- Klein, A.-M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., and Tschardtke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 274(1608) :303–313. 41, 58
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree,

- R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M., Regetz, J., and Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10(4) :299–314. 40, 42, 43
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., and Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service : crop pollination by native bee communities in California : Area requirements for pollination services to crops. *Ecology Letters*, 7(11) :1109–1119. 40
- Krupnick, G. A., Weis, A. E., and Campbell, D. R. (1999). The consequences of floral herbivory for pollinator service to *isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1) :125–134. 55, 56
- Lee, H. and Lautenbach, S. (2016). A quantitative review of relationships between ecosystem services. *Ecological Indicators*, 66 :340–351. 42
- Losey, J. E. and Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56(4) :311. 41
- Lucas-Barbosa, D. (2016). Integrating Studies on Plant–Pollinator and Plant–Herbivore Interactions. *Trends in Plant Science*, 21(2) :125–133. 54, 55, 56
- Lundin, O., Ward, K. L., and Williams, N. M. (2018). Identifying native plants for coordinated habitat management of arthropod pollinators, herbivores and natural enemies. *Journal of Applied Ecology*. 5. 49
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E. D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C. F., Duflot, R., Entling, M. H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L. A., Hermann, J., Herzog, F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos, J., Tscharntke, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., and Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, page ele.13265. 6. 50, 59, 61
- MEA (2005). *Millenium Ecosystem Assessment : Ecosystems and human well-being*. Island Press. 44
- Moher, D. (2009). Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses : The PRISMA Statement. *Annals of Internal Medicine*, 151(4) :264. 44
- Mothershead, K. and Marquis, R. J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interaction in *oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1) :30–40. 55, 56

- Muola, A., Weber, D., Malm, L. E., Egan, P. A., Glinwood, R., Parachnowitsch, A. L., and Stenberg, J. A. (2017). Direct and Pollinator-Mediated Effects of Herbivory on Strawberry and the Potential for Improved Resistance. *Frontiers in Plant Science*, 8 :823. 55
- Ndakidemi, B., Mtei, K., and Ndakidemi, P. A. (2016). Impacts of Synthetic and Botanical Pesticides on Beneficial Insects. *Agricultural Sciences*, 07(06) :364–372. 42
- Noriega, J. A., Hortal, J., Azcárate, F. M., Berg, M. P., Bonada, N., Briones, M. J. I., Del Toro, I., Goulson, D., Ibanez, S., Landis, D. A., Moretti, M., Potts, S. G., Slade, E. M., Stout, J. C., Ulyshen, M. D., Wackers, F. L., Woodcock, B. A., and Santos, A. M. C. (2017). Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology*. 41, 42, 43
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01) :31. 42, 58
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L., and Moerkens, R. (2020). One stone ; two birds : concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149 :104328. 51
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., and Bretagnolle, V. (2018). Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 266 :39–48. 41
- Poveda, K., Díaz, M. F., and Ramirez, A. (2018). Can overcompensation increase crop production? *Ecology*, 99(2) :270–280. 55, 56
- Ramsden, M. W., Menéndez, R., Leather, S. R., and Wäckers, F. (2015). Optimizing field margins for biocontrol services : The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199 :94–104. 42
- Rega, C., Bartual, A. M., Bocci, G., Sutter, L., Albrecht, M., Moonen, A.-C., Jeanneret, P., van der Werf, W., Pfister, S. C., Holland, J. M., and Paracchini, M. L. (2018). A pan-European model of landscape potential to support natural pest control services. *Ecological Indicators*, 90 :653–664. 61
- Saunders, M. E. and Luck, G. W. (2016). Combining Costs and Benefits of Animal Activities to Assess Net Yield Outcomes in Apple Orchards. *PLOS ONE*, 11(7) :e0158618. 52
- 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(1) :4–14. 5. 51, 52
- 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. *Biological Reviews*, 88(4) :1002–1021. 5. 50, 53

- Strauss, S. Y. and Murch, P. (2004). Towards an understanding of the mechanisms of tolerance : compensating for herbivore damage by enhancing a mutualism. *Ecological Entomology*, 29(2) :234–239. 54
- Sutter, L. and Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services : florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1824) :20152529. 5. 55, 56
- Suttle, K. B. (2003). Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters*, 6(8) :688–694. 52
- Sánchez-Bayo, F. and Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232 :8–27. 42
- Tamburini, G., Bommarco, R., Kleijn, D., van der Putten, W. H., and Marini, L. (2019). Pollination contribution to crop yield is often context-dependent : A review of experimental evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 280 :16–23. 43, 53, 54, 55, 56, 57, 58
- Therond, O., Tichit, M., Tibi, A., Accatino, F., Biju-Duval, L., Bockstaller, C., Bohan, D., Bonaudo, T., Boval, M., Cahuzac, E., Casellas, E., Chauvel, B., Choler, P., Constantin, J., Cousin, I., Daroussin, J., David, M., Delacote, P., Derocles, S., Sousa, L. d., Domingues, J. P., Dross, C., Duru, M., Eugène, M., Fontaine, C., B, G., Geijzendorffer, I. R., Girardin, A., Graux, A.-I., Jouven, M., Langlois, B., Bas, C. L., Bissonnais, Y. L., Lelievre, V., Lifran, R., Maigne, E., Martin, G., Märting, R., Martin-Laurent, F., Martinet, V., McLaughlin, O., Meillet, A., Mignolet, C., Mouchet, M., Nozieres-Petit, M.-O., Ostermann, O. P., Paracchini, M. L., Pellerin, S., Peyraud, J.-L., Michaut, S. P., Picaud, C., Plantureux, S., Poméon, T., Porcher, E., Puech, T., Puillet, L., Rambonilaza, T., Raynal, H., Resmond, R., Ripoche, D., Ruget, F., Rulleau, B., Rush, A., Salles, J.-M., Sauvant, D., Schott, C., and Tardieu, L. (2017). Volet "écosystèmes agricoles" de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques. report, INRA. 40
- Thies, C. and Tschardtke, T. (1999). Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science*, 285(5429) :893–895. 40
- Thurman, J. H., Northfield, T. D., and Snyder, W. E. (2019). Weaver Ants Provide Ecosystem Services to Tropical Tree Crops. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7 :120. 52
- Vasconcellos-Neto, J., Messas, Y. F., da Silva Souza, H., Villanueva-Bonilla, G. A., and Romero, G. Q. (2017). Spider-Plant Interactions : An Ecological Approach. In Viera, C. and Gonzaga, M. O., editors, *Behaviour and Ecology of Spiders*, pages 165–214. Springer International Publishing, Cham. 52
- Wezel, A., Soboksa, G., McClelland, S., Delespesse, F., and Boissau, A. (2015). The blurred boundaries of ecological, sustainable, and agroecological intensification : a review. *Agro-nomy for Sustainable Development*, 35(4) :1283–1295. 44
- Wielgoss, A., Tschardtke, T., Rumedé, A., Fiala, B., Seidel, H., Shahabuddin, S., and Clough, Y. (2013). Interaction complexity matters : disentangling services and disservices of ant

communities driving yield in tropical agroecosystems. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1775) :20132144–20132144. 52

Zhang, H., Potts, S. G., Breeze, T., and Bailey, A. (2018). European farmers' incentives to promote natural pest control service in arable fields. *Land Use Policy*, 78 :682–690. 59

Chapitre 2

*Modelling the interactions between landscape structure and spatio-temporal dynamics of pest natural enemies : Implications for conservation biological control - Published in *Ecological Modelling**

Sommaire

3.1	Résumé	72
3.2	Introduction	73
3.3	Material and Methods	75
3.3.1	Overview	76
3.3.2	Design concepts	82
3.3.3	Initialisation	84
3.3.4	Submodels	84
3.3.5	Scenarios for the simulation experiments	87
3.4	Results	88
3.5	Discussion	91
3.6	Conclusion	94
3.7	Références	95

3.1 Résumé

La régulation des ravageurs par les ennemis naturels présents dans l'agroécosystème est un service écosystémique essentiel pour l'activité de production agricole, en participant à la protection des cultures. Les stratégies visant à favoriser ce service de régulation naturelle s'intègrent dans ce qui est appelée la « lutte biologique par conservation » ou « contrôle biologique par conservation » (CBC). Ces stratégies supposent que des pratiques agricoles adéquates seront susceptibles d'améliorer les conditions environnementales rencontrées par les ennemis naturels, avec pour conséquence de renforcer leurs communautés, aussi bien en termes de diversité que d'abondance, ce qui devrait ensuite se traduire par une plus grande efficacité de la fonction de régulation biologique sur les cultures (Begg et al. [2016]). Un levier important de la mise en œuvre de telles stratégies de CBC repose sur l'installation, la restauration et la gestion des habitats semi-naturels autour des parcelles agricoles. En effet ces derniers sont susceptibles d'offrir de nombreuses ressources aux ennemis naturels, pour leur alimentation, leur reproduction, ou leur protection (Landis et al. [2000]). En raison de la mobilité souvent importante des ennemis naturels, et de la diversité de leurs besoins, de nombreuses études pointent la nécessité d'envisager ce levier à l'échelle paysagère, plutôt qu'à des échelles plus restreintes (Bianchi et al. [2006]; Chaplin-Kramer et al. [2011]; Shackelford et al. [2013]; Rusch et al. [2016a]; Dainese et al. [2019]). Néanmoins, la simple relation entre proportion d'habitats semi-naturels et performances du contrôle biologique ou rendement présente une variabilité importante (Karp et al. [2018]), qu'il convient d'expliquer pour faciliter la mise en œuvre d'une telle stratégie de complexification du paysage agricole.

Dans ce chapitre, nous nous sommes proposés de développer un modèle visant à représenter le fonctionnement d'une stratégie de contrôle biologique par conservation, qui reposerait sur l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels dans un paysage agricole. Nous avons souhaité au travers de ce modèle explorer les conséquences de l'interaction entre structure du paysage agricole et les aspects temporels des interactions biologiques entre plantes cultivées, ravageurs et ennemis naturels. En effet, les besoins des ennemis naturels sont variables dans le temps, et leur dynamique est donc influencée par celle de la disponibilité des différentes ressources qu'ils ont à trouver dans le paysage. De plus, l'impact des ravageurs sur une culture peut dépendre du stade auquel se trouve la culture lorsqu'elle est attaquée, et la capacité de régulation des ennemis naturels être fonction du temps dont ont disposé les ravageurs pour enclencher leur dynamique de croissance de la population. Nous avons donc incorporé ces aspects dans notre modèle, tout en tenant compte de certains traits d'histoire de vie en mesure d'influencer directement sur ces derniers, comme les aptitudes à la mobilité des ennemis naturels (vitesse de déplacement, capacité de perception de leur environnement pour orienter ces déplacements) ou la vitesse de colonisation des parcelles agricoles par les ravageurs à l'échelle du paysage. A l'aide de scénarios bâtis autour de la structuration spatiale des paysages simulés, et des valeurs prises par ces traits d'histoire de vie, nous avons examiné l'effet d'une augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage sur différents indicateurs représentant la performance du service de contrôle biologique et de ses conséquences pour l'activité de production agricole : taux de visite des parcelles attaquées par des ennemis naturels, pertes annuelles moyennes de rendement par parcelles, volume total

de production à l'échelle du paysage. Une particularité de ce modèle réside dans la prise en compte d'une dynamique pluriannuelle pour intégrer l'importance des habitats semi-naturels dans le processus d'hivernage des ennemis naturels.

Nous avons observé au travers des résultats du modèle qu'augmenter la proportion d'habitats semi-naturels permettait d'augmenter le taux de visite par les ennemis naturels des parcelles agricoles colonisées par des ravageurs. Cet effet s'explique par une plus grande abondance et/ou une meilleure persistance des ennemis naturels. Néanmoins, cet effet de la proportion interagit avec les traits d'histoire de vie pour moduler l'impact final de la régulation sur les pertes de rendement par parcelle. La proportion d'habitats semi-naturels qui minimise les pertes moyennes à la parcelle est ainsi plus élevée que celle qui maximise le taux de visite de ces parcelles. De plus, la proportion qui maximise le volume total de production est intermédiaire entre ces deux dernières. En effet, l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels, si elle permet d'améliorer l'efficacité de la régulation, conduit aussi à convertir des surfaces productives. Une forme de compromis apparaît donc en fonction de l'objectif recherché.

Ces résultats soulignent l'importance de la composante temporelle pour le processus de régulation biologique et ses conséquences pour la performance de l'activité de production agricole. Organiser la conception de la structure du paysage agricole en vue de favoriser un service de contrôle biologique doit ainsi tenir compte des spécificités des organismes présents, en particulier des traits d'histoire de vie qui vont influencer l'interaction entre cette structure spatiale et la dynamique des interactions biologiques qui fondent la régulation. Le modèle développé, s'il est appliqué au contexte de la régulation biologique, peut également être utilisé pour explorer les mêmes mécanismes dans le cas de la pollinisation, processus dont le fonctionnement partage plusieurs similitudes avec la régulation.

3.2 Introduction

For decades, pest control has been and continues to be a major issue for the agricultural sector (Oerke [2006]; Culliney [2014]; Sharma et al. [2017]). There is an increasing need to develop alternative solutions to the use of pesticides because of their negative impacts on the environment and human health (Bourguet and Guillemaud [2016]; Gaba et al. [2018]). Some pest control strategies have been developed to benefit from biological control, which is the biodiversity-ecosystem function of the trophic regulation of pest populations by keystone biological agents, notably arthropods (Costanza et al. [1997]). Pest control using biological control is thus an important ecosystem service delivered by biodiversity, and it has been shown, for instance, that the economic value of the pest control service attributable to insects represents US\$4.5 billion annually when considering eight major crops in the USA alone (Losey and Vaughan [2006]). Conservation biological control (CBC) is one of the pest control strategies that benefits from the biological control of insects. CBC aims to favour the presence of natural enemies (NE), *i.e.*, native insect predators and parasitoids already present in agro-ecosystems, as opposed to introduced enemies (Landis et al. [2000]). It is a promising strategy, because it avoids the potential negative impacts to the environment or human health relating

to chemicals or introduced biological agents (Rusch et al. [2016a]; van Lenteren et al. [2006]).

The conceptual framework of CBC relies on two main processes : firstly, the conservation of a large population of NE in the agroecosystem, and secondly, their biological control function per se, which results in the pest suppression by NE and the limitation of pest damage on crops (Begg et al. [2016]). During this biological control process, the temporal aspects of the trophic interactions between crops, pests, and NE can modify the relationship between pest regulation and crop yield outcomes. Firstly, the date of the pest colonisation of crops can impact the magnitude of crop damage according to the crop phenology : earlier pest colonisation (relative to the age of the crop) often induces more yield losses (Amoako-Atta and Omolo [1983]; Robert [2004]; Bancal et al. [2007]), but a compensation phenomenon from the plant may also reduce the crop damage (Pinet et al. [2015]). Secondly, the timing of the arrival of NE at colonised crops is also a key driver of the efficiency of pest suppression and the limitation of crop yield losses (Costamagna et al. [2015]; Neuville et al. [2016]). Indeed, as the pest population growth rate is generally higher than the pest removal rate by NE, the latter should arrive rapidly after the pest colonisation event to regulate the pest dynamics. Thus, the crop sowing dates and the timing of both pest colonisation and NE arrival are key factors influencing the pest regulation and the limitation of crop losses, and this temporal sequence of events consequently plays an important role in the efficiency of the CBC strategy and the delivery of the pest control service.

The implementation of a CBC strategy to enhance pest control services can be achieved through habitat management by modifying, for example, the proportion of semi-natural habitats (SNH) at the landscape scale (Tschardt et al. [2007]; Holland et al. [2016]). Indeed, many arthropods involved in pest control disperse between habitats and across crop/non-crop interfaces in order to complete their lifecycle at spatial scales beyond the plot and farm levels (Rand et al. [2006]; Schellhorn et al. [2014]). SNH (e.g., woodlots, hedgerows, floral or grass strips) supply overwintering habitats, alternative food resources, and shelters for a wide variety of NE, and they can also play the role of reservoirs for NE during pest outbreaks in the surrounding crops (Landis et al. [2000]; Tschardt et al. [2007]). Increasing the SNH proportion in the agricultural landscape should therefore result in larger NE populations and lower distances between NE sources and crops, thus enhancing the visitation of colonised crops by NE.

Several reviews and meta-analyses have supported the significant positive effect of the SNH proportion in the landscape on the abundance of NE, but these studies also show a substantial variation in the response of the pest control service (e.g., Bianchi et al. [2006]; Chaplin-Kramer et al. [2011]; Veres et al. [2013]; Rusch et al. [2016b]). In particular, an increase in NE abundance does not necessarily result in higher pest control or yield (Chaplin-Kramer et al. [2011]). In a recent analysis, Karp et al. [2018] corroborated this variability across studies and across variables used to characterise the pest control service (e.g., NE abundance, NE predation activity, pest abundance, crop damage, crop yield) in response to the SNH proportion. Thus, while modifying the SNH proportion appears to be a promising CBC to enhance the pest control services, there are still important gaps in our understanding

of the mechanisms relating to the landscape structure and effective limitation of crop losses through CBC. Here, we seek to test how the temporal dynamics of the trophic interactions between crops, pests, and NE can affect the relationship between the landscape proportion of SNH and the pest control response. We also consider the influence of two functional ecological traits of importance in this context, namely the pest colonisation rate of the cropping landscape and the dispersal behaviour of NE. For this purpose, we developed a model that simulates the dynamics of a meta-population of NE and its impacts on the regulation of crop yield losses due to crop pests in an agricultural landscape comprised of both crops and SNH. To take into account the landscape-scale processes such as the dispersal of NE and pest dynamics, as well as the local-scale processes such as trophic interactions between crops, pests, and NE in crop fields and their consequences on crop yields, our model is spatially explicit and simulates the behaviour of NE populations located on crop fields, that interact with their environment. To evaluate the pest control service, we compute four distinct indicators : (i) the proportion of colonised crops visited by the NE; (ii) the mean delay between pest colonisation and NE arrival events in crops; (iii) the average crop losses per crop area unit; and (iv) the total crop yield at the landscape scale. We compare the responses of these indicators to the variation of the SNH proportion and the functional traits of the pest colonisation rate and NE dispersal behaviour.

3.3 Material and Methods

We describe the model using the ODD (Overview, Design concept, and Details) protocol (Grimm et al. [2006], Grimm et al. [2010]). Section 2.1 provides an overview of the model, Section 2.2 explains the design concepts, Section 2.3 depicts the initialisation, Section 2.4 describes the sub-models (procedures) and finally Section 2.5 explains the scenarios implemented for the simulation experiments. All the parameters are defined in table 4.1.

Although our model deals with the conceptualisation of a CBC strategy in an agricultural landscape, we also adapt it to the case of aphid pest control in annual crops (*i.e.*, winter wheat) by flying generalist predators (*i.e.*, ladybirds). This biological model is a classic of conservation biological control, because the scenario in which a dominant crop pest in an annual cropping system is regulated by a generalist predator is common in temperate agricultural areas, and has been largely covered in field studies dealing with habitat heterogeneity and pest control (*e.g.* Gardiner et al. [2009]; Caballero-López et al. [2012]; Megan Woltz and Landis [2014]). Referring to such biological model helped us to design processes, calibrate parameters, and discuss the results in relation to the relevant literature.

Cereal aphids are specialist herbivores (Dixon [1998]) and major insect pests in cereal crops in Northern Europe (Dedryver et al. [2010]). Each spring, aphids disperse from their overwintering locations and colonise cereal fields during the stem elongating stage. According to the species, the life stage and the morph, winged aphids are able to move through different modes of transport and on a continuum of spatial and temporal scales (Van Emden and Harrington [2017]). Migrations on large distances (sometimes on several dozens of kilometers) thanks to passive (wind transportation) and active flights are unfrequent events and generally

concern newly emerged alate aphids, while the most majority of flight events during the lifetime of aphids are on short distance, of the order of 20 m in favourable habitat and 100 m in poor habitat (Parry [2013]).

Ladybirds are common and generalist agricultural predators, although many species restrict their diets to one or few aphid species (Dixon and Dixon [2000]; Hodek et al. [2012]). They are holometabolous and pass through the following stages : egg, larva (the longer stage of the preimaginal development), pupa and adults. In temperate regions, ladybirds have often only one generation per year. The juvenile stage lasts around three weeks, while adults typically live around one year (Hodek et al. [2012]). Adults overwinter in non crop vegetation around crop fields, and fly to colonise crops early in the growing season, when prey densities begin to increase (Hodek et al. [2012]). Adults are highly dynamic across the landscapes, with substantial daily migration between fields, in order to localise food, such as plants colonised by aphids (Evans and Richards [1997]; Van Der Werf et al. [2000]). Individual ladybirds are not gregarious, but they are strongly attracted by preys, and as aphids are often clustered in agricultural areas, ladybirds also aggregate on crop areas with pests. Volatile cues are supposed to attract ladybirds at short distance, but detection of suitable patches on larger scales is still intriguing, and volatiles as visual cues could be involved (Lorenzetti et al. [1997]; Hodek et al. [2012]). Adults stop when preys are sufficiently abundant, in order to limit the important cannibalism of their larvae. The number of laid eggs is proportional to the density of aphids until a certain threshold, which modulates the final capacity of pest regulation (Hodek et al. [2012]). Adults generally fly away after laying eggs, in order to limit competition. Larvae are able to eat a large number of aphids, and they greatly contribute to the regulation of the aphid density and impact. Contrary to adults their mobility is very limited because they are not winged and as a consequence they generally stay on the crop plant they were born or only move to the immediately neighbouring plants.

3.3.1 Overview

Purpose

The purpose of this model is to simulate the influence of the temporal dynamics of trophic interactions between crops, pests, and NE on the response to pest control services while considering variations in the SNH proportion in the landscape. We also consider how two ecological traits, namely pest colonisation rate and NE dispersal behaviour, can affect this relationship.

State variables and scales

The agricultural landscape is represented by a spatial grid and discretised in 33 x 33 square cells. Each cell of the grid is characterised by its landcover, and can be either a SNH (*i.e.*, a non-cultivated and non-intensively managed element with woody, herbaceous, or natural vegetation) or a crop field (*i.e.*, a plot of annual crops such as winter wheat). We scale the cells to a size of approximately 1 hectare each, resulting in a square spatial domain of around 3 x 3 km. Such cell scale corresponds more or less to one field plot, which is the management scale

for landcover in agricultural landscapes. Furthermore, it is also compatible with dispersal processes of ladybirds, which are able to move from field to field at a daily rate (Hodek et al. [2012]; Evans and Richards [1997]; Van Der Werf et al. [2000]). A simulated agricultural landscape grid is characterised by a fixed proportion p of SNH cells, with a certain level of aggregation g .

In real landscapes, the total number of insects, pests or NE, present in such a cell area can be very great. For simplicity of modelling and computations, we do not model pest and NE individuals, but rather populations of insects covering one whole cell. Thus, one cell is always considered as free, occupied by pests, by NE or simultaneously by pests and NE, as in a meta-population model.

We assume that pest dynamics is implicit and deterministic, modelled as a pest colonisation rate of the crop cells at the landscape scale. Each day, a certain proportion of crop cells free of pests are thus colonised, according to a random spatial pattern. This random colonisation can be considered as the initial migratory flight on large distance of newly emerged aphids, through passive transportation and randomly landing on suitable crop cells. We assume that every colonised crop cell is covered by the same initial number of pest individuals. As aphids generally move on short distances after landing from their large initial flight, we also assume that pests cover the whole area of the colonised crop cell, but are not able to colonise other crop cells in the agricultural landscape, including the neighbouring ones. We therefore assume that the pest colonisation process is independent of the pest dynamics within the agricultural landscape.

Contrary to pests, we explicitly model NE populations, which allows us to investigate the interaction between the landscape features and the influence of NE dispersal behaviour. We assume that NE populations are large groups of individual NE covering one cell. All the NE populations have the same size and all the individuals of one NE population share the same characteristics : they have the same age, are on the same stage, die at the same time and have the same behaviour, in particular the same dispersal behaviour. We assume that NE populations can be either adult (all the individuals are adult) or juveniles (all the individuals are juvenile). As for ladybirds, adult NE are able to fly and they can move on long distances, from field to field. On the contrary, juvenile NE stay on the cell they were born until converting into adults, because they are not able to fly. We also assume that all the individuals of one juvenile NE population convert to adults at the same time, and as a consequence, when one juvenile NE population has grown enough, it is converted to one adult NE population. We assume that at the beginning of one season, a certain number of adult NE populations are located into SNH cells. As crops are colonised by pests during this period, adult NE populations are moving from cell to cell in order to find colonised crops. We therefore assume that all the individuals of one adult NE population move on the same direction. If ladybirds are not gregarious, they use a diversity of clues to find preys, for instance olfactory and visual one, and they are strongly attracted by such clues, aggregating on locations with preys. As a consequence, we assume that such individual dispersal behaviour, when considering a large number of insects located on the same field, can be modelled by the dispersal of

a whole population at the field spatial grain. Once one adult NE population has found a crop cell colonised by pests, the NE population stops, feeds and reproduces, giving birth to a new juvenile NE population. Only one new juvenile population is produced during each reproduction event, but one adult NE population can reproduce as many times as it finds a new colonised crop cell. After this reproduction event, the adult NE population moves from the crop cell, while the juvenile NE population stays on the crop cell, feeding on pest preys until converting into a new adult NE population able to fly. We also assume that when one adult NE population or one juvenile NE population stays on one crop cell, other adult NE populations can not stop on the same crop cell. Indeed, ladybirds avoid competition for preys, and limit the residence time or the number of laid eggs when their densities (juveniles and adults) are too high. During dispersal, adult NE populations suffer a mortality rate, due for instance to environmental factors or the lack of energy, and when a mortality event occurs, we assume that all the individual of the population die at the same time, resulting in the suppression of the whole NE population. At the end of the season, adult NE populations search for overwintering habitats and try to move in SNH, because juvenile and adult NE populations will not survive to the winter in crops. Like for crop cells, we assume that one adult NE population located on one crop cell covers the whole cell. SNH cells sharing at least one edge form a SNH cluster, and we assume that one cluster has a limited carrying capacity, *i.e.* only a limited number of adult NE populations located on this cluster will be able to survive after the overwintering period. This carrying capacity depends on the cluster size (the number of SNH cells) and of the carrying capacity of each crop cell, called K . For instance in our simulations $K = 0.5$ and each adult NE population requires two SNH cells of the cluster to overwinter. This means that adult NE populations will not be able to survive in isolated crop cells, and that the maximal number of adult NE populations that one SNH cluster can shelter during the overwintering period corresponds to the half of its own number of SNH cells. Finally, we also assume that one adult NE population lives one year, because ladybirds have also only one generation per year in temperate areas. As a consequence, we assume that if one adult NE population was born during the year y , it will die before the end of the year $y + 1$.

Furthermore, in order to depict the species interactions between crop plants, pests, and NE in crop cells during the year, each crop cell is characterised by a state variable, called S . This variable can take six states (figure 3.1) : (i) *pest-free* (*i.e.*, not yet colonised by pests); (ii) *non-detectable*, (*i.e.*, pests have only just colonised this crop cell, but the pest population size is still limited, so pests are not yet detectable by adult NE populations); (iii) *detectable* (*i.e.*, the pest population in the crop cell has grown enough to make detection possible by adult NE populations, but there is not yet NE settled on the cell); (iv) *occupied by adult NE* (*i.e.*, an adult NE population has found the pests and stopped in the crop cell in order to feed on them and reproduce, other adult NE population can not stop to feed nor reproduce on the cell); (v) *occupied by juvenile NE* (*i.e.*, after reproducing and giving birth to a new juvenile NE population, the adult NE population flies away, whereas juveniles remain in the crop cell and feed on the pests until converting into adults; as for the previous state, other adult NE population can not stop to feed nor reproduce on the cell); (vi) *regulated* (*i.e.*,

once the juvenile NE population becomes an adult NE population, this population flies away and the pest population on the cell is considered as controlled : this crop cell cannot be colonised again by pests before the end of the year or being attractive for other adult NE populations). Indeed, we assume that once one crop cell is colonised, the pest population on this cell is growing exponentially in absence of regulation. The sooner this colonisation event occurs, the more the pest population will grow and induce an important impact on crop yield. When one adult NE population stops and reproduces on one colonised crop cell, we assume that the regulation capacity of NE (or the proportion of pests they control) and the impact of pests on crop yield will depend on the delay between the pest colonisation and the arrival of NE. If NE arrive just after the pest colonisation, they will be able to suppress entirely the pest population and the impact on crop yield will be minimal. On the contrary, if they arrive later, they will only partially control pests and the impact on crop yield will be higher. However, even if the whole pest population was not suppressed, we assume that the remaining pests after NE location do not influence the colonisation of other crop cells in the landscape, nor the colonisation during the following year. Furthermore, in order to compute the crop yield losses resulting from these trophic interactions between crops, pests and NE, we have characterised each crop cell by two variables that collect the dates for the events of pest colonisation d_1 and the arrival of NE d_2 on this crop cell, because we assume that these timings are the drivers of the outcomes of the predator-prey dynamics (see section 2.2 Observations for details).

Process overview and scheduling

Each year is divided into three successive periods : (i) the *pest colonisation* period, (ii) the *take shelter* period, and (iii) the *overwintering* period. While the model proceeds at daily time steps during the two first periods, which continue for $D1$ time steps for pest colonisation (150 days in our simulations) and $D2$ time steps for take shelter (30 days in our simulations), the overwintering period is computed in a single time step. For each model time step, a certain sequence of events occurs, and the nature of these events depends on the period. Once the three periods are completed, a new year begins. This time scheduling and the corresponding sequences of events are shown in figure 3.2.

At the beginning of the *pest colonisation* period, adult NE populations are located in the SNH where they are overwintering. As soon as the *pest colonisation* period begins, pests colonise crops, with a speed according to the pest colonisation rate (procedure *PestColonisation*, section 2.4.1.2). Adult NE populations then leave the SNH and disperse within the landscape grid (procedure *Dispersing*, section 2.4.1.5). Whenever they move to a crop, they can experience mortality (procedure *Mortality*, section 2.4.1.4). Adult NE populations can not stop nor feed on crop cells already occupied by other NE, adults or juveniles. Once one adult NE population has found a crop colonised by pests but free of other NE (adults or juveniles), the NE population stops to feed and reproduces there. After l_2 days (7 days in our simulations, matching with the time for ladybirds to lay eggs after they mate), the adult NE population gives birth to one single population of juveniles (procedure *UpdateCropState*, section 2.4.1.3) and flies away (procedure *Dispersing*, section 2.4.1.5). The juvenile popula-

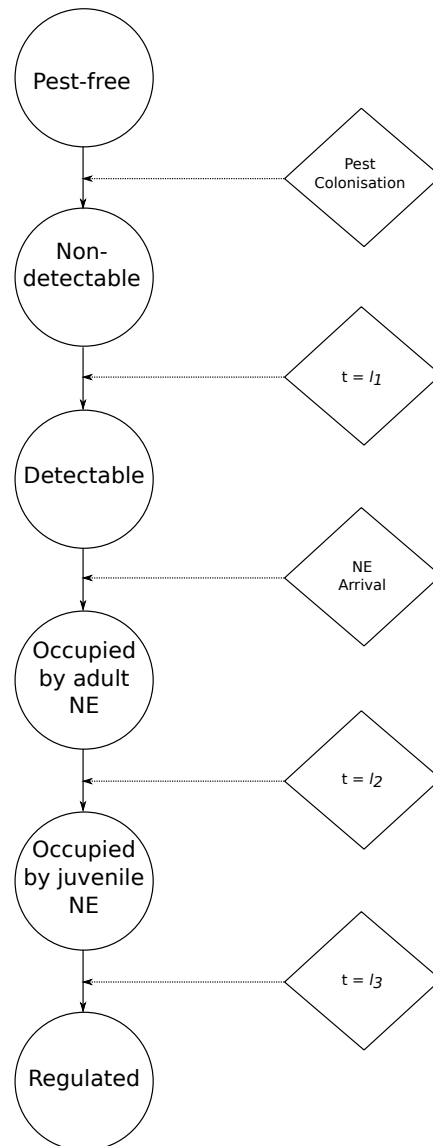


FIGURE 3.1 – Crop states (S) and transitions between states : Circles represent the successive states taken by the crop state variable S of crop cells, and diamonds the events triggering the state transitions, which are depicted by solid arrows. The crop states reflect the interactions between crop plants, pests, and NE in a given crop cell. The durations l_1 , l_2 , and l_3 respectively correspond to the time during which a pest population can grow without being detectable by NE, the time required by adult NE to feed on pests before giving birth to juveniles, and the time of the juvenile stage before converting into NE adults (see values in Table 1).

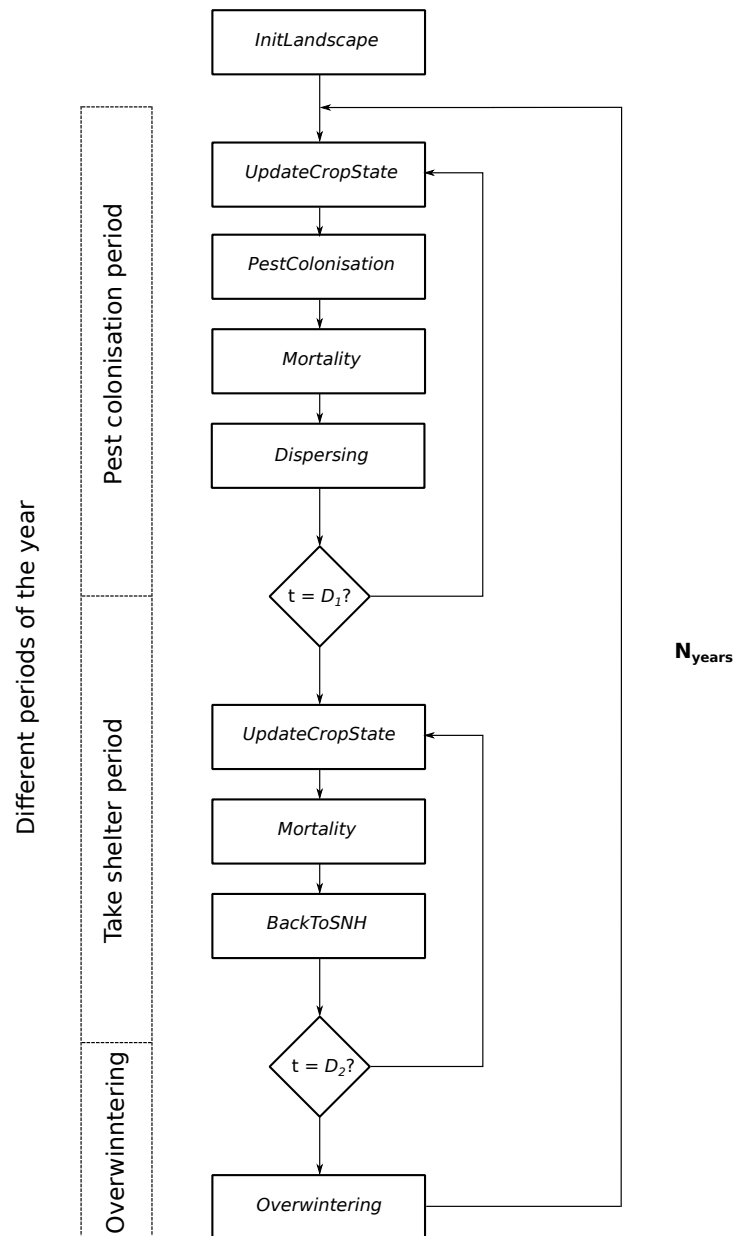


FIGURE 3.2 – Time scheduling : Flow chart for the simulation model. A simulation runs for N_{years} years, and each year is divided into three periods (see dashed rectangles on the left). During each period, successive procedures are run at each time step (rectangles and small solid arrows). Transitions between the pest colonisation period, take shelter period, and overwintering period are triggered by conditional events (diamonds and long solid arrows). The pest colonisation period lasts for D_1 days during which time adult NE populations disperse into crops in order to find crop cells colonised by pests, while the take shelter period lasts for D_2 days during which time adult NE populations try to reach SNH where they will spend the winter period. The values of D_1 and D_2 are defined in Table 1.

tion remains on the crop where it was born for l_3 days (21 days in our simulations, matching with the time for ladybird larvae to complete the whole juvenile stage), feeding on pests until converting into an adult NE population (procedure *UpdateCropState*, section 2.4.1.3), and then flying away to find other colonised crops (procedure *Dispersing*, section 2.4.1.5). The number of reproduction events for one adult NE population is not limited, and while the pest colonisation period has not ended the adult NE populations can give birth to new NE if they find detectable crops. As described above, these interactions between NE and pests on crops are included in the states of crop cells, the transitions between these states, and the timings of pest and NE arrivals (procedure *UpdateCropState*, section 2.4.1.3).

After $D1$ days (150 in our simulations), the *pest colonisation* period ends, and the *take shelter* period begins. During this period, adult NE populations no longer stop at crops, even if they are colonised by pests. Instead, adult NE populations move towards the SNH (procedure *BackToSNH*, section 2.4.1.6); they are still experiencing mortality during this movement (procedure *Mortality*, section 2.4.1.4). If juveniles convert into adults during this period (procedure *UpdateCropState*, section 2.4.1.3), they adopt the adult behaviour.

After $D2$ days (30 in our simulations), the *take shelter* period ends, and the *overwintering* period starts. Adult and juvenile NE populations die if they are still located in crops when this period starts. On the contrary, one adult NE population in the SNH can survive or die according to the carrying capacity of the SNH cluster where NE have found a shelter (procedure *Overwintering*, section 2.4.1.7).

3.3.2 Design concepts

Basic principles. NE are mobile agents, and during the season, adult NE populations move from SNH to crops in order to find pests and reproduce, and then they come back to SNH for overwintering. The pest dynamics are deterministic and modelled as a pest colonisation rate at the landscape scale. The interplay between the landscape structure (proportion and arrangement of SNH), its spatio-temporal dynamics (pest colonisation of the crops), and the dispersal behaviour of adult NE populations results in local species interactions between crops, pests, and NE. Species interactions involve a temporal sequence of events : firstly the pest colonisation followed by the arrival of adult NE populations. In each crop cell, the final yield losses depend on the timing of these events.

Emergence. The main emergent properties are the movement and dynamics of the meta-population of adult NE populations, as well as the delivery of the pest control service.

Interactions. We considered trophic interactions between crops, pests, and NE. We also considered competition between NE, as one adult NE population cannot stop and reproduce in crop cells already occupied by other adult or juvenile NE population. Adult NE populations also compete for SNH during overwintering, and every cluster of SNH cells has its own limited carrying capacity that determines the final number of adult NE populations surviving the winter period in the cluster (each SNH cluster can shelter a maximum number of adult NE populations equal to : $number\ of\ cells\ in\ the\ cluster * K$, where K is the carrying capacity of

one SNH cell, with $K = 0.5$ in our simulations).

Stochasticity. For each simulation, we generated a new virtual landscape characterised by the indicators of SNH proportion p (between 0 and 95% of SNH cells) and aggregation g ($g=9$, corresponding to the strong aggregation of SNH cells) according to the given simulation scenario. We chose in our scenarios to focus on landscapes with a strong aggregation of SNH ($g = 9$), and only the SNH proportion was varying. In order to deal with the stochasticity, we repeated each scenario (a combination between the values for SNH proportion, pest colonisation rate and dispersal behaviour) 150 times (see Section 2.5).

During the initialisation step, the allocation of adult NE populations (initial number $n = 25$) in SNH cells is randomly chosen. Furthermore, the spatial assignation of pest-colonised crops during the *pest colonisation* period is also randomised among the crops that are not yet colonised.

The mortality of adult NE populations associated with their movement in crops is modelled using a Bernoulli trial ($m = 0.1$). During overwintering, adult NE populations that die are randomly chosen when the carrying capacity of the SNH cell cluster is exceeded ($K = 0.5$).

Observation. We simulated the abundance of NE populations (adult and juvenile populations) over time, as well as the abundance of crops with the different states S (pest-free, non-detectable, detectable, occupied by adult NE populations, occupied by juvenile NE populations, regulated). To evaluate the pest control service delivery during a year, we used four distinct indicators : (i) the visitation rate, which is the fraction of crop cells colonised by pests that are also visited by NE ; (ii) the mean time elapsed between the pest colonisation date and the arrival date of one adult NE population in each crop cell ; (iii) the average crop losses in crop cells due to the crop-pest-NE interactions ; and (iv) the total crop production at the landscape scale.

To compute the final crop yield (Y) of a given crop cell at the end of the year, we considered the difference between a theoretical and maximal crop yield in the absence of pests and the actual crop loss value due to pests (Ψ) :

$$Y = 100 - \Psi \quad (3.1)$$

The actual crop losses (Ψ) of a given crop cell is the difference between the theoretical crop loss due to pests in the absence of regulation (Ψ_{th}) and the reduction of crop losses due to the regulation by NE ($\Delta\Psi \cdot \Psi_{th}$), where $\Delta\Psi$ is the reduction coefficient of crop losses :

$$\Psi = \Psi_{th} \cdot (1 - \Delta \cdot \Psi) \quad (3.2)$$

The theoretical crop losses (Ψ_{th}) of a crop cell colonised by pests depicts the response of yield to the crop-pest interactions, in absence of regulation by NE. This value is a decreasing function of the date of arrival of pests, d_1 , at the crops (Fig. SA1, Appendix A) :

$$\Psi_{th}(d_1) = M_1 \cdot e^{Q_1 \cdot (d_1 - 1)} \quad (3.3)$$

where M_1 is the maximal theoretical crop losses and Q_1 a time reduction coefficient. If pests have not colonised the crop cell, then $\Psi_{th}=0\%$. The function decreases with time, meaning that the later the pests colonise crops, the less crop losses they will induce. We thus assumed that the later the pests colonise the crops, the less time they have to grow in terms of population size, and the less damage they will inflict on the crop plant (Robert [2004]; Bancal et al. [2007]).

The reduction of crop losses ($\Delta\Psi \cdot \Psi_{th}$) is the consequence of the regulation of the pest population growth by NE when they stop at a colonised crop. $\Delta\Psi$ is the reduction coefficient of crop losses, and this value is a function of the time ($d_2 - d_1$) elapsed between the pest colonisation and the arrival of one adult NE population (Fig. SA2, Appendix A) :

$$\Delta\Psi(d_2 - d_1) = \frac{1}{100} \cdot (M_2 \cdot \frac{1}{e^{-Q_2 \cdot (d_2 - d_1 - h)} + 1} + M_3) \quad (3.4)$$

where M_2 is the maximal capacity of crop loss reduction by the NE regulation, h the time required for the crop losses to reduce to half of its maximum value, M_3 the minimal capacity, and Q_2 the time reduction coefficient. The later the adult NE population stops and reproduces at a crop cell after its colonisation by pests, the less these NE are able to regulate the pests and reduce the crop losses. This mechanism has been shown in manipulative studies, where an early colonisation of crop fields by NE during the *pest colonisation* period was related to a better pest suppression. Indeed, early colonisation by NE slows pest population growth before it reaches an exponentially increasing trajectory (Ives and Settle [1997]; Hopper et al. [1995]).

Finally, the total crop production at the landscape scale can be computed at the end of the year by summing the yield of each crop cell. SNH cells do not supply any yield.

3.3.3 Initialisation

For each simulation, a landscape grid is initialised (procedure *InitLandscape*, section 2.4.1.1), and an initial number of adult NE populations (initial number $n = 25$) are randomly located in the SNH. After this initialisation, the model can simulate several years (*Nyears*, with here $Nyears = 20$ years) of data.

3.3.4 Submodels

Procedure *InitLandscape*

This procedure generates a virtual landscape with an assigned proportion of SNH, p (0 – 95%, from 5% to 5%), and their level of aggregation, g (we focused only on landscapes with strong aggregation of the SNH cells, *i.e.* $g = 9$). This aggregation parameter is related to the average number of SNH cells neighbouring each SNH cell (Moore neighbourhood) : the lower values of g indicate a landscape with scattered SNH, while higher values of g indicate a

landscape with very clustered SNH. The procedure first creates a two-dimensional landscape grid with the proportions p of SNH cells and $(1 - p)$ crop cells, according to a totally random spatial pattern. At each iteration of the algorithm, the parameter g is calculated. If the calculated g is lower than its target value, it means that the SNH cells should be more aggregated, and a SNH cell with lower number of SNH neighbours is switched to a crop cell, and a crop cell close to a SNH cell with higher SNH neighbours is switched to crop. The opposite if g is higher than its target value. Iterations stop when the calculated g and its target value are sufficiently close (their difference is lower than a precision threshold put equal to 0.1 in our simulations). Since not all the values of g are possible for given p , it is possible that the algorithm does not converge. Therefore, another condition for stopping the algorithm is if 1500 iterations are reached, which is generally more than sufficient in a 33×33 cells landscape. Once the grid is created, this procedure also identifies the clusters of SNH (group of semi-natural cells that share at least one edge). Cells other than SNH are crops, and they are characterised by the state $S = \textit{pest-free}$. Finally, adult NE populations are randomly allocated on SNH (initial number $n = 25$).

Procedure PestColonisation

In this procedure, a fixed proportion I of the crop cells is selected for every daily time step of the *pest colonisation* period to be colonised by pests (figure 3.1). This parameter I is called the *pest colonisation intensity*, and it drives two aspects of the pest dynamics, which correspond to the total number of crop cells colonised throughout the year, and the colonisation speed. In our simulations, I was varying between 1 and 8 (*i.e.* between 1 and 8% of the total of crop cells are colonised by pests every daily time step, until all the crop cells are colonised), which are strong rates as all the crop cells have been colonised during a year. Furthermore, we adopted a spatial random pattern for the pest colonisation, and the crops that are converted from *pest-free* to *non-detectable* are randomly chosen from among the *pest-free* crops. For the sake of simplicity, we do not consider the role of a pest spreading from cell to cell (potentially due to the proximity and short distance active movements) or the potential role of SNH acting as sources of pests (Tschardt et al. [2016]). Considering the specific case of aphids, this pattern can correspond to passive wind transportation over long distances from outside the landscape, without the capacity to control the landing with precision; this is sometimes called “aphid rain” (Parry [2013]).

Procedure UpdateCropState

This procedure considers the transitions of a crop cell to the different states. These transitions are driven by conditions based on the interactions between crops, pests, and NE as well as temporality (see Section 2.1.2 and figure 3.1). Once a *pest-free* crop has been selected to be colonised by pests (procedure *PestColonisation*), the procedure *UpdateCropState* converts the crop to the *non-detectable* state. We assume that the size of the initial pest population colonising a crop is very limited, and consequently, NE are not able to detect these pests. The pest population can grow until it reaches a detectable size, which occurs after l_1 days (7 days in our simulation). This temporal condition allows the crop to transition from the *non-detectable* to the *detectable* state. Once one adult NE population has stopped at a *detec-*

table crop, the procedure converts the cell to the state *occupied by adult NE*. After l_2 days (7 days in our simulations) spent on the crop, the adult NE population gives birth to one juvenile population and leaves the crop, which induces the crop's transition to the state *occupied by juvenile NE*. These juveniles feed on pests and grow on the crop during l_3 days (21 days in our simulations), and then convert to an adult NE population which leaves the cell. The crop is then converted to the *regulated* state, which forbids any new pest colonisation until the end of the year. In addition to the transitions between crop states, the procedure *UpdateCropState* retains, for any crop cell, the dates d_1 and d_2 , respectively corresponding to the pest colonisation of the crop cell and the arrival of the first adult NE population while the crop cell is in the state *detectable*.

Procedure Mortality

For every dispersal movement during the two successive periods of the *pest colonisation* or *take shelter* periods, we define m as the mortality probability of adult NE populations, due to external events or lack of energy. As we assume that all the individuals of the same NE population face the same events on the same moment, all these individuals die on the same time, resulting in the suppression of the whole NE population. Mortality is modelled as a Bernoulli trial.

Procedure Dispersing

This procedure rules the movements of adult NE populations during the first period of the *pest colonisation* period. During this period, and at every daily time step, adult NE populations can orient themselves towards a directional cell and then move to the adjacent cell in the same direction as this directional cell, according to the Moore neighborhood (*i.e.* a central cell and the eight cells which surround it on a two-dimensional square lattice), which allowed for diagonal movements. Adult NE populations move if they have not found a *detectable* crop where they can stop and reproduce, or as soon as they have reproduced in order to find another *detectable* crop. To orient themselves, adult NE populations can evaluate the cells around their current location according to a distance radius R , and they must pick one directional cell in this radius. Two distinct dispersal behaviours are then possible. In the case of *random* dispersal, NE randomly move to a directional cell in the radius. In the case of *oriented* dispersal, NE can detect *detectable* crops in the radius and identify the crop with the largest pest population (*i.e.*, the crop colonised for the longest time) in order to choose it as the directional cell.

Procedure BackToSNH

This procedure determines the movements of adult NE populations during the second period of the year known as the *take shelter* period. During this period, adult NE populations try to find a SNH to overwinter. At every daily time step of this period, we consider that adult NE populations detect the closest SNH from their current location, orient themselves towards it, pick the neighbouring cell to their current location in the same direction as the closest SNH cell, and then move to it.

Procedure Overwintering

This procedure considers the mortality of NE during overwintering. As there is one generation of NE per year, adult NE populations that were born during the previous year die. As NE can only overwinter in the SNH, not in crops, the juvenile and adult NE populations that are still in crops during the transition between the *take shelter* and *overwintering* periods also die. During the *winter* period, the adult NE populations located in a SNH overwinter. The SNH clusters have a limited carrying capacity in terms of resources, which could limit the total number of NE surviving the *winter* period in a cluster. Then, for every SNH cluster, the procedure computes the total number of adult NE populations that are located in the cluster and compares this number to the carrying capacity of the cluster, which equals the total number of SNH cells in the latter by the carrying capacity of SNH cells, called K (with $K = 0.5$ in our simulations). If the number of adult NE populations is greater than the carrying capacity of the SNH cluster, the adult NE populations in excess are randomly chosen among the ones in the cluster and then die. The surviving adult NE populations are then randomly dispatched on the SNH cells in the cluster.

3.3.5 Scenarios for the simulation experiments

We considered six scenarios according to a factorial design based on the distinct levels for the pest colonisation rate ($I = 2, 4, 8$) and the dispersal behaviour of adult NE populations (*random* or *oriented*). For each scenario, we varied the SNH proportion (p) between 0 and 95% (at intervals of 5%), in order to understand the influence of the SNH proportion given the pest colonisation rate and the dispersal behaviour of adult NE populations. We focused on landscapes with a strong aggregation of SNH ($g = 9$). Each combination – pest colonisation rate x dispersal behaviour x SNH proportion – is repeated 150 times in order to cope with stochasticity. Parameters are set with the same values for every run (see Table 1). We stopped the simulations after $N_{years} = 20$ years to be sure that the dynamics of the pest-NE system enter a phase of permanent regime. We obtained the outputs described in the Observation part of the Design Concepts section, taken from the end of the seventh year and that we used for figures. We used NetLogo 6.0.2 (Wilensky [1999]) for running the scenarios and R Core Team [2020] for the results.

TABLEAU 3.1 – Parameters used in the simulation model

Parameter name	Parameter description	Range	Units
p	Proportion of SNH cells in the landscape grid	0–100	%
g	Range of aggregation for SNH cells from the most fragmented to the most aggregated.	9	<i>n. u.</i>
D_1	Duration of the period known as the <i>pest colonisation period</i> .	150	days
D_2	Duration of the period known as the <i>take shelter period</i> .	30	days
N_{years}	Total number of years simulated during one repetition.	7	years
I	Pest colonisation intensity, i.e., the proportion of the initial stock of crop cells that is colonised, for every time step.	1–8	% of crop cells per days
l_1	Duration of the latent period for a crop cell colonised by pests during which time the crop cell is non-detectable by adult NE populations.	7	days
n	Initial number of adult NE populations when the simulation starts.	25	adult NE populations
l_2	Number of days that one adult NE population must spend in a crop cell colonised by pests before giving birth to juveniles.	7	days
l_3	Duration of the juvenile stage for one juvenile NE population before converting into one adult NE population.	21	days
m	Mortality rate for adult NE populations in crops when moving to a crop patch.	0.1	adult NE populations per day
K	Carrying capacity for a SNH cluster cell during overwintering.	0.5	adult NE populations per cell
R	Number of cells evaluated by one adult NE population around it before moving.	9	cells
M_1	Maximum theoretical crop loss in a crop cell due to pest damage.	90	%
Q_1	Decay coefficient for theoretical crop loss in the absence of regulation.	-0.01	days ⁻¹
M_2	Maximum reduction rate of crop loss due to the regulation of pests by NE	90	%
M_3	Minimum reduction rate of crop loss due to the regulation of pests by NE.	5	%
Q_2	Decay coefficient for the reduction rate of crop loss due to the regulation of pests by NE.	-0.3	days ⁻¹
h	The time required for the crop losses to reduce to half of its maximum value	15	days

3.4 Results

Figures 3A and 3B show the proportion of crops colonised by pests and then visited by adult NE populations during the final year of the simulation, known here as the visitation rate. This visitation rate increases with the SNH proportion and reaches 100% for both NE dispersal behaviours and all the pest colonisation rates. However, NE dispersal behaviour has an influence on the relationship between the SNH proportion and visitation rate, since NE are more efficient in visiting colonised crops when the dispersal is *oriented* rather than *random*. Furthermore, the minimal SNH proportions needed to reach 100% of visits are 25% and 50% for *oriented* and *random* dispersal, respectively. Before reaching the plateau of 100% of visits for colonised crops, the pest colonisation rate has a slight influence on the visitation rate for a given SNH proportion. Thus, the higher the pest colonisation rate, the higher the visitation rate, but this effect decreases when the pest colonisation rate increases. The pest colonisation rate does not influence the value of the SNH proportion that makes 100% of visits possible. Finally, but only in the case of *random* dispersal, the visitation rate decreases when the SNH proportion becomes extreme (> 85%).

Figures 3C and 3D show the average time delay between colonisation date and NE arrival (for crops colonised by pests and visited by NE). For any scenario of dispersal behaviour and pest colonisation rate, this delay initially decreases when the SNH proportion increases up to a minimum, and then starts to increase for the highest SNH values. Thus, there is always a SNH proportion value minimising this delay between pest colonisation and NE arrival. It is important to note that these SNH proportions are much higher than those making it possible to reach 100% of visits of colonised crops (compare Fig. 3A and 3C, or 3B and 3D). Furthermore, adult NE populations with an *oriented* dispersal behaviour arrive at colonised crops much faster than those with a *random* dispersal. On the contrary, the

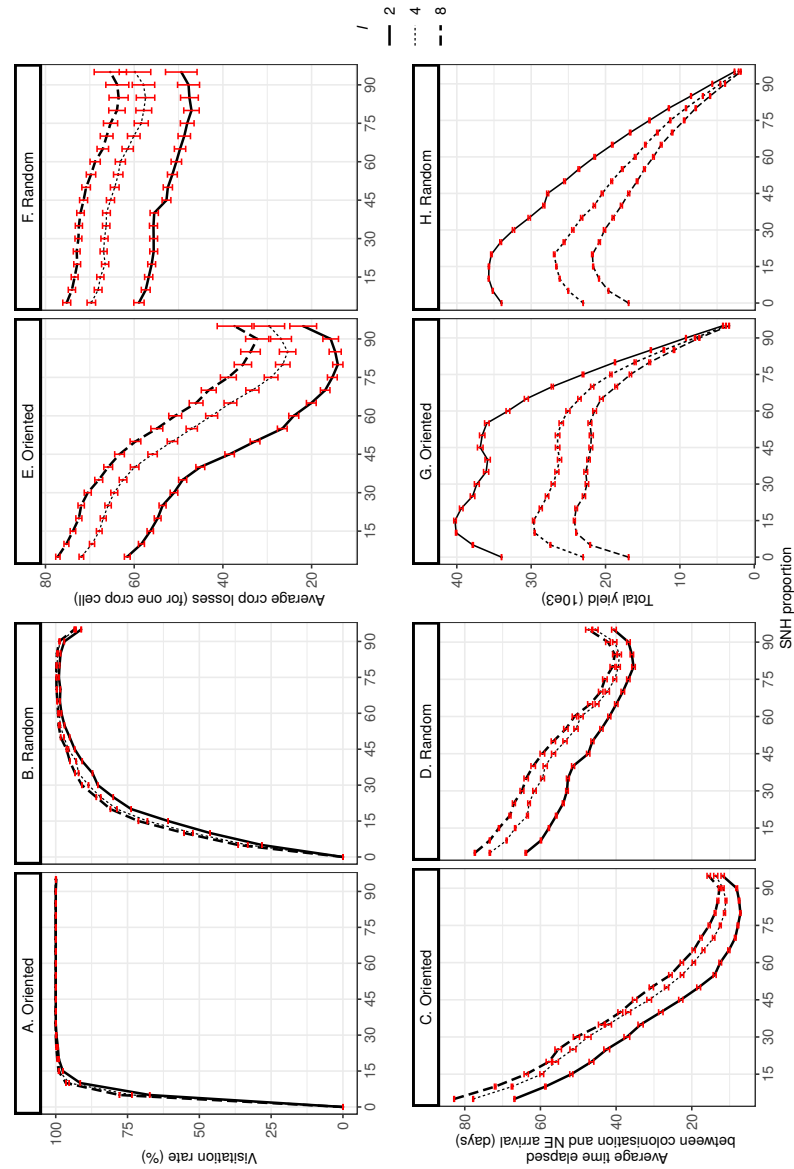


FIGURE 3.3 – Effect of the SNH proportion on (i) the NE visitation rate of crop cells colonised by pests, (ii) the average delay between pest colonisation and the arrival of adult NE populations at crop cells, (iii) the average crop losses for one crop cell, and (iv) the total yield at the landscape scale at the end of the year and for different values of the pest colonisation rate I . Facets correspond to the dispersal behaviour that was implemented during the simulation. Dots represent the means for 150 simulations, while the red vertical bars show the standard errors of the means (for each combination of SNH proportion \times Pest colonisation rate \times Dispersal behaviour). Outputs are taken from the 20th year after the beginning of the simulation.

influence of the pest colonisation rate is slight : the SNH proportion that minimises the delay is somewhat lower for the lower pest colonisation rate, while the delay is higher for the higher pest colonisation rate for a given SNH proportion.

Figures 3E and 3F show the response of the simulated average yield losses on crop fields to the increasing SNH proportion. Losses decrease with the SNH proportion up to a minimum, and then increase for the higher proportions. We can note a parallel with the mean delay between pest colonisation and NE arrival, since the shapes of the responses to the increasing SNH proportion and the SNH proportion values that minimise the two indicators are very close (compare Fig. 3C and 3E, or 3D and 3F). On the contrary, while the visitation rate was maximal (100% of visits of colonised crops) when the proportion exceeded 25% (*oriented*) or 50% (*random*), losses still decreased when the SNH proportion increased (compare Fig. 3A and 3E, or 3B and 3F). Thus, the reduction of losses when increasing the SNH proportion from 0% to around 75-80% is essentially due to the faster arrival of adult NE populations after the pest colonisation as opposed to a better visitation rate. According to the pest colonisation rates, the differences in losses for a given SNH proportion are greater in comparison with the mean delays. This is due to the faster crop colonisation by pests in association with higher pest colonisation rates. Similarly to the mean delay, the pest colonisation rate has a slight influence on the SNH proportion that minimises the losses, while a higher pest colonisation rate is associated with a higher SNH proportion (from 80% to 90% for colonisation increasing from low to high values). Furthermore, similarly to the delay, the adult NE populations with an *oriented* dispersal are better able to reduce the crop losses, because they arrive at the colonised crops faster than the adult NE populations with a *random* dispersal. However, the dispersal behaviour does not influence the SNH proportion that minimises the losses.

Figures 3G and 3H show the simulated yield at the landscape scale, or the total yield, which is the sum of the yields for all the crop fields of the landscape. For any scenario, the total yield globally increases with the SNH proportion up to a maximum and then decreases for higher proportions. Consequently, there is always a SNH proportion that maximises the total yield. However, these values are much lower than those that minimise the average crop losses per crop field (compare Fig. 3G and 3E, or 3H and 3F). For instance, for the adult NE populations with an *oriented* dispersal, while the losses were minimised for SNH proportions around 80%, the total yield is maximised for SNH proportions around 10-20%. Indeed, while the increasing SNH proportion resulted in a better regulation of pest damage (better yield per crop cell), such benefits were balanced by the conversion of the cropping area to SNH (lower number of crop cells producing a crop yield), and finally for the highest SNH proportions the yield reduction due to the landcover conversion outperforms the gains due to better pest damage regulation. Furthermore, the total yield is maximised for a lower proportion when the dispersal is *oriented* as opposed to *random*, and, for a given proportion, the total yield is higher for *oriented* adult NE populations. Compared to *oriented* dispersal, *random* dispersal is less efficient in terms of finding colonised crops and reducing losses. As a consequence, while the production loss due to the conversion of crops to SNH is the same in *random* than in *oriented* dispersal, the gain of regulation is lower for *random* dispersal compared to *oriented*. Here again, the pest colonisation rate has a slight influence on the SNH proportion that

maximises the total yield, while a higher pest colonisation rate is associated with a higher SNH proportion (especially for *oriented* adult NE populations).

3.5 Discussion

Many field studies have shown that modifying the SNH proportion in an agricultural landscape is a promising management strategy for pest control, since it promotes CBC (Tschardt et al. [2005]; Bianchi et al. [2006]; Chaplin-Kramer et al. [2011]; Veres et al. [2013]; Rusch et al. [2016a]). However, its efficacy and robustness are still debated (Karp et al. [2018]), and the underlying mechanisms are not well understood (Begg et al. [2016]). Our study thus aimed to better understand the consequences of increasing the SNH proportion on the dynamics of NE, the associated pest regulation, and finally, the crop yield.

Firstly, our model simulates the positive response of the pest control service to the increased SNH proportion in the landscape. In our simulations, increasing the SNH proportion results in a reduction of crop yield losses per crop cell until the extreme SNH proportions. This reduction is explained by both an increase in the NE visitation rate of pest-colonised crops and the faster arrival of adult NE populations after the pest colonisation event. Higher visitation rates and faster arrival times may be the result of either a mass effect for NE, because increasing the SNH proportion also increases the capacity of the landscape to sustain a larger adult NE populations abundance, and a distance effect, because the crops to be protected are, on average, closer to the SNH, which is the starting location of adult NE populations at the beginning of the *pest colonisation* period. However, for very high SNH proportions ($> 75\%$ in our simulations), simulations show a shift in the pest control response to the SNH proportion, and the average crop losses even start to increase with the SNH proportion. Indeed, for these very high SNH proportions, the low dispersal capacity of adult NE populations makes it difficult for them to detect and disperse to colonised crops. Second, our characterisation of the pest control service using four indicators (visitation rate, mean delay, average crop loss, and total yield) allows us to explain the interplay between the influence of the temporal dynamic of trophic interactions and the landscape structure. While low SNH proportions maximise the visitation rate of pest-colonised crops by adult NE populations, the influence of the temporality of the pest colonisation and arrival of adult NE populations on the crop yield value results in much higher SNH proportions to optimise the average crop losses per crop cell. Thus, the optimal SNH proportion for the average crop losses per crop cell is closer to that used for the mean delay than for the visitation rate. However, while increasing the SNH proportion results in a better average efficiency of the pest control service in crop cells, at the landscape scale the loss of productive area due to the conversion of crops to SNH constrains the optimal SNH proportion for the total yield, which is always lower than the proportion for optimising the average crop losses. Finally, our study also highlights the interactions between the landscape structure and ecological traits as well as their influence on the pest control service. Adult NE populations that disperse with an *oriented* movement are much more able to deliver a pest control service than those that randomly disperse. We also found that the optimal SNH proportion for each indicator greatly changes with the dispersal behaviour. The pest colonisation rate also changes the magnitude of the pest control response

and slightly influences the optimal SNH proportion for a given indicator.

In our simulations, the SNH proportion that maximises the visitation rate is much lower than the proportion that minimises the average crop losses. The model was able to capture this difference between visitation rate and field crop losses, because we took into account the temporal aspects of the trophic interactions between crops and pests on the one hand, and between pests and NE on the other. To do so, we used both a pest damage function, defining yield loss as a function of the pest colonisation date, and a pest damage regulation function, defining the reduction of yield gain due to the NE regulation as a function of the time delay between pest colonisation date and the arrival of one adult NE population. The two functions used were theoretical, so it will be useful to calibrate them with data. However, calibrated functions are scarce, especially those concerning the regulation of crop losses due to NE, and they are often developed in a pesticide application environment (*e.g.*, Zhang and Swinton [2006]). Reviews of field studies dealing with the implementation of CBC (*e.g.*, Chaplin-Kramer et al. [2011]; Veres et al. [2013]) have underlined the lack of field evaluations for the consequences of the pest-enemy dynamics in terms of crop damage and crop yield losses. Furthermore, the data collected in such field studies are often snapshots and ignore the temporal variations within a season (Shackelford et al. [2013]; Karp et al. [2018]). This makes it difficult to calibrate such functions a posteriori, and as a result, new data are required under a dedicated experimental design. This data could also be used to improve existing ecological production functions for the pest control service or even build new ones such as the function developed by Jonsson et al. [2014] for predicting the impact of landscape composition and land use changes on cereal aphid regulation and crop losses. Such ecological production functions are able to capture the effect of semi-natural habitats on the pest control service, and could be coupled to forecasting models (see for instance Orozco-Fuentes et al. [2019]), and assessment methods for pest control strategies (Kunegel-Lion et al. [2019]) in order to implement more efficient spatial management strategies to control pests, including landscape design for preventing pest outbreaks.

We found that there is a massive heterogeneity in the SNH proportions optimising each visitation rate, the field crop losses, and the total yield at the landscape scale. From a management point of view, it follows that the optimal landscape structure could vary according to the optimisation target. The first consequence in terms of concrete applications is that the use of indicators such as visitation rate is insufficient to report the pest control service and its consequences for crop yields. As observed above, this relates to the collection of data measuring not only the abundance of pests and enemies but also the consequences on crop yield. Such data is costly to collect, although it was argued that focusing on outcomes and not only on processes would be relevant to help farmers perceive the potential benefits of ecological intensification, which could in turn facilitate the adoption of innovative practices (Kleijn et al. [2018]). The second consequence results from the higher SNH proportion that optimises the field crop losses compared to the proportion that maximises the total yield at the landscape scale. This difference results from converting productive crop areas into SNH. Yet the costs associated with converting crop areas into SNH include other aspects, since the implementation, restoration, and management of such agro-ecological infrastructures can be

expensive. For instance, Long and Anderson [2010] estimated the cost of a 305 m hedgerow to be around US\$4,000 in California. However, standardised costs for these infrastructures, in a large diversity of contexts, are scarcely available, and given the difficulty of estimating the potential benefits derived from the ecosystem services, very few robust economic evaluations have been conducted to date (see, however, Morandin et al. [2016]). The fact that the optimal SNH proportion for crop yield at the landscape scale is always lower than the proportion for field crop losses suggests that from the landscape perspective, it is more profitable to target the former and share the benefits as opposed to attempting to minimise the crop losses for individual fields. Such a situation is possible if the collective and coordinated management of the landscape is implemented in order to take into account the interdependencies between farmers due to the movement of insects involved in the pest control service (Cong et al. [2014]). However, the current management of agroecosystems still tends to be globally managed at the farm and individual scales, and the shift towards landscape management would require key socio-technical obstacles to be overcome (Salliou et al. [2019]). Methodological progress in participatory design can help in overcoming these obstacles to plan the coordination between farmers and apply ecological knowledge from science and stakeholders in order to design agricultural landscapes that enhance the pest control service (Landis [2017]; Berthet et al. [2019]; see the example of Hoeksche Waard in the Netherlands, Steingröver et al. [2010]). Finally, our results point to the need for different landscape structures according to the pest dynamics and types as well as the associated NE. Indeed, the model shows that both the dispersal behaviour of NE and the pest colonisation rate influence the impact of SNH on the pest control service and the optimisation of landscape structure to maximise the pest regulation. In the simulations, *oriented* enemies are much more able to deliver a pest control service for low and intermediate SNH proportions, while the optimal SNH proportions are very different for the two tested dispersal behaviours. This suggests that we should pay attention to the ecological traits of targeted NE when implementing habitat management for CBC. Rather than totally random, the foraging behaviour of generalist predators is expected to be more or less oriented, not only at short distance but also for larger scales. Ladybirds are highly dynamic across the landscapes and they are able to use a diversity of cues (olfactive, visual...) to orient themselves during foraging for aphid preys (Hodek et al. [2012]). Even if the long distance searching behaviour of ladybirds need further investigation, visual cues (e.g. host discolouration from aphid damage) might act over large distances and help ladybirds to find suitable patches (see Lorenzetti et al. [1997]). Also, the mobility of NE varies greatly between generalists and specialists (Chaplin-Kramer et al. [2011]), and between flying and walking enemies (Sivakoff et al. [2012]), resulting in very different dispersal patterns according to the predator species. Such ecological traits could interact with landscape features, and for instance Kareiva [1987] found that habitat fragmentation impaired the searching ability of *C. septempunctata* adults foraging in experimental arrays of goldenrod, with isolated aphid populations. Higher pest colonisation rates reduce the pest control service, and this requires higher SNH proportions to reach the optimum of any indicator. In this model, the pest colonisation rate is independent of the trophic regulation due to NE, also known as “top-down effects”. Several other factors can influence this rate such as the pest identity, environmental and climatic conditions, and “bottom-up effects”, which describe the consequences of pest

resource dynamics within the landscape. The latter effect notably results from the spatio-temporal pattern of the crop mosaic (Vasseur et al. [2013]). Consequently, the modification of the SNH proportion and the management of the crop mosaic are two potentially interactive levers to lower the pest pressure (Rusch et al. [2013]).

Mechanistic models such as ours are useful for identifying the key features of the landscape structure and the trophic system impacting the relationship between landscape management and the pest control service. According to this objective, our framework could be improved by including the influence of the dynamics of the crop mosaic and the diversity of NE. The spatio-temporal heterogeneity of the crop mosaic can directly influence the pest dynamics (bottom-up effects) or indirectly influence the NE dynamics and thus the potential of regulation. Furthermore, it could be easier for farmers to manage the crop mosaic than manipulate the SNH proportion (Kleijn et al. [2018]). Also, crops are often colonised by a complex of pest species, regulated by a complex of NE, as opposed to only one predator species (Schellhorn et al. [2015]). These complex trophic networks can integrate a diversity of interactions, including competition or intra-guild predation between enemies, which may have a negative influence on pest control (Martin et al. [2013] and Martin et al. [2015]). Finally, other regulating services delivered by arthropods such as pollination are important in terms of the wide diversity of crops (Kremen et al. [2007]). Habitat management at the landscape scale can also influence the dynamics of the meta-populations of native insect pollinators and the delivery of pollination services (Kennedy et al. [2013]; Rader et al. [2016]). Our modelling framework can be also adapted to investigate the joint response of the two services to the landscape design and management.

3.6 Conclusion

Our results emphasise the importance of the interplay between the landscape structure and the temporality of the biological control function in order to influence the delivery of pest control services. Increasing the SNH proportion at the landscape level enhances the visitation rate of pest-colonised crop cells, but it also reduces the delay between the pest colonisation and NE arrival at the crop fields. In our simulations, the average crop losses and total yield essentially depend on the delay for all the crop cells rather than on the visitation rate. However, while increasing the SNH proportion can enhance the delivery of pest control services to individual crop cells until very high SNH proportions are reached, the conversion of productive crop area into SNH results in a trade-off, as the SNH proportion optimising the total yield at the landscape scale is much lower than that optimising the pest control at the cell scale. Overall, our results suggest that improving our knowledge about the ecology of NE or the relationship between crop yield losses and the timing of events such as pest colonisation and NE arrival will help in the design of agricultural landscapes in favour of pest control with adequate SNH proportions.

3.7 Références

- Amoako-Atta, B. and Omolo, E. O. (1983). Yield losses caused by the stem-/pod-borer complex within maize–cowpea–sorghum intercropping systems in Kenya. *International Journal of Tropical Insect Science*, 4(1-2) :39–46. 74
- Bancal, M.-O., Robert, C., and Ney, B. (2007). Modelling Wheat Growth and Yield Losses from Late Epidemics of Foliar Diseases using Loss of Green Leaf Area per Layer and Pre-anthesis Reserves. *Annals of Botany*, 100(4) :777–789. 74, 84
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G. L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J. K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S. D., and Birch, A. N. E. (2016). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*. 6. 72, 74, 91
- Berthet, E. T., Bretagnolle, V., Lavorel, S., Sabatier, R., Tichit, M., and Segrestin, B. (2019). Applying ecological knowledge to the innovative design of sustainable agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 56(1) :44–51. 93
- Bianchi, F., Booij, C., and Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1595) :1715–1727. 72, 74, 91
- Bourguet, D. and Guillemaud, T. (2016). The Hidden and External Costs of Pesticide Use. In Lichtfouse, E., editor, *Sustainable Agriculture Reviews*, volume 19, pages 35–120. Springer International Publishing, Cham. 73
- Caballero-López, B., Bommarco, R., Blanco-Moreno, J., Sans, F., Pujade-Villar, J., Rundlöf, M., and Smith, H. (2012). Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biological Control*, 63(2) :222–229. 75
- Chaplin-Kramer, R., O’Rourke, M. E., Blitzer, E. J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9) :922–932. 5. 72, 74, 91, 92, 93
- Cong, R.-G., Smith, H. G., Olsson, O., and Brady, M. (2014). Managing ecosystem services for agriculture : Will landscape-scale management pay ? *Ecological Economics*, 99 :53–62. 93
- Costamagna, A. C., Venable, W. N., and Schellhorn, N. A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecological Applications*, 25(4) :1114–1130. 5. 74
- Costanza, R., d’Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., and van den Belt, M. (1997). The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630) :253–260. 73

- Culliney, T. W. (2014). Crop Losses to Arthropods. In Pimentel, D. and Peshin, R., editors, *Integrated Pest Management*, pages 201–225. Springer Netherlands, Dordrecht. 73
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tscharrntke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A., Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 72
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A., and Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men : A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies*, 333(6-7) :539–553. 75
- Dixon (1998). *Aphid Ecology : An optimization approach*. 75
- Dixon and Dixon (2000). *Insect Predator-Prey Dynamics*. Cambridge University Press. 76
- Evans, E. W. and Richards, D. R. (1997). Managing the dispersal of ladybird beetles (Col. : Coccinellidae) : Use of artificial honeydew to manipulate spatial distributions. *Entomophaga*, 42(1-2) :93–102. 76, 77
- Gaba, S., Alignier, A., Aviron, S., Barot, S., Blouin, M., Hedde, M., Jabot, F., Vergnes, A., Bonis, A., Bonthoux, S., Bourgeois, B., Bretagnolle, V., Catarino, R., Coux, C., Gardarin, A., Giffard, B., Le Gal, A., Lecomte, J., Miguet, P., Piutti, S., Rusch, A., Zwicke, M., and Couvet, D. (2018). Ecology for Sustainable and Multifunctional Agriculture. In Gaba, S., Smith, B., and Lichtfouse, E., editors, *Sustainable Agriculture Reviews 28*, volume 28, pages 1–46. Springer International Publishing, Cham. 73
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., O'Neal, M., Chacon, J. M., Wayo, M. T., Schmidt, N. P., Mueller, E. E., and Heimpel, G. E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1) :143–154. 75
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij,

- W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmannith, E., Rüger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø, R., Visser, U., and DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1-2) :115–126. 75
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., and Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol : A review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23) :2760–2768. 75
- Hodek, I., Van Emden, H. F., and Honek, A. (2012). *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Wiley-Blackwell, Chichester. 76, 77, 93
- Holland, J. M., Bianchi, F. J., Entling, M. H., Moonen, A.-C., Smith, B. M., and Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control : a review of European studies. *Pest Management Science*, 72(9) :1638–1651. 74
- Hopper, K. R., Aidara, S., Agret, S., Cabal, J., Coutinot, D., Dabire, R., Lesieux, C., Kirk, G., Reichert, S., Tronchetti, F., and Vidal, J. (1995). Natural Enemy Impact on the Abundance of *Diuraphis noxia* (Homoptera : Aphididae) in Wheat in Southern France. *Environmental Entomology*, 24(2) :402–408. 84
- Ives, A. R. and Settle, W. H. (1997). Metapopulation Dynamics and Pest Control in Agricultural Systems. *The American Naturalist*, 149(2) :220–246. 84
- Jonsson, M., Bommarco, R., Ekbom, B., Smith, H. G., Bengtsson, J., Caballero-Lopez, B., Winqvist, C., and Olsson, O. (2014). Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(3) :243–252. 92
- Kareiva, P. (1987). Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions. *Nature*, 326(6111) :388–390. 93
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tscharncke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., Bommarco, R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huseth, A. S., Inclán, D. J., Ingrao, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Landis, D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini,

- L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O'Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plečaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5? 72, 74, 91, 92
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Kremen, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B. F., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., and Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5) :584–599. 94
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., and van der Putten, W. H. (2018). Ecological Intensification : Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends in Ecology & Evolution*. 92, 94
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M., Regetz, J., and Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10(4) :299–314. 94
- Kunegel-Lion, M., Goodsman, D. W., and Lewis, M. A. (2019). When managers forage for pests : Implementing the functional response in pest management. *Ecological Modelling*, 396 :59–73. 92
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18 :1–12. 5. 93
- Landis, D. A., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1) :175–201. 72, 73, 74
- Long, R. F. and Anderson, J. H. (2010). *Establishing Hedgerows on Farms in California*. 93

- Lorenzetti, F., Arnason, J. T., Philogène, B. J. R., and Hamilton, R. I. (1997). Evidence for spatial niche partitioning in predaceous aphidophaga : Use of plant colour as a cue. *Entomophaga*, 42(1-2) :49–56. 76, 93
- Losey, J. E. and Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56(4) :311. 73
- Martin, E. A., Reineking, B., Seo, B., and Steffan-Dewenter, I. (2013). Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(14) :5534–5539. 94
- 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. 94
- Megan Woltz, J. and Landis, D. A. (2014). Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4) :341–349. 75
- Morandin, L. A., Long, R. F., and Kremen, C. (2016). Pest Control and Pollination Cost–Benefit Analysis of Hedgerow Restoration in a Simplified Agricultural Landscape. *Journal of Economic Entomology*, 109(3) :1020–1027. 93
- Neuville, S., Le Ralec, A., Outreman, Y., and Jaloux, B. (2016). The delay in arrival of the parasitoid *Diaeretiella rapae* influences the efficiency of cabbage aphid biological control. *BioControl*, 61(2) :115–126. 74
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01) :31. 73
- Orozco-Fuentes, S., Griffiths, G., Holmes, M., Ettelaie, R., Smith, J., Baggaley, A., and Parker, N. (2019). Early warning signals in plant disease outbreaks. *Ecological Modelling*, 393 :12–19. 92
- Parry, H. R. (2013). Cereal aphid movement : general principles and simulation modelling. *Movement Ecology*, 1(1) :14. 76, 85
- Pinet, A., Mathieu, A., and Jullien, A. (2015). Floral bud damage compensation by branching and biomass allocation in genotypes of *Brassica napus* with different architecture and branching potential. *Frontiers in Plant Science*, 6. 74
- R Core Team (2020). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 87
- 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., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., Griffin, S. R., Gross, C. L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipólito, J., Jaggard, S., Jauker, F., Klein, A.-M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C. Q., Lindström, S. A. M., Mandelik, Y., Monteiro, V. M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattenmore, D. E., de O. Pereira, N., Pisanty, G., Potts, S. G., Reemer, M., Rundlöf, M., Sheffield,

- C. S., Scheper, J., Schüepp, C., Smith, H. G., Stanley, D. A., Stout, J. C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Vergara, C. H., Viana, B. F., and Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1) :146–151. 94
- 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. *Ecology Letters*, 9(5) :603–614. 74
- Robert, C. (2004). Analysis and modelling of effects of leaf rust and *Septoria tritici* blotch on wheat growth. *Journal of Experimental Botany*, 55(399) :1079–1094. 74, 84
- Rusch, A., Bommarco, R., and Ekbom, B. (2016a). Conservation Biological Control in Agricultural Landscapes. In *Advances in Botanical Research*. Elsevier. 72, 74, 91
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., and Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2) :345–354. 4 BC. 94
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M. M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharrntke, T., Weisser, W. W., Winqvist, C., Woltz, M., and Bommarco, R. (2016b). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221 :198–204. 5. 74
- Salliou, N., Muradian, R., and Barnaud, C. (2019). Governance of Ecosystem Services in Agroecology : When Coordination is Needed but Difficult to Achieve. *Sustainability*, 11(4) :1158. 93
- Schellhorn, N. A., Bianchi, F. J. J. A., and Hsu, C. L. (2014). Movement of Entomophagous Arthropods in Agricultural Landscapes : Links to Pest Suppression. *Annual Review of Entomology*, 59(1) :559–581. 74
- Schellhorn, N. A., Parry, H. R., Macfadyen, S., Wang, Y., and Zalucki, M. P. (2015). Connecting scales : Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies. *Insect Science*, 22(1) :35–51. 6. 94
- 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. *Biological Reviews*, 88(4) :1002–1021. 5. 72, 92
- Sharma, S., Kooner, R., and Arora, R. (2017). Insect Pests and Crop Losses. pages 45–66. Springer Singapore. 73
- Sivakoff, F. S., Rosenheim, J. A., and Hagler, J. R. (2012). Relative dispersal ability of a key agricultural pest and its predators in an annual agroecosystem. *Biological Control*, 63(3) :296–303. 93

- Steingröver, E. G., Geertsema, W., and Wingerden, W. K. R. E. v. (2010). Designing agricultural landscapes for natural pest control : a transdisciplinary approach in the Hoeksche Waard (The Netherlands). *Landscape Ecology*, 25(6) :825–838. 93
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Nouhuys, S. v., and Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43(3) :294–309. 74
- Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E. A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T. D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J. A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T. C., Wratten, S., and Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*. 85
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8) :857–874. 91
- Van Der Werf, W. W. U. N. D. o. P. S., Evans, E. W., and Powell, J. (2000). Measuring and modelling the dispersal of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in alfalfa fields. *European Journal of Entomology (Czech Republic)*. 76, 77
- Van Emden, H. and Harrington, R. (2017). *Aphids as Crop Pests, 2nd Edition*. 75
- van Lenteren, J., Bale, J., Bigler, F., Hokkanen, H., and Loomans, A. (2006). Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annual Review of Entomology*, 51(1) :609–634. 74
- 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? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166(Supplement C) :3–14. 94
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., and Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166 :110–117. 74, 91, 92
- Wilensky, U. (1999). NetLogo. 87
- Zhang, W. and Swinton, S. M. (2006). Pest Control in the Presence of Pest Suppression by Natural Enemies. 92

Chapitre 3

Semi-natural habitats and crop configuration : two management levers of the pest control service in agricultural landscapes ? Insights from a modelling study to conservation biological control strategies

Sommaire

4.1	Résumé	104
4.2	Introduction	105
4.3	Material and Methods	108
4.3.1	Overview of the model and the biological case	108
4.3.2	Simulation of the agricultural landscape	110
4.3.3	Simulation of the trophic chain interaction in crops	110
4.3.4	Sub-models procedures	111
4.3.5	Initialisation of the simulations	113
4.3.6	Outputs and analysis	114
4.3.7	Description of the scenarios	115
4.4	Results	119
4.4.1	Influence of the crop spatial configuration for a given SNH proportion	119
4.4.2	Interplay between the crop configuration and the SNH proportion	122
4.5	Discussion	125
4.5.1	Interactions between the dispersal of enemies and the dynamics of the resource mosaic results in a crop configuration effect	125
4.5.2	Arranging crop configurations to benefit from better pest control and gains	127
4.5.3	Limitations and future directions	128
4.6	Conclusion	130
4.7	Références	130

4.1 Résumé

Dans le précédent chapitre (chap. 2), nous avons à l'aide d'une modélisation exploré les effets de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage agricole sur la performance des services de régulation des ravageurs. En effet, la manipulation de cette proportion est un levier fréquemment évoqué dans la littérature pour restaurer ce service (*e.g.* Bianchi et al. [2006]; Chaplin-Kramer et al. [2011]; Shackelford et al., 2013; Rusch et al. [2016]; Dainese et al. [2019]). Néanmoins, le recours à ce levier n'est pas une garantie d'obtenir de bonnes performances en termes de régulation des ravageurs, comme le montre une revue quantitative récente (Karp et al. [2018]). Plusieurs mécanismes peuvent expliquer cette variabilité, et dans le chapitre précédent nous avons examiné les effets des aspects temporels des interactions biologiques entre plantes cultivées, ravageurs et ennemis naturels, à la source du service de régulation. Ces aspects temporels n'étaient pas considérés isolément mais bien en interaction avec l'influence de la structure spatiale du paysage agricole, représentée comme une mosaïque de deux types d'habitats seulement, cultivés ou semi-naturels. Un autre mécanisme que nous n'avons pas jusqu'ici considéré réside dans le rôle de l'hétérogénéité de ces habitats, notamment pour les espaces cultivés. En effet, un paysage agricole n'est généralement pas formée d'une matrice cultivée homogène, mais abrite simultanément plusieurs types de cultures, chacune ayant des propriétés spécifiques qui pourront influencer le service de régulation.

En premier lieu, cette hétérogénéité culturelle a un impact sur la disponibilité spatio-temporelle des ressources recherchées par les ennemis naturels, parce que différentes cultures pourront être attaquées par des ravageurs variés, à des moments distincts dans l'année. Organiser l'agencement des cultures entre elles dans le paysage, et relativement aux habitats semi-naturels qui offrent une ressource complémentaire aux ennemis naturels, apparaît donc comme un levier intéressant pour favoriser une continuité de la disponibilité alimentaire pour les ennemis naturels, évitant ainsi les goulots d'étranglement (Schellhorn et al. [2015]). On attend ainsi d'une organisation spatiale des cultures pensée selon ce principe qu'elle améliore l'abondance et la persistance des ennemis naturels tout au long de l'année. En second lieu, les différences entre plantes cultivées peuvent aussi s'exprimer au travers des interactions biologiques fondant le service de régulation, et se traduire dans le rendement. En effet, les plantes cultivées ne sont pas toutes sensibles aux mêmes stades de leur croissance, ni de la même manière : certaines le seront plutôt lors de leurs premiers stades de croissance, d'autres au moment de leur floraison, etc. En conséquence, elles ne nécessitent donc pas une protection contre les ravageurs au même moment, et par ailleurs l'impact de la régulation sur le rendement peut lui aussi dépendre des caractéristiques de la plante considérée. Là encore, l'agencement spatial des cultures apparaît comme un levier potentiel pour organiser leur protection via la régulation par les ennemis naturels, en tenant compte de la mobilité de ces derniers et de leurs déplacements entre îlots cultivés.

A l'aide du modèle déjà développé, et complexifié pour tenir compte de l'hétérogénéité des îlots cultivés, nous avons examiné l'influence de l'interaction entre d'une part la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage, et d'autre part l'agencement spatial de trois types

distincts de cultures distinguées par une période spécifique de colonisation par les mêmes ravageurs, sur les différents indicateurs de performance du service de régulation déjà utilisés dans le chapitre précédent. Les simulations réalisées nous ont permis d'aboutir à trois principaux résultats : i) premièrement, de confirmer le rôle positif de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels sur le service de régulation dans notre modèle, quelle que soit la configuration spatiale des cultures, ii) néanmoins cette configuration n'est pas neutre vis-à-vis du service de régulation, et dans nos scénarios, des configurations optimales apparaissent selon le critère de maximisation de la production à l'échelle du paysage, iii) enfin, la meilleure configuration pour protéger une culture en particulier varie avec le type de culture et donc ici la période de colonisation par les ravageurs.

Le levier de la configuration spatiale des cultures apparaît donc comme complémentaire de celui de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. Ces deux leviers permettent de jouer sur la complémentarité et la disponibilité des ressources nécessaires à la survie des ennemis naturels et à la croissance de leur population. L'organisation spatiale, en interaction avec les traits spécifiques des ennemis naturels quant à leur mobilité, peut aussi favoriser un déplacement efficace vers les parcelles attaquées, ou celles à protéger en priorité. Le levier de l'agencement spatiale des cultures apparaît de surcroît comme plus facilement mobilisable par les agriculteurs, par rapport à la complexification des paysages au travers de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels, et évite de consommer des surfaces productives.

4.2 Introduction

The regulation of arthropod pests is one of the major challenge to agriculture, since they result in an estimated worldwide production loss of 18%, economically evaluated around \$470 billion (Culliney [2014] ; Oerke [2006] ; Sharma et al., 2017). Distinct strategies can be carried out to control these pest populations, and limit damages to crop yields. Chemical pesticides are still widely used (Sharma et al. [2019]), but they are also currently more and more questioned because of their health and environmental impacts (Bourguet and Guillemaud [2016]). Other strategies rather rely on ecological regulations, either bottom-up mechanisms in order to limit the pest capacities to find and exploit the resources they required to grow their populations, or either top-down mechanisms, based on the biological control function delivered by living organisms. These organisms could be predators or parasitoids, include in particular a range of arthropod species, and are called natural enemies of pests. A number of species can be grown and released in crops or at proximity, which is called the classical or augmentative biological control (Eilenberg et al. [2001]). In addition, the conservation biological control (CBC) is rather based on wild enemies, i.e. naturally present in agroecosystems (Gurr et al. [2000]). CBC is therefore a prophylactic lever to control pests, included in the Integrated Pest Management (IPM) approach, and contributes to the agro-ecological management of agroecosystems (Deguine et al. [2021]). As a result, it raises a growing interest in order to deal with the arthropod pest management issues, whereas more and more numerous insecticide fall under restrictions (Brévault and Clouvel [2019]).

The conceptual framework of the CBC strategy relies on two successive stages (Begg

et al. [2016]). First, the conservation stage targets to protect and enhance the communities of natural enemies present in the agroecosystem. To achieve this, it is possible to manage habitats, in order to increase the availability of the necessary resources to natural enemies to complete their life-cycles. Especially, natural enemies may need food sources alternative to pests, such as other preys, or flower pollens and nectars, but also overwintering locations or shelters against disturbances (*Landis et al.* [2000]). In addition of habitat management, it is also important to limit the negative impacts on natural enemies resulting from some farming practices, for instance by reducing or stopping the pesticide use. By doing this, one can expect to enhance the diversity and the abundance within the communities of natural enemies, which are generally associated with the magnitude and the stability of the biological control function (*Letourneau et al.* [2009]). The second stage of CBC supposes to adequately direct the biological control function delivered by natural enemies in order to achieve the suppression of the targeted pests. Indeed, implementing practices to support the communities of the natural enemies is not always sufficient to benefit from an effective pest control service (*Chaplin-Kramer et al.* [2011]). To expect a positive effect on crop yields, natural enemies have also to be on the right place on right time to protect crop plants during the most sensible periods of their life-cycles (*Welch and Harwood* [2014]; *Le Gal et al.* [2020]). As a consequence, attention should be paid to how the practices could influence the presence of natural enemies on crops when the latter require protection.

Among the management practices supporting a CBC strategy, one of the most studied is increasing the proportion of semi-natural habitats (SNH) in the agricultural landscape (*Chaplin-Kramer et al.* [2011]). SNH are very diverse habitats, for instance woodlots, grasslands, shrublands, hedgerows or flowering strips (*Landis et al.* [2000]). SNH play the role of complementary habitats to crops, supplying distinct but essential resources to many enemy species, in particular the generalists (*Landis et al.* [2000]; *Iuliano and Gratton* [2020]). The presence of SNH is important at the local scale, at proximity of crops, in order to limit the distance for natural enemies to find resources, but their proportion at the landscape scale is also an important proxy of the pest control service (*Dainese et al.* [2019]). Indeed, many arthropod species are very mobile, and able to forage on quite large distances to benefit from the resources supplied by the different habitats in the landscape : for instance adult ladybirds can move to several kilometres in a day (*Evans and Richards* [1997]; *Van Der Werf et al.* [2000]). The ecological theory supposes that higher SNH proportions in the agricultural landscape will be associated with more abundant and diverse communities of natural enemies, and that increasing the SNH proportion will restore the potential of pest control. Numerous empirical studies support this idea, particularly with regard to natural enemy communities, although the influence on the pest control service itself is more difficult to demonstrate (*Bianchi et al.* [2006]; *Chaplin-Kramer et al.* [2011]; *Rusch et al.* [2016]; *Dainese et al.* [2019]). However, a meta-analysis has also pointed out that higher proportions of semi-natural habitats were not always the guarantee to benefit from an enhanced pest control service, and the single SNH proportion variable is not sufficient to explain all the variability of the pest control response to the landscape structure (*Karp et al.* [2018]).

The study of *Karp et al.* [2018] has only assessed the spatial relationship between the

presence of SNH and the pest control service, without considering the influence of time on the interactions in the tri-trophic chain between crop plants, pests and natural enemies, nor on the resulting regulation of pests and their impacts. Modelling studies such as [Le Gal et al. \[2020\]](#) have shown how these temporal aspects can induce variability in the relationship between the landscape structure and the delivery of the pest control service. The simulated temporal dynamics were the cropping growth, the colonisation dates of crops by pests, and the arrival of the natural enemies. More complex landscapes, with higher SNH proportions, facilitated the persistence of natural enemies and their earliest arrival on crops colonised by pests, which resulted in the better pest regulation response and less damages to crops. The spatial and temporal structures of the agricultural landscape were interacting to impact the delivery of the pest control service, and such interaction was found in real landscapes (see for instance [Raymond et al. \[2015\]](#)).

However, these studies, as well as [Karp et al. \[2018\]](#), still consider the landscape structure as a binary opposition between SNH and cropland. In reality cropland is often very heterogeneous, since it includes a range of crop species determined by the cropping system ([Vasseur et al. \[2013\]](#)). The heterogeneity of the crop mosaic is about the resources available to enemies, as well as the needs for pest control. It is spatial, but also temporal. For instance, different crop species can be colonised by pests at distinct periods during the year, driving the spatio-temporal availability of the food resource to generalist natural enemies. Changing the crop configuration in the landscape, in order to organise a continuum of resources to enemies all along their activity period, is often cited as a potential lever to enhance the persistence of enemies as the resulting biological control ([Schellhorn et al. \[2015\]](#)). On the contrary, all crop species are not equally sensible to pests, and may require a more efficient pest control service to be protected against pest damages, during distinct and specific periods ([Ramsden et al. \[2017\]](#)). Not only the proportion of SNH, but also decisions about crop species configurations, are likely to influence the spatio-temporal structure of the agricultural landscape, as well as the outcomes of the interactions between pests and natural enemies that occur there.

In the context of the CBC framework, the objective of this paper is to better understand the role of these two management levers, the SNH proportion and the crop configuration, by themselves or in interaction, on the delivery of the pest control service in the agroecosystem. This knowledge should facilitate the design and the implementation of more efficient strategies based on natural pest regulations. Modelling allows the investigation of dynamics at extended spatio-temporal scales, and to easily test a variety of scenarios, whereas empirical studies are more costly and difficult to implement. Thus, we chose a modelling approach. Our model expands the one used in [Le Gal et al. \[2020\]](#), based on the dynamics of a common prey-predator model (aphids-ladybirds, generalist prey and predator) in an agricultural landscape made of SNH and crop habitat, in order to include the possibility to simulate the heterogeneity due to the allocation in the landscape of a variety of crop species with their own dynamics of interactions with pests, and according to specific crop configurations. We have designed scenarios for the landscape structure, based on the SNH proportions and the crop configurations, and tested their consequences for the dynamics of a meta-population of natural enemies as well as their capacities to provide a pest control service in crop fields.

The results from [Le Gal et al. \[2020\]](#) underlined the positive effect of increasing the SNH proportion on the pest control service, until a threshold. We wanted to explore how the crop configuration could modulate this effect. In particular, we compared configurations according to the spatio-temporal continuity of the resources to the enemies they allow, and assessed whether those allowing the greatest continuity resulted in a better pest control service.

4.3 Material and Methods

Our modelling approach is based on [Le Gal et al. \[2020\]](#) which developed a model that simulates the dynamics of a meta-population of natural enemies and its impacts on the regulation of crop yield losses due to crop pests, in an agricultural landscape comprised of both SNH and a homogeneous crop matrix (for details, see [Le Gal et al. \[2020\]](#)). We expanded this model to include the heterogeneity of the crop mosaic, and its consequences for the dynamics of the natural enemies as well as the performance of the delivered pest control service. The purpose of our model is to simulate the influence and the interplay of two landscape management levers, the SNH proportion in one hand, and the crop configuration in the other hand, on several indicators of the pest control service. We have distinguished several crop species, each one being characterised by its own dynamics of the interactions with pests. Indeed, we have considered that each crop species would be colonised by pests, and sensible to the damages they induced, but during a specific time period during the year.

4.3.1 Overview of the model and the biological case

Our model is adapted to the case of aphid pest control in annual crops (i.e., winter wheat) by flying generalist predators (i.e., ladybirds) is a biological model relatively classic of conservation biological control ([Le Gal et al. \[2020\]](#)) and suitable for our purpose. Indeed, aphid species are found on a variety of crops, including arable ones such as wheat, oilseed rape or sunflower. Furthermore, these crops are colonised and sensitive to these pests during specific periods. In France, wheat is generally colonised and sensible to spring aphids during the beginning of the spring between March and May ([Arvalis \[2013\]](#)), sunflower between April and June ([Terres-Inovia \[2019\]](#)), while oilseed rape is colonised at the beginning of the fall ([Terres-Inovia \[2019\]](#)). Ladybirds are generalist enemies attacking many aphid species, and in particular the larvae and juvenile stages are very voracious, with a great regulation capacity. Adults overwinter in non-crop vegetation around crop fields, and fly to colonise crops early in the growing season. They are highly dynamic across the landscapes, with substantial daily migration between fields, in order to localise food sources, such as plants colonised by aphids ([Evans and Richards \[1997\]](#); [Van Der Werf et al. \[2000\]](#)). When adult ladybirds have found such a location, they stop and lay eggs that will become larvae and then juveniles, eating aphids, which result in the regulation at the basis of the pest control service. Adults generally fly away after laying eggs, in order to limit competition. On the contrary, juveniles are not winged and their mobility is very limited until becoming adults. We relied on this biological model to design the processes, calibrate parameters, and discuss the results in relation to the relevant literature.

The model of [Le Gal et al. \[2020\]](#) is spatially explicit and individual-based, in order to simulate a meta-population of natural enemies (ladybirds) located on a discrete cellular landscape. This landscape is a grid of 33x33 square cells, which are arranged on a torus. Each cell of the landscape is characterised by a land-cover where cells can be either SNH or crops (figure 4.1). SNH can be diverse (woodlands, large hedgerows, or grasslands, flowering strips...). In order to simplify our modelling approach, we decided to consider that SNH cells supply the same structural resource to natural enemies, i.e. overwintering shelters. Contrary to [Le Gal et al. \[2020\]](#), the crop cells are not homogeneous between each other in this study. Several crop species can coexist, which results in a diversified crop mosaic at the landscape scale. In order to represent the diversity of crop species, we have modelled crop mosaics including three distinct types of crops in our simulations. Each crop type was characterised by a specific pest colonisation period. We then simulate a crop mosaic where crops were not colonised at the same period and were also differently susceptible to pests throughout the growing season, like cropping systems based on wheat, sunflower and oilseed rape. As a result, the configuration of the three crop types in the crop mosaic will drive the spatio-temporal availability of the food resources (pests) to natural enemies, but also the requirements in terms of crop protection against pests. Thus, it is possible to spatially describe the simulated landscape through (i) the proportion and the configuration of SNH cells, (ii) the proportions of the three crop type cells, and (iii) the spatial configuration between each other of the cells of each crop type (figure 4.1). For the sake of simplicity, we considered that the landscape spatial mosaic pattern was stable over the years, assuming that there was no habitat conversion nor crop rotations between two years. The simulation proceeds over daily time steps during the growing season of an annual cycle ($T = 180$ daily time steps per year), and can be computed during several years. Each crop type has an annual specific pest sensibility period, during which crop cells of the corresponding type are colonised by pests, which result in inducing damages to plants and eventually crop losses. When crop cells are colonised by pests during their sensibility period, they become attractive to natural enemies. At the beginning of the crop growing season, natural enemies leave the SNH where they were overwintering, and forage on daily time steps to find crop cells with pests. When natural enemies have found one colonised crop cell, they stop and reproduce if there is not yet other natural enemies which compete. After laying eggs, adults fly away from the crop cells. We simulated that eggs became immediately juveniles, and eat and regulate the pests on the crop cells where they hatched, until becoming adults and get the flying ability. The damages of pests to plants, and their impacts on crop yield, depend on the occurrence of the interactions between crop plants, pests and natural enemies, and of their temporality. In absence of regulation by natural enemies, the impacts of pests will depend of the pest colonisation date during the crop susceptibility period. The earlier pests colonise crops, the more they induce damages. In addition, the sooner natural enemies are able to find colonised crops after the colonisation date, the better they are able to regulate the pest population and limit the resulting impact on crop yields. The delay between the pest colonisation date and the timing of the arrival of natural enemies on one crop cell is therefore an important variable considered in our model, in order to compute the pest control service. At the end of the crop growing season, natural enemies move back to SNH for overwintering, because we considered they were not able to

survive to winter in crops.

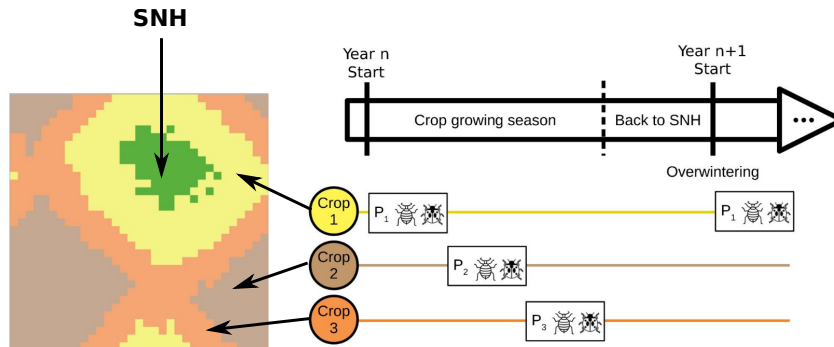


FIGURE 4.1 – Agricultural landscape representation. The simulated landscape is a grid of 33x33 square cells. Each crop cell is described by a land-cover, SNH or crops. Crops can be of three types, each characterised by a specific period of pest susceptibility during the year (P_1 , P_2 , P_3), and during which the cells of the crop type can be colonised by pests and suffer damage.

4.3.2 Simulation of the agricultural landscape

For each simulation, a landscape structure is generated. The landscape structure is characterized by the proportion and location of SNH, crop 1, crop 2 and crop 3. A given proportion p_{SNH} of the cells are converted to the SNH land cover and rearranged to cluster them according to a given landscape scale mean aggregation g . Other cells are converted to the crop land-cover. Each one corresponds to one crop type among the three we used (c_1 , c_2 and c_3), following the cell proportions p_1 , p_2 and p_3 . These three crop types have each one a specific sensibility period to pests during the crop growing season, P_1 , P_2 and P_3 . Crop cells are then spatially rearranged according to crop types, in order to implement a given scenario for the crop configuration (see the section Scenarios).

4.3.3 Simulation of the trophic chain interaction in crops

A state variable of five states is used to describe the successive states of crop cells representing the occurrence of events corresponding to trophic interactions between natural enemies, pests and crops in crop cells. At each time step, each crop cell is characterized by this dynamic state variable, which is daily updated. When a new growing season starts, crop cells are empty of pests and enemies ($State = 0$). Pests start colonising crops, according to the colonising/sensibility periods, specific to each crop type. When a pest colonisation event has occurred on one crop cell, the state variable of the crop cell changes ($State = 1$). Immediately after the colonisation event, the pest population is too small to be detectable by natural enemies, which do not stop on these crop cells. After t_1 days, the pest population has grown enough and natural enemies are able to detect them and stop on the crop cell if

they move on it ($State = 2$). Natural enemies spend t_2 days on the crop cell without moving ($State = 3$). During this period, other natural enemies do not stop on crop cells already occupied, in order to avoid intra-specific competition for their eggs. Natural enemies finally lay eggs and disperse. Eggs immediately become juveniles, and feed pests on the crop cell during t_3 days, without moving because they are not able to fly ($State = 4$). After t_3 days, juveniles become adults and disperse. The crop cell is then free of pests, and cannot be colonized by pests again ($State = 5$).

4.3.4 Sub-models procedures

Each year is divided into three successive periods : (i) the pest colonisation period, during which pests colonise crops and natural enemies leave SNH cells to find colonised crop cells and reproduce, (ii) the take shelter period, during which crops are no longer colonised and natural enemies try to find SNH cells where they will overwinter, and (iii) the overwintering period, during which natural enemies not located in SNH die. The overwintering period is computed in a single time step, but the two others proceeds at daily time steps (t). According to the period, a sequence of processes can occur each day, which are reported below.

Pest colonisation dynamics

Each day of the pest colonisation period, a given proportion of the free crop cells ($State = 0$) are colonised by pests ($State = 1$). This proportion is set by the rate I of the colonisation dynamics. The occurrence of this process depends on the specific colonisation periods characterising each crop type : for instance, crop cells of type 1 are colonised only during the period P_1 . The colonisation by pests of new free cells within the landscape grid is spatially randomised, and not influenced by the presence of pests in the neighbourhood of the crop cell, nor the presence of natural enemies. Each crop cell is potentially colonised only once during one year.

Dispersal of natural enemies to crops

At the beginning of the crop growing season, natural enemies leave SNH cells where they were overwintering, and start to disperse into the agricultural landscape in order to find crop cells with pests where they will be able to reproduce (crop cells with $State = 2$). We considered a daily and discrete dispersal movement. Only adult natural enemies are able to move, not juveniles. Following [Le Gal et al. \[2020\]](#), the dispersal movement of natural enemies is characterised by two traits, which are their abilities to detect around them colonised crop cells, and the distance they are able to move on a daily rate. We considered that enemies can detect attractive crop cells ($State = 2$) in a given radius distance (R) around their location, and orient themselves into this direction if they found one. This radius distance R is set to 8 all along our simulations. It means that enemies located on one cell are able to detect any crop cell with $State = 2$ in the eight cells immediately surrounding their location. We also considered that enemies were moving from cell to cell at a daily rate. If natural enemies do not detect any attractive crop cell in the radius, they randomly move in one cell at the immediate proximity of their location.

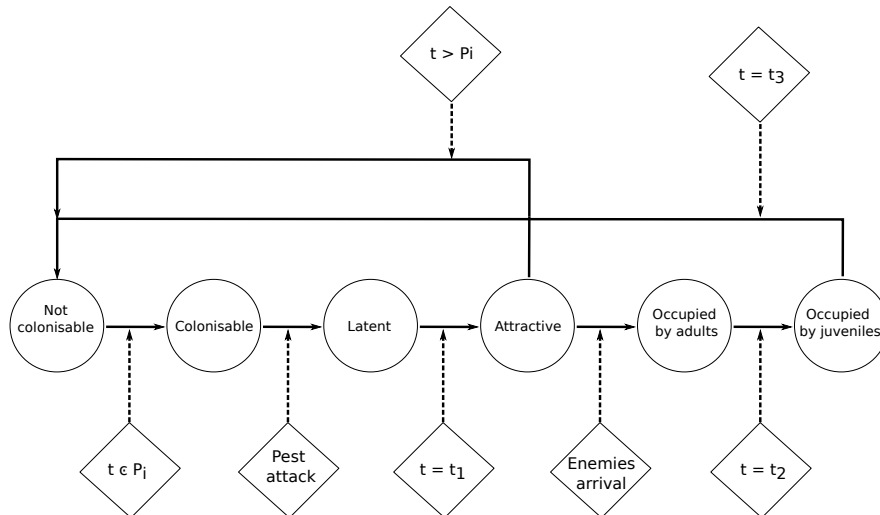


FIGURE 4.2 – Crop state transitions : Circles represent the successive states for crop cells, and diamonds the events triggering the state transitions, which are depicted by solid arrows. The crop states reflect the interactions between crop plants, the pests, and enemies on a given crop cell. The pest colonisation and the arrival of enemies on a crop cell are stochastic events, while other events are deterministic. The duration t_1 , t_2 and t_3 correspond respectively to the time during which a pest population can grow without being detectable by enemies, the time that adult enemies need to feed on pests before being able to give birth to juveniles, and the time of the juvenile stage of enemies before converting into adults. P_i corresponds to the period during which the crop i can be colonised by pests and suffer damages.

Reproduction of natural enemies

When natural enemies have found and are located on an attractive colonised crop cell ($State = 2$), free of other enemies, they stop in order to feed and stock energy before reproduction, during t_2 days (the crop cell state variable becomes $State = 3$). Once the t_2 days are spent, adult enemies give birth to a new juvenile population individual and disperse (Section 2.4.2). Juveniles stay on the crop cell during t_3 days ($State = 4$), which result in the regulation of crop pests on the cell and the pest control service. After t_3 days juveniles become adults and disperse, whereas the crop cell is assumed to be regulated and cannot be colonised again by pests, even if the sensibility period of the crop type is not finished ($State = 5$). This is an important assumption, as it results in constraining both the food resource dynamics available to enemies, as well as the relationship between the pest dynamics and the yield response. It made possible to model the pest colonisation as an implicit and determinist dynamics and simplifies the computations. Since the cells of the same crop type are close in the landscape and have the same susceptibility period, we can expect that authorising the pest recolonisation would only affect the numerical response of the natural enemies, but without qualitative changes in their dynamics or the pest regulation in response to the landscape structure. In addition, the negative influence of the presence of pests on crop losses decrease quickly with time during the susceptibility period of the crops, and we can expect that the recolonisation would have lower effects on the final pest control delivery.

Mortality of natural enemies

We consider that natural enemies have only one generation per year, and that adult enemies that were born during the previous year die at the end of the current one. Furthermore, during the growing cultural season, when natural enemies disperse into the crop mosaic, moving from crop to crop to look for food they die according to a constant daily rate of mortality m . We assume this is due to the age mortality, the lack of food, or the probability to meet predators during the dispersal. Furthermore, They don't die when they are feeding on an on attractive crop. Then, during the overwintering period, one fraction of the natural enemies located in SNH and born during the year will survive to the overwintering period (see 2.4.6).

Dispersal of natural enemies to SNH

After the end of the crop growing season, the take shelter period starts and adult natural enemies change their behaviour. They are no longer looking for attractive crop cells but rather try to find SNH crop cells where they will locate during the overwintering period. SNH are assumed to supply better conditions than crops for overwintering, such as an adequate microclimate, and shelters like in tree barks or soft soils. We assume that enemies are able to detect the closest SNH cell of their current location, and to orient their dispersal movement towards it. The dispersal movement to go back to SNH is still daily, and from cell to cell, with the same rate than the dispersal to find crops with pests (see Section 2.4.2). During these movements, enemies are still experiencing mortality (see Section 2.4.4). When enemies have found and are located on one SNH cell, they stop until the next period.

Overwintering of natural enemies and emergence

During one simulation, two successive years are separated by an overwintering period, only natural enemies located in SNH can survive. As a consequence, adults and juveniles located in crops die. During the overwintering period, all the enemies born on the previous year and still alive die, because we assume a species with only one generation per year. Only one fraction of the natural enemies located in SNH and born during the year will survive to the overwintering period. this fraction depends on the carrying capacity C of the SNH cluster where they are currently located, as well as on the number of other natural enemies which are also located in the same SNH cluster. The carrying capacity depends on the total number of SNH cells included in the cluster. Natural enemies in excess, relatively to the carrying capacity, are randomly chosen and die. Survivors are randomly assigned to a cell of the SNH cluster. They will start to disperse from this location, when the next crop growing season the following year will begin.

4.3.5 Initialisation of the simulations

After the generation of one landscape grid (see Section 2.2), 25 adult natural enemies individuals are randomly located in SNH cells, and all the crop cells are initialised with the state variable $State = 0$ which means they are free of pests. The simulation starts at year 1, with the beginning of the crop growing season, and natural enemies emerge from overwintering and immediately start to disperse. Each simulation is computed during 7 successive years,

which was sufficient for the pest and natural enemies system enter a phase of permanent regime. This was tested by simulating over longer periods (15 years) for a sample of scenarios (SNH proportion x crop configuration).

4.3.6 Outputs and analysis

In order to measure the delivery of the pest control service to crops in the agricultural landscape, we used several distinct indicators. These indicators are : (i) the proportion of crops colonised by pests and visited by natural enemies, that we called the “visitation rate” by natural enemies, (ii) the average delay for crop cells, between the two dates of the pest colonisation event and the arrival of enemies ($d_{col} - d_{arr}$), (iii) the average crop losses for crops colonised by pests, and finally (iv) the total yield at the landscape scale, which is the sum of the yields of individual crop cells.

At the end of the season, the final yield (Y) on a given crop cell results from the difference between the theoretical maximum crop yield (crop yield in absence of pests) and the actual crop losses value (Ψ) :

$$Y = 100 - \Psi \quad (4.1)$$

The actual crop losses (Ψ) results from the difference between the theoretical crop losses due to pests in absence of regulation (Ψ_{th}), and the reduction of these crop losses thanks to the regulation by natural enemies ($-\Delta\Psi$) :

$$\Psi = \Psi_{th} \cdot (1 - \Delta\Psi) \quad (4.2)$$

The theoretical crop losses (Ψ_{th}) on a crop cell colonised by pests results to the response of yield to the negative impact due to pests, for instance due to vegetation consumption, the capture of nutrients, the reduction of the photosynthesis surface, etc. We assumed in our simulations that the three crop types will have the same crop yield response during their own sensibility periods. We chose the crop yield response to pests as a monotonic exponential decreasing function of the date of the pest colonisation event (d_{col}) during the sensibility period (equation 3). This means that during this period, the later the crop cell would be colonised by pests, the lower it would result in yield losses. Indeed, we assumed that accumulation of resources is possible according the phenology of the crop plants in order to acquire a better tolerance to the pest impacts when growing. The shape of the function is driven by two parameters, M_1 which is the maximum theoretical crop losses due to pests, and Q_1 , the time reduction coefficient of crop losses. We assumed they these two parameters are the same for each type crop.

$$\Psi_{th}(d_1) = M_1 \cdot e^{Q_1 \cdot (d_{col} - 1)} \quad (4.3)$$

When natural enemies arrive on an attractive colonised crop cell, they feed and lay eggs which will become juveniles and then adults, which also need to consume pests with a great voracity. This results in the regulation of the pest population growth in the crop cell, and reduce their negative impacts on the crop yield. We have modelled the reduction of the crop

losses thanks to the regulation by natural enemies as $-\Delta\Psi$, which is a function of the delay $(d_{arr} - d_{col})$ elapsed between the pest colonisation event (d_{col}) and the date of arrival of enemies (d_{arr}) on a given crop cell (equation 4). We assume that the pest population growth is exponential, and when this population is too large, natural enemies are no longer be able to efficiently regulate them and significantly reduce their impacts on yields. On the contrary, if natural enemies arrive fast after the pest colonisation event, the pest population is still limited and can be dramatically regulated, as well as their impacts. The shorter the delay between the pest colonisation event and the arrival of natural enemies was, the better the regulation and the reduction of crop losses would be. We called M_2 the maximal capacity of crop loss reduction by the regulation of natural enemies, h the time required for the crop losses to reduce to half of its maximum value, M_3 the minimal capacity, and Q_2 the time reduction coefficient.

$$\Delta\Psi(d_{arr} - d_{col}) = \frac{1}{100} \cdot (M_2 \cdot \frac{1}{e^{-Q_2 \cdot (d_{arr} - d_{col} - h)} + 1} + M_3) \quad (4.4)$$

For each simulation, these four indicators have been computed at the end of the 7th year of the run. This duration allows for the stability of pest population dynamics at the landscape level, and thus we were able to verify that the pest control indicators did not change afterwards. In addition, these four indicators were computed for the whole landscape, on average for all the cells of the three crop types, or on the contrary for each of the three crop types individually as well. Indeed, we wanted to be able to verify the possibility of a compromise between the desire to optimise pest control and production at the scale of the landscape, and therefore of all the crops, or on the contrary the desire to optimise the protection and production of a particular crop (for example because of its economic value).

4.3.7 Description of the scenarios

We designed scenarios in order to test the effect of the crop configuration on pest control, first in isolation of the influence of the SNH proportion, and then according to the interplay between SNH and crop configuration in the landscape.

In order to test the influence of the crop configuration alone, we have set the SNH proportion to a given value, here 7%. This proportion was chosen because it was sufficient to limit the stochastic extinction of the population of natural enemies in the landscape. In addition, it made possible to have a great number of crop cells of each one of the three types, making easier to address the issue of the effect of the crop configuration. We assumed that SNH cells were strongly aggregated, in order to limit the total number of SNH clusters. We then set equal proportions of cells for the three crop types ($p_i = (1 - p_{SNH})/3$). In this scenario, we vary the configuration of the three crop types in the landscape. To do this, we have organised crop types in circles around the SNH clusters, and we assume permutations of the crop types between the circles. This resulted in six crop configuration scenarios (figure 4.4). For instance, the crop configuration C1-C2-C3 means that the crop type C1 (which is the one with the sensibility period P_1 = the first crop to be colonised by pests during the year) is the closest to SNH, then the crop type C2 circles C1, and finally the crop C3 circles C2. For each

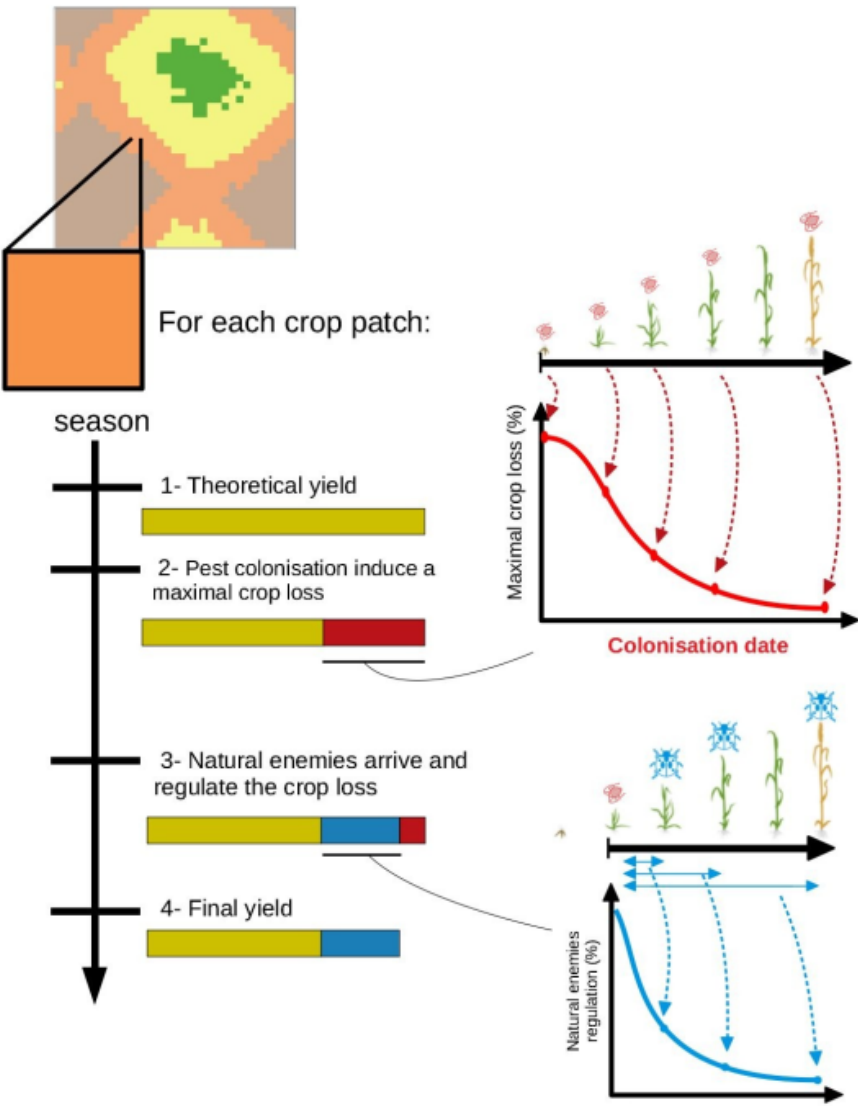


FIGURE 4.3 – Consequences of the temporal dynamics of interactions between crops, pests and enemies for the crop yield on a given crop cell : (a) influence of the pest colonisation date on the resulting crop losses, (b) relationship between the delay of arrival of enemies after pest colonisation and the capacities to regulate crop losses and (c) final consequences of the interactions on the crop yield.

crop configuration, we ran 50 simulations in order to deal with the stochasticity due to the following sources : (i) the random pattern of the SNH localisation in the landscape mosaic as well as the location of natural enemies after the landscape generation and the initialisation processes, (ii) the random spatial pattern of the pest colonisation process. At the end of each simulation, we computed the four indicators of the pest control service described in the section 2.4, at the landscape scale, as well as for each crop type. After checking the convergence of the 50 simulation, we computed their averages and plotted our results in the figure 4.5.

In order to test the influence of the interplay between the crop configuration effect and the SNH proportion effect, we made vary the SNH proportion with the six crop configurations. We simulated the SNH proportion varying between 0 and 50% of the cells in the landscape, from 1% to 1%. When the SNH proportion was higher than 50%, all the indicators showed a plateau, that is why we did not simulate proportions between 50 and 100%. For each SNH proportion, we simulated the six configurations, and we ran 50 simulations for each scenario (50 SNH proportions x 6 crop configurations x 50 simulations). We computed at the end of each simulation the values of the four indicators of pest control, that we averaged and plotted at the landscape cell and for each crop type (figure 4.6).

During all our simulations, we also assumed that each crop type had an identical pest colonisation rate (I), of 4%. According to [Le Gal et al. \[2020\]](#), this value is quite high, and this means that pests quite quickly colonise each crop type in its whole after the beginning of its specific pest colonisation period. For the other parameters, such as the detection radius and the daily rate of the dispersal distance for natural enemies, their mortality rate, or the carrying capacity of SNH, we used the values of [Le Gal et al. \[2020\]](#). All the parameters and their values are reported in the Appendix 1.

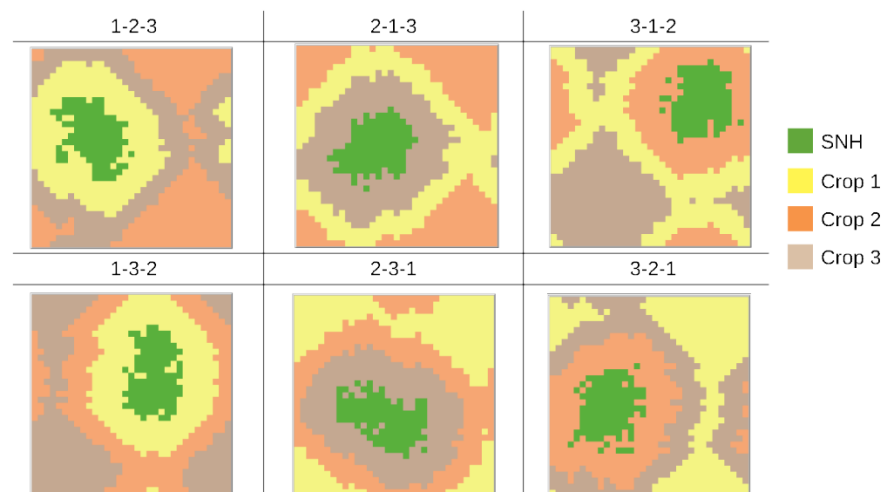


FIGURE 4.4 – Representation of the six different landscapes that we used in our scenarios. The SNH, crop 1 crop 2 and crop 3 are respectively the green, yellow, brown and orange patches. All of the landscapes have an important aggregation value, $p_{SNH} = 10\%$, and $p_{c,i} = (100 - p_{SNH})/3$.

TABLEAU 4.1 – Parameters used in the simulation model

Parameter name	Parameter description	Range	Units
p_{SNH}	Proportion of SNH cells in the landscape grid	0–100	%
g	Level of aggregation of SNH cells. It is related to the average number of SNH neighbouring for one SNH cell	7	patch
$p_{c,i}$	Proportion of the crop cells of type i in the landscape grid	$(100 - p_{SNH})/3$	%
D_1	Total duration of the period called crop growing season	150	day
D_2	Total duration of the period called foraging for SNH season	30	day
Y	Simulation year length	7	year
P_i	Susceptibility period for the crop i	50	day
I_i	Pest colonisation intensity for the crop i , i.e. the proportion of the initial stock of crop cells which is colonised every time step	4	%
t_1	Duration of the latent period for a crop cell colonised by pests, during which the crop cell is not detectable by enemies	7	day
n	Initial number of enemies when the simulation starts	50	enemies
t_2	Number of days that adult enemies have to spend on a crop cell colonised by pest before they lay their eggs	7	day
t_3	Number of days that juveniles must spend on a crop cell before converting to adult enemies	21	day
m	Mortality rate for adult enemies in crops when moving to a crop patch	4	%
C	Carrying capacity for a SNH cluster, i.e. the relative proportion of adult enemies which are able to survive, according to the total number of adult enemies that try to overwinter into the cluster.	1	$enemies * cell^{-1}$
R	Distance radius in which adult enemies are able to evaluate cells around their current location and to move in	8	surrounding patch
M_1	Maximum theoretical crop loss that can occur on one crop cell after a pest attack, in absence of regulation	90	%
M_1	Decay coefficient for theoretical crop loss in absence of regulation	-190	<i>n.u.</i>
M_2	Maximum reduction rate of crop loss of pests by enemies	90	%
e	minimum reduction rate of crop loss due to regulation of pests by enemies	5	%
Q_2	Decay coefficient of the reduction rate of crop loss due to regulation of pests by enemies when $d_{col} - d_1 < 50$	-130	%
Q_3	Decay coefficient of the reduction rate of crop loss due to regulation of pests by enemies when $d_{col} - d_1 > 50$	-140	%

4.4 Results

In the first section of the results, we address the influence of the spatio-temporal structure of crops alone, through landscape scenarios based on different spatial configuration of the crop types, while the SNH proportion is set at 7%. In the second section, we evaluate the influence of the interplay between the SNH proportion and the spatio-temporal structure of crops. In these last scenarios, not only the configuration of crop types, but also the SNH proportion are varying between 1 and 50%.

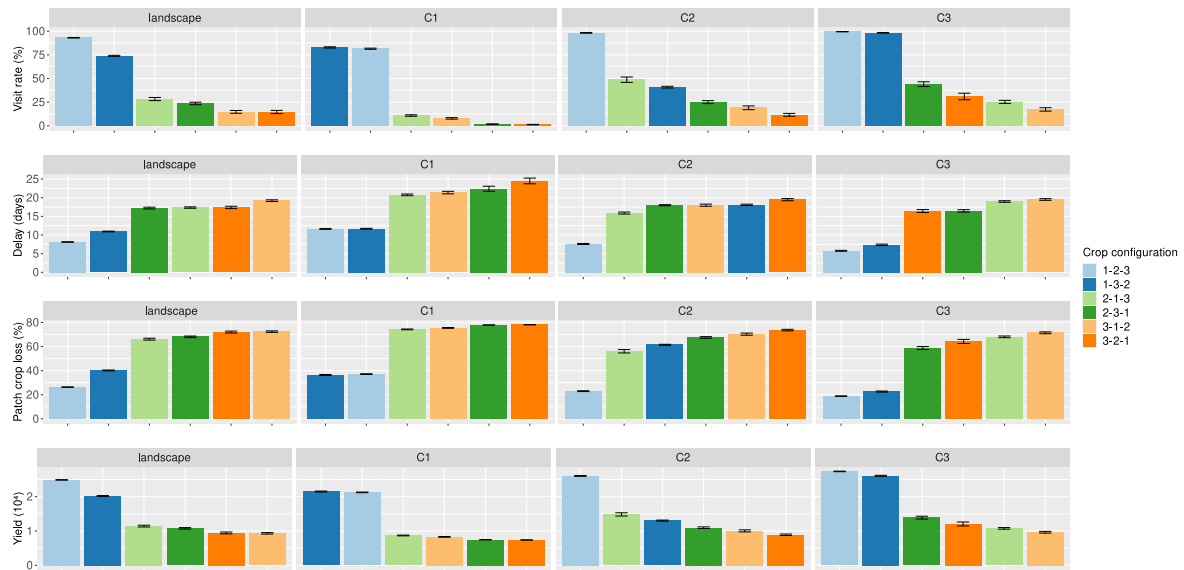


FIGURE 4.5 – Effect of the crop configuration on pest control when the SNH proportion is set to 7%. The figure shows the different outputs presented in the subsection Outputs and Analyses of the section Material and Methods : (a) the visitation rate by enemies of the crop cells colonised by pests (%), (b) the mean delay between the pest colonisation date and the arrival of enemies on crop cells, (c) the average crop losses on crop cells and (d) the total yield. The visitation rate, the mean delay and the average crop losses are indicators of the pest control service. These outputs are measured for the overall landscape (1st column of the figure) but also for each crop type (the three other columns, one per crop type). The values of each output are annual, and have been computed at the end of the final year of the simulation. Each bar represents the mean for 50 simulations. The error bars show the mean standard error. On each facet, the crop configurations are sorted according to their values, from the optimal value for the corresponding indicator (left), to the sub-optimal value (right). The colours for the bars are used to distinguish the crop configurations, according to the positions of the different crop types around SNH : i) the crop type which is the closest to SNH determines the main colour (blue, green and orange respectively correspond to the crop type 1 = first to be sensible to pests, crop type 2 and crop type 3), ii) the crop type which is the 2nd closest to SNH determines the intensity (1-2-3, 2-1-3 and 2-3-1 are respectively lighter than 1-3-2, 2-3-1 and 3-2-1).

4.4.1 Influence of the crop spatial configuration for a given SNH proportion

The figure 4.5 shows the results of the simulations when the SNH proportion was set to 7%, according to six distinct crop configurations in the landscape (see 2.7). We plotted the four indicators of the pest control service, in average at the landscape scale (considering the three crop types on average) and for each of the three crop types individually as well.

Pest control at the landscape scale

The crop configuration has a strong impact on the four indicators of the pest control service (see 1st column of the figure 4.5). For instance, the visitation rate by natural enemies of the crop cells colonised by pests varies between 90% (configuration 1-2-3) to only 12% (3-2-1) according to the crop location. The visitation rate and the total yield vary in opposite of the mean delay between the pest colonisation and the arrival of natural enemies' dates and of the crop yield losses : in the simulations the more the visitation rates, the little the delay between field colonisation and visits, and the more the yield obtained.

The 1-2-3 configuration is significantly better than the others for the pest control service, followed by the 1-3-2 configuration. Both configurations share the fact that the crop being the first susceptible to pests during the season is positioned in close proximity to the SNH (C1, blue bars). In contrast, the other four configurations show much lower and similar levels of pest control (green and orange bars). However, among these configurations, pest control is a bit higher when the closest crop to SNH is the second to be sensible during the season (2-1-3 and 2-3-1, green bars), rather than the third (and last) one (3-1-2 and 3-2-1, orange bars). Moreover not only the identity of the closest crop to SNH, but also the proximity between C1 and C2 results in a positive influence on pest control, and for instance 1-2-3 is better than 1-3-2, or 2-1-3 than 2-3-1. Thus, when the SNH proportion is set to 7%, the most important for pest control is the position of the crop that is the earliest sensible to pests (C1), which must be at the immediate proximity of the SNH. When this condition is met, it is also important to have the second crop being sensible to pests (C2) close to C1. Thus, the spatio-temporal continuity of resources allowed by the configurations respecting these 2 constraints makes it possible to improve the various indicators of the pest control service. On the contrary, the other configurations result in lower and similar pest control service levels.

Pest control according to the crop type

For C1, which is the earliest crop to be sensible during the season, the two configurations 1-2-3 and 1-3-2 result in similar and high pest control responses, while the four other configurations result in very lower responses. Thus, the position of C1 relatively to SNH is particularly important for the pest control in this crop, which can only be expected to be high if C1 is in close proximity to SNH. For C2 and C3, the various configurations result in more different responses in terms of pest control, in comparison with C1. For C2, the configuration 1-2-3 is still the best one, then 2-1-3, 1-3-2, 2-3-1... thus it looks important for the pest control on C2 that this crop is close to SNH, and C1 is not so far of SNH as well. We can expect that the proximity of C1 with SNH makes possible to natural enemies to reproduce and multiply at the beginning of the season, and then that the proximity of C2 with SNH makes easier to these enemies to find the C2 crop cells which are colonised by pests. The protection of C2 thus appears to be the result of an interaction between the positions of C1 and C2 within the configuration.

For C3, the best responses occur when C1 is at the immediate proximity of SNH, and the two configurations (1-2-3 and 1-3-2) show similar pest control levels, while the four others

result in very lower control. As for C2, we can expect that the proximity between C1 and the SNH makes possible to increase the population of natural enemies at the beginning of the season, in order they are sufficiently numerous to survive all along the season and protect C3 at the end. We can also notice that the configurations 2-3-1 and 3-2-1 result in better pest control than 2-1-3 and 3-1-2. Beyond the proximity between C1 and SNH, the proximity between C2 and C3 is the second constraint on configurations for the resulting pest control in C3. Thus, C3 should not be at the proximity of C1 because it results in the worst configuration for pest control.

It is possible to notice a kind of synergy of configurations for every crop, since for the three ones the best pest control responses result from the proximity of C1 with SNH, then the proximity of C2 and finally C3. Thus, the configuration 1-2-3 is the best configuration for the three crop types. We expect that this proximity of C1 with the SNH makes possible to increase the abundance of natural enemies at the beginning of the season, which results in a positive effect on the pest control capacity at the population scale later during the season. In particular, the resulting pest control in C3 is especially sensible to the proximity of C1 with SNH, in order to benefit from the abundance of enemies during its later sensibility period to pests. In addition, we can notice that a second important criteria on configurations for the pest control in a given crop is the proximity between this crop and the crop being sensible to pests just before. This one could play the role of reservoir of enemies for the crop being sensible just after, and enemies are able to find colonised crop cells more easily. However this second criteria is less constraining than the first one to design efficient configurations for pest control.

At first, it is important to notice that the configuration with the earliest crop to be sensible to pests is the closest to SNH and the last one is the furthest (configuration 1-2-3, figure 4.5) is always the best one (or equivalent to 1-3-2) in terms of pest control, whatever the indicator or the crop type. However, the intensity of the pest control response of the configuration 1-2-3 depends on the crop type. It is lower for the crop type 1 (the earliest to be sensible) than for the crop types 2 and 3, the latter being the most protected. In this case, the yield of the crop type 3 reaches 2.75 104 whereas it is only 2.1 104 for the crop type 1 (figure 4.5, last row, columns 2 and 4, light blue bars). As a result, the same 1-2-3 configuration makes possible to simultaneously optimise the pest control service delivery for the three crop types, even if the protection level will be lower for the first crops to be sensible to pests during the season, compared with crops sensible later. Thus, being the crop with the earliest susceptibility period is not favourable for optimal regulation, even when placed near SNH.

On the contrary, if we except the configuration 1-2-3, the different crop types show between each other distinct pest control responses to crop configurations. For instance, the 1-3-2 configuration (blue bar) performs very well for crop types 1 and 3 (earliest and latest susceptible), but shows a weaker response when considering crop type 2, for which it would be better to adopt the 2-1-3 configuration. As a result, except the configuration 1-2-3, it is not possible to optimise the pest control delivery for every crop type simultaneously.

4.4.2 Interplay between the crop configuration and the SNH proportion

To evaluate the interplay between the crop configuration and the SNH proposition to the pest control responses, we have then varied the SNH proportion in the range 0-50%, according to the different crop configurations (figure 4.6).

Pest control at the landscape scale

On average on all crops in the landscape, we can notice that increasing the SNH proportion results in better pest control, whatever the crop configuration. Increasing the SNH proportion has a positive impact on the visitation rate of colonised crops (figure 4.6, left column). This visitation rate reaches 95% when the SNH proportion is higher than 33%, whatever the crop configuration. In addition, this better visitation rate is coupled with the faster arrival of enemies, since the delay between pest colonisation and the arrival of enemies is decreasing with the SNH proportion. This results in the reduction of the average yield losses in colonised crop cells. However, the responses of these three indicators of pest control all reach a plateau when the SNH proportion is superior to a threshold (around 50%). As a consequence, the response shape of the total yield at the landscape scale to the SNH proportion is a parabola (left column, last row). At first, increasing the SNH proportion benefits to the total yield, up to a maximum which depends on the crop configuration, but then it decreases for higher SNH proportions. This could mean that increasing the SNH proportion has first a positive effect on the pest control, but when the SNH proportion is already high the marginal positive effect on the pest control looks overcome by the loss of productive area due to the conversion of cropland to SNH.

Among the different crop configurations and for any SNH proportion, the configuration 1-2-3 results in the best pest control response, and this whatever the indicator (visitation rate, delay, crop loss or the total yield). The configuration 1-2-3 is also the one for which the optimal SNH proportion, i.e. the lowest SNH proportion allowing the highest pest control, is the lowest among all crop configurations. Beyond 1-2-3, the configuration 1-3-2 also results in high pest control levels, in particular for low SNH proportions. On the contrary the four other configurations show close but very lower performances, even if the pest control responses converge for every configuration when the SNH proportion is higher than 50%, and they reach a plateau. We can however notice that 2-1-3 and 3-1-2 result in better pest control than 2-3-1 and 3-2-1. Thus, the location of the crop 1 (the earliest being sensible to pests) is the most important criteria for pest control in our simulations. The closer it is of SNH, the best for pest control : 1-2-3 and 1-3-2, then 2-1-3 and 3-1-2, finally 2-3-1 and 3-2-1. This result is consistent with our initial findings when the proportion of SNH was set to 7% (figure 4.5). We can again expect that the location of the crop 1 near to SNH makes possible to grow the population of enemies at the beginning of the season, resulting in the better pest control all along the season.

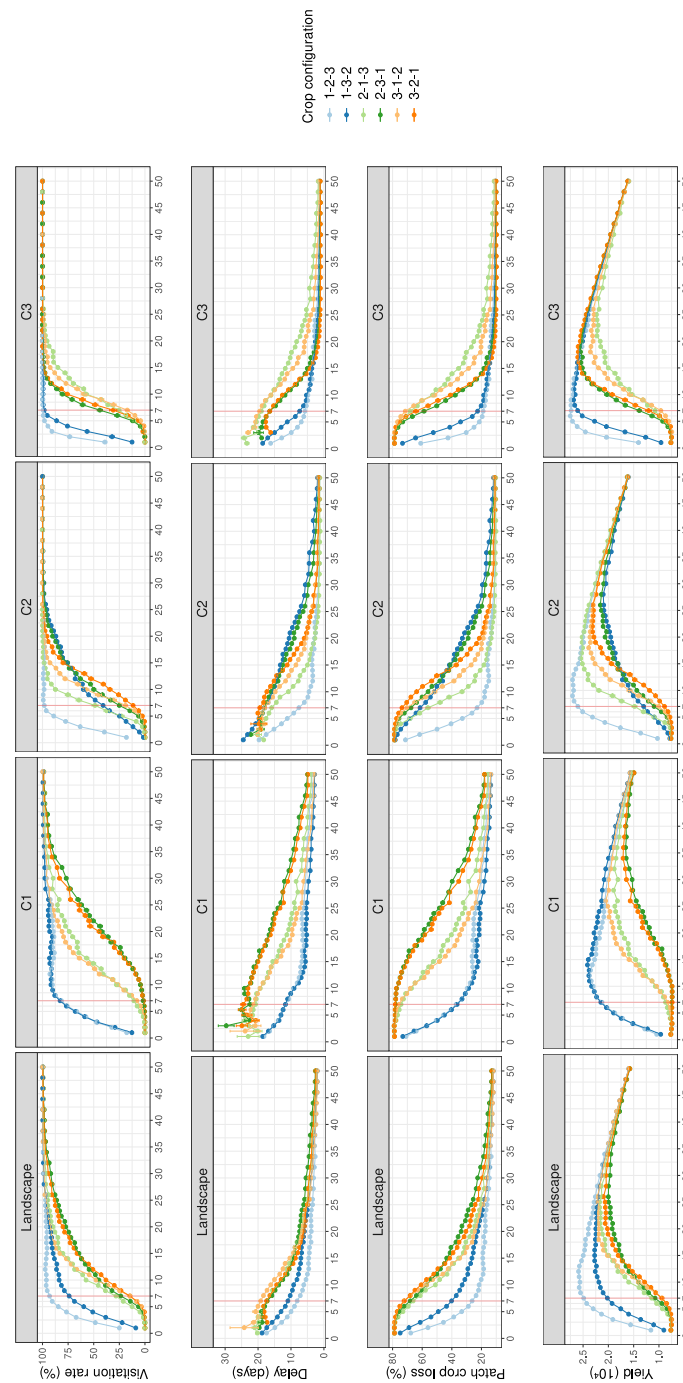


FIGURE 4.6 – Effect of both the SNH proportion and the crop configuration on (a) the visitation rate by enemies of the crop cells colonised by pests (%), (b) the mean delay between the pest colonisation date and the arrival of enemies, (c) the average crop losses on crop cells and (d) the total yield. The proportion of SNH varies from 1% to 50%, from 1 to 1. We adopted the same colour scheme than in the figure 4.6, in order to represent the six simulated configurations. For each couple crop configuration x SNH proportion, we computed 50 simulations. The values of each output are annual, and have been computed at the end of the final year of the simulation. Each point represents the mean for 50 simulations. The error bars show the mean standard error. The thin red line shows the 7% SNH proportion (cf. figure 4.5).

Pest control according to the crop type

For every crop type and every crop configuration, the increasing SNH proportion results in a positive effect on pest control. However, the effect of the interplay between the proportion of SNH and the crop configuration is very different according to the crop types.

At first, we notice that the slopes of the pest control responses to SNH are stronger for C3 than for C2, and for C2 than for C1, whatever the crop configurations (figure 4.6, columns 2, 3 and 4). The later the crop is sensible to pests and then colonised, the lower SNH is required to optimise the pest control response. The crop types which are colonised later may benefit from the positive impact on the population of natural enemies of the crop types colonised sooner. Furthermore, the impact of one given crop configuration on the pest control response can vary according to the crop type. To illustrate this situation, we can focus on the configuration 1-3-2 (deep blue) at the SNH proportion of 10% : for C1 and C3, the visitation rate values were respectively 90% and 100%, while it was only around 60% for C2.

Considering C1 (figure 4.6, 2nd column), it is possible to distinguish three groups of configurations, according to their pest control responses : i) 1-2-3 and 1-3-2, ii) 2-1-3 and 3-1-2, iii) 2-3-1 and 3-2-1. Thus, for C1, the most important for pest control is its location in the configuration, and the closest of SNH, the higher pest control it results.

For C3, it is possible to distinguish the three same groups of configurations than for C1. However we notice an inversion between C1 and C3 : while for C1 the configurations 2-1-3 and 3-1-2 result in higher pest control than 2-3-1 and 3-2-1 for a given SNH proportion, on the contrary for C3 the configurations 2-3-1 and 3-2-1 are more performant. Thus, the two important configurational criteria for pest control in C3 are the proximity of C1 to the SNH on the one hand, and the proximity between C2 and C3 on the other.

Compared to C1 and C3, the pest control in C2 shows a different response to the interplay between the crop configurations and the SNH proportion. Contrary to the two other crop types, it is not possible for C2 to easily identify groups (or pairs) of configurations according to their pest control response to increasing SNH, because the differences of the pest control responses between the crop configurations are more gradual. Also, contrary to C1 and C3, the configuration 1-2-3 shows lower performance in terms of pest control. An important difference with C1 and C3 is that for C2, the ranking between the different configurations, according to the pest control performance, depends on the SNH proportion. For instance, if we focus on the configuration 1-3-2 (blue) : for very low SNH proportions (<5%) it was the best configuration after 1-2-3 for the visitation rate and average crop loss, but when the SNH proportion is increasing, 1-3-2 becomes less performant than 2-1-3 (>5%), then 3-1-2 (>10%) and 3-2-1 (>15%). However, it can be noticed that whatever the proportion of SNH, the different configurations always respect the following ranking in terms of pest control performance : 1-2-3 > 2-1-3 > 3-1-2 > 3-2-1, and that 2-3-1 and 1-3-2 are very close and interspersed in the previous configurations. Thus, our simulations show that for the pest control in C2, the most important is to be close to C1, the earliest crop being sensible to

pests but also the crop which is sensible just before C2.

As a result, it is important to consider the effect of the interplay between the SNH proportion and the crop configuration on pest control for the two following reasons : i) within a crop type, the differences in terms of pest control levels between the various crop configurations depend on the SNH proportion, and ii) the differences between the crop types in terms of optimal configurations for pest control also depend on the SNH proportion.

4.5 Discussion

Conservation biological control is a promising strategy for controlling crop pests through natural regulation rather than pesticide use, however the factors contributing to its effectiveness are still poorly understood, and for example the manipulation of the SNH proportion alone appears to be an insufficient lever to enhance the pest control service as well as ensuring good crop protection in every situation (Karp et al. [2018]). Our model expanded those of Le Gal et al. [2020], in order to better understand how the crop configuration in agricultural landscapes, in interaction with the SNH proportion affect the dynamics of the interactions between crops, pests and natural enemies. We are in the process of optimising the landscape structures that provide pest control services and protect crop yields. We considered landscape scenarios with varying proportions of SNH associated with three spatial crop configurations. The three crop types vary with specific sensibility periods to pests and therefore they determine the temporality and location of resources for natural enemies.

Our model showed that the SNH proportion and the crop configurations have their own but also interactive effects on the delivery of the pest control service. The configurations allowing the spatial continuity of the resources necessary to enemies to reproduce (crops successively colonised by pests), and the proximity between SNH where overwinter the enemies and the earliest crops to be sensible to pests, showed the best pest control responses. In such configurations, enemies visit more colonised crops, and arrive faster after the colonisation event. In the simulations, the location of the earliest crop to be colonised by pests has the greatest impact on the control by natural enemies for all crops. Thus, the location of this crop close to the SNH is essential for an efficient regulation service. Once this criteria on the design of the configuration is completed, other criteria can be important. For instance, our simulations show that it is important, for the given crop which is sensible to pests late in the season, to be located at the immediate proximity of the crop which is sensible just before.

4.5.1 Interactions between the dispersal of enemies and the dynamics of the resource mosaic results in a crop configuration effect

Our model illustrates that the crop configuration can affect the pest control delivery, in isolation or in interaction with the SNH proportion. Indeed, in our simulations the different configurations result in quite strong differences in pest control responses for a given SNH proportion, at the landscape scale or according to the different crop types (figure 4.5). In addition, for one crop type, the pest control responses to one configuration can change with

the SNH proportion (figure 4.6, crop type 2). Thus, the optimal landscape structure, and the crop configuration, can be different if the target is to maximise the overall production at the landscape scale, or rather to maximise the protection against pests and the resulting production for one specific crop type.

In our model, this effect of the crop configuration results from the interaction between the dynamics of the landscape mosaic of resources to natural enemies, and the dispersal of the latter, that condition the occurrences of the species interactions at the basis of the pest control service. Natural enemies foraged for food or overwintering habitats, but their dispersal was limited by their capacities of perception of their environment and the distance they can move. The dynamics of the landscape mosaic changed temporally the availability of the resources in the immediate environment of the enemies, in particular the availability of the food resource which resulted from the dynamics of the crop colonisation by pests. We assumed that the enemies were able to detect these food sources in their proximity and to orient their movements towards them, and also to orient themselves towards the closest SNH cluster when the winter was coming and that resource becomes more important than food. It results the distribution of natural enemies in the landscape, allowing or not the possibility at one time and one location of interactions with pests and the regulation of their impacts. Analysing the landscape according to the representation of a mosaic of resource-habitats to natural enemies, in interaction with the traits of natural enemies, could help to better understand the relationship between the landscape structure and the pest control delivery. This supposes that the natural enemy response to the landscape reflects more the resource (prey) distribution than the effect of the landscape characteristics on themselves (for instance the influence of edges as barriers or corridors to the dispersal of natural enemies).

Observational studies have reported that natural enemies were responding to the prey abundance rather than the other landscape characteristics (e.g. [Aviron et al. \[2016\]](#)). A recent quantitative synthesis has found that the effect of the landscape configuration was particularly strong in fine-grained landscapes for natural enemies sharing the following traits, which correspond to our biological model : large dispersal, overwintering outside crops, and generalist ([Martin et al. \[2019\]](#)). This latest study has also highlighted that when natural enemies were considered as a group, the effects of configuration were masked, and it was necessary to partition them by traits related to habitat use and dispersal mode to make emerge such patterns ([Martin et al. \[2019\]](#); [Haan et al. \[2019\]](#)). When targeting to enhance the communities of specific natural enemies and the pest control service they provide, it will be important to consider this trait framework, and to characterise the landscape according to the perception of these enemies in terms of resources. Especially, our understanding of the dispersal behaviours of arthropods as well as their drivers is still limited, and it will be important to make progresses about the means natural enemies exploit a diversity of clues in the environment to orient themselves (visual and chemical in particular).

4.5.2 Arranging crop configurations to benefit from better pest control and gains

Our simulations show that changing the configuration of crops is a complementary lever of increasing the SNH proportion at the landscape scale in order to enhance the delivery of the pest control service. Crop configuration has an effect by itself on pest control, and when the SNH proportion was set all the configurations were not equivalent, resulting that an optimal configuration could be found (figure 4.5). This also means that changing the crop configuration makes possible to enhance the pest control without increasing the SNH proportion. For instance, the total yield at the landscape scale was the same value (2.104) if the SNH proportion was 20% and the configuration 3-2-1, or 2% and the configuration 1-2-3 (see figure 4.6). While adapting the configuration of crops, both in space and in time through rotations, is a well-known management lever for pest control, it is more rarely mentioned for strengthening natural enemy communities. The practical application of this lever raises questions. In one hand, farmers could be less reluctant to adopt this practice rather than increasing the SNH proportion (Kleijn et al. [2018]), because they are already more used to rotate their crops, while some consider the restoration of SNH as an expensive option which results in reducing the productive area (Morandin et al. [2016]), as well as being a potential source of pests (Salliou and Barnaud [2017]). However, on the other hand, the effectiveness of these crop configurations on pest control could be sensitive to the scale of implementation, while establishing this lever in a concerted manner over large areas remains a challenge (Stallman et James 2015).

Several ecological processes emerged from our simulations and could help to explain the links between the SNH proportion, the crop configurations and the resulting pest control at the landscape scale. As a first step, it seems important to increase the enemy population early in the season, which will benefit the protection of all crops throughout their pest susceptibility periods. Positioning the earliest susceptible crops in the immediate vicinity of SNH may have a positive effect on the size of the pest population at the end of the winter, making it easier to find resources (Raymond et al. [2015]; Macfadyen et al. [2015]). All along the season, it is also necessary to maintain the population of enemies, which is possible through the continuity of resources (Begg et al. [2016]). Our model suggests to spatially organise crops with successive susceptibility periods in close proximity to each other, in order to facilitate the movement of enemies, limits the mortality due to dispersal, and increase their reproductive speed. In addition, the organisation of crops can also facilitate the detection of crops by enemies, which are then able to arrive faster on crops colonised by pests, resulting in better visitation rate and lower delays between the colonisation by pests and the regulation by enemies.

Securing the continuity of resources throughout the life-cycle of enemies has been suggested as a lever to improve the flow and stability of the pest control service (Schellhorn et al. [2015]). Considering our modelling framework, our simulations validate this principle, and allow us to deduce simple rules to apply when designing crop configurations, which are to locate the earliest crop being sensible to pests in the vicinity of SNH, and then if possible spatially organise the different crops according to their successive sensibility periods. For instance, the

configuration 1-2-3, which showed the best pest control responses (figure 4.6), applies these different rules, since C1 (the earliest crop being sensible to pests) is at the proximity of SNH, and then the proximity of the different crops is organised according to their periods of susceptibility. In practice, it would be important to monitor in space and time which habitats, in particular which crops, are favourable to enemies because they supply some resources, or are more sensible to pests, in order to be able to design such configurations.

Since we found that the configuration 1-2-3 is the optimal one for every crop type, there is a synergy in the spatio-temporal organisation of crop configurations at the landscape scale in our simulations. Such synergy is positive for management since it avoids trade-off between the protection of the different crop types, even if it is also very constraining because the other configurations are very sub-optimal compared to 1-2-3. However, our simulations show that if this configuration 1-2-3 is not possible to implement, the situation can be more complex, since when the SNH proportion is higher than 5% the optimal configuration will depend on the crop type. As a consequence, if the 1-2-3 configuration cannot be implemented, then it is not possible to simultaneously optimise the delivery of the pest control service for each crop type. This means that trade-offs could occur between the crop types, competing for the pest control service. Pedo-climatic and agronomic conditions constrain the possibilities of crop configurations in a given context, but when trade-offs occur, the economic valuation of the crops can also be a criteria to decide which landscape configuration should be installed. For instance, if the economic value of the crop type 2 is higher than 1 and 3, a good strategy should be to implement the configuration 2-1-3 with 15% of SNH. On the contrary it should be 1-3-2 with 10% of SNH if the economic value of the crop 1 is the highest, or with 5% of SNH if it is the crop 3. However, the economic value associated with different crops and the resulting choices in terms of configuration are generally more fluctuating than the capacity to change landscape configurations in depth (it is not possible to remove or restore each year SNH for instance).

4.5.3 Limitations and future directions

Quality and availability of the resources in the mosaic

In our model, the resource mosaic available to enemies was made of SNH and colonised crops. SNH were assumed to be all equal, while in reality many SNH can coexist in agricultural landscapes, supplying variable resources to enemies, in nature as well as quality (Bartual et al. [2019]). We characterised SNH through their carrying capacity during overwintering, and the capacity of a SNH cluster depended on its size (the number of SNH cells). It would be possible to vary this carrying capacity, either for all SNH or some specific clusters, in order to test the influence of the interplay between the quantity of SNH and their quality, according to the balance with the food resource. Furthermore, the availability of the food resource is function of the pest dynamics, that we have chosen implicit and deterministic, modelled as a rate of spatially randomised crop colonisation event. As a result, this pest dynamics ignores some potential influencing factors, such as the effect of landscape features like the presence of SNH playing the source of pests (Van Emden and Harrington [2017]), the proximity of other colonised crops or crops to colonise, in relation with the pest dispersal capacities and

the requirements of pests during their life-cycle (Bourhis et al. [2015]), or the regulation by enemies, which can result in complex effects on the population growth and spillover, by affecting the numerical response as well as the behaviour of pests (Welch and Harwood [2014]). Introducing such aspects in the modelling approach would help to understand the feedbacks between the landscape structure and the dynamics of pests and enemies.

Fragmentation and rotations change the spatio-temporal dynamics of the mosaic

We simulated landscapes where both SNH and crops are strongly aggregated, which was expected to enhance the influence of the spatial configuration on the dynamics of enemies as well as the pest control service delivery. Our scenarios of crop configuration were based on one spatial pattern, with a limited number of crop types planted circularly around SNH, according to the same proportions. However, in agricultural landscapes, many patterns can coexist, according to environmental, historical, or agronomic factors. SNH are often very fragmented, which can result in lower pest control service delivery if natural enemies do no longer benefit from these habitats, but also can have a positive impact on the flow of the service through the agricultural landscape when SNH are sources of enemies at the beginning of the cropping season (Mitchell et al. [2015]; Martin et al. [2019]). Increasing the crop heterogeneity and reducing the mean field size is also known to be beneficial to natural enemies (Sirami et al. [2019]). In addition, we did not include the possibility of rotations in our simulations, which is quasi-obligatory practice, for agronomic but also regulatory reasons. The combined management of semi-natural habitats and crop rotation has been found to stabilise and enhance the delivery of the pest control service in real landscapes (Rusch et al., 2015). Fragmentation, rotations, crop heterogeneity and crop patterns are affecting the spatio-temporal dynamics of the resource mosaic to natural enemies, and our modelling approach could be used to test the effects of these levers on the pest control service.

The regulation of crop losses by natural enemies

We assumed that the colonisation of crops by pests resulted in crop losses that enemies were able to regulate. We modelled the crop losses as the function of the pest colonisation date, with regards to the crop stage, and the regulation of crop losses as the function of the delay between the pest colonisation date and the arrival of enemies. We considered a pair of identical functions for the three types of crops, and the difference between crops was rather based on their susceptibility periods. However, crop species can show different responses to pest damages, because pest attacks may induce resistance and tolerance phenomena (Ramsden et al. [2017]). For instance, we could expect some species will be more sensitive at specific times in their sensitivity period, and the shape of the crop loss function would then be more like a U-shaped curve than a decreasing curve. In real landscapes, farmers will have to manage a range of crop species with potentially overlapping susceptibility periods and distinct responses to pests and regulation in terms of crop losses, which could result in trade-offs for crop protection when taking decisions about the spatial crop allocation.

4.6 Conclusion

Our study modelled the effect of the interplay between the proportion of semi-natural habitats and the crop configuration on the dynamics of natural enemies and the resulting pest control service in artificial agricultural landscapes. We modelled a range of spatial crop configurations with three distinct crop types. Crop types were varying according to their period of sensibility to pests during the cropping season, during which pests can colonise them, resulting in a spatio-temporally dynamic mosaic of food resources to enemies. We assumed that both the dispersal of natural enemies and their interactions with pests will depend on their perception of the surrounding resource mosaic and its dynamics, affecting the pest control benefiting to crops. Our results show interacting effects of the proportion of semi-natural habitats and the configuration of crops. Pest control was enhanced when the crops were spatially arranged to allow the continuity of resources to enemies, in particular at the beginning of the season. The location of the earliest crop being sensible to pests during the season, near SNH, is the most important factor in our simulations for effective pest control. It is interesting to notice in our simulations that the crops which were sensible at the middle of the season respond most contrastingly to spatial crop configurations. Adapting the crop configuration makes possible to reach higher pest control levels with lower proportions of semi-natural habitats, but the influence of the crop configuration decreases when the proportion increases. One crop configuration was optimal at the landscape scale and for every crop type, however the other configurations potentially result in trade-offs between crop types. These results suggest that crop configuration could be an important lever for managing the pest control service through conservation biological control strategies, but should be considered in conjunction with the proportion of semi-natural habitats. Such configurations could be designed not only for the purpose of agronomic or economic reasons, but also to manage strategies targeting the better conservation of natural enemies and the flow of pest control service in agricultural landscapes.

4.7 Références

- Arvalis (2013). Surveillez l'évolution des populations de pucerons des épis. 108
- Aviron, S., Poggi, S., Varennes, Y.-D., and Lefèvre, A. (2016). Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 227 :1–10. 126
- Bartual, A. M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., Pfister, S., Pintér, O., Veromann, E., Winkler, K., and Albrecht, M. (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 279 :43–52. 6. 128
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G. L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J. K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S. D., and Birch, A. N. E.

- (2016). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, 6. 105, 127
- Bianchi, F., Booij, C., and Tscharrntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1595) :1715–1727. 104, 106
- Bourguet, D. and Guillemaud, T. (2016). The Hidden and External Costs of Pesticide Use. In Lichtfouse, E., editor, *Sustainable Agriculture Reviews*, volume 19, pages 35–120. Springer International Publishing, Cham. 105
- Bourhis, Y., Poggi, S., Mammeri, Y., Cortesero, A.-M., Le Ralec, A., and Parisey, N. (2015). Perception-based foraging for competing resources : Assessing pest population dynamics at the landscape scale from heterogeneous resource distribution. *Ecological Modelling*, 312 :211–221. 129
- Brévault, T. and Clouvel, P. (2019). Pest management : Reconciling farming practices and natural regulations. *Crop Protection*, 115 :1–6. 105
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9) :922–932. 5. 104, 106
- Culliney, T. W. (2014). Crop Losses to Arthropods. In Pimentel, D. and Peshin, R., editors, *Integrated Pest Management*, pages 201–225. Springer Netherlands, Dordrecht. 105
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tscharrntke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A., Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 104, 106
- Deguine, J.-P., Aubertot, J.-N., Flor, R. J., Lescourret, F., Wyckhuys, K. A., and Ratnadass, A. (2021). Integrated pest management : good intentions, hard realities. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(3) :38. 105

- Eilenberg, J., Hajek, A., and Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4) :387–400. 105
- Evans, E. W. and Richards, D. R. (1997). Managing the dispersal of ladybird beetles (Col. : Coccinellidae) : Use of artificial honeydew to manipulate spatial distributions. *Entomophaga*, 42(1-2) :93–102. 106, 108
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., and Barbosa, P. (2000). Success in Conservation Biological Control of Arthropods. In Gurr, G. and Wratten, S., editors, *Biological Control : Measures of Success*, pages 105–132. Springer Netherlands, Dordrecht. 105
- Haan, N. L., Zhang, Y., and Landis, D. A. (2019). Predicting Landscape Configuration Effects on Agricultural Pest Suppression. *Trends in Ecology & Evolution*, page S0169534719302824. 126
- Iuliano, B. and Gratton, C. (2020). Temporal Resource (Dis)continuity for Conservation Biological Control : From Field to Landscape Scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4 :127. 106
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tscharrntke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., Bommarco, R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huseeth, A. S., Inclán, D. J., Ingraio, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Landis, D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O'Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plečaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit

- inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5? 104, 106, 107, 125
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., and van der Putten, W. H. (2018). Ecological Intensification : Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends in Ecology & Evolution*. 127
- Landis, D. A., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. (2000). Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1) :175–201. 106
- Le Gal, A., Robert, C., Accatino, F., Claessen, D., and Lecomte, J. (2020). Modelling the interactions between landscape structure and spatio-temporal dynamics of pest natural enemies : Implications for conservation biological control. *Ecological Modelling*, 420 :108912. 106, 107, 108, 109, 111, 117, 125
- 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. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1) :573–592. 106
- Macfadyen, S., Kramer, E. A., Parry, H. R., and Schellhorn, N. A. (2015). Temporal change in vegetation productivity in grain production landscapes : linking landscape complexity with pest and natural enemy communities. *Ecological Entomology*, 40 :56–69. 127
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E. D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C. F., Duflot, R., Entling, M. H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L. A., Hermann, J., Herzog, F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos, J., Tscharntke, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., and Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, page ele.13265. 6. 126, 129
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M., and Gonzalez, A. (2015). Strong and nonlinear effects of fragmentation on ecosystem service provision at multiple scales. *Environmental Research Letters*, 10(9) :094014. 129
- Morandin, L. A., Long, R. F., and Kremen, C. (2016). Pest Control and Pollination Cost–Benefit Analysis of Hedgerow Restoration in a Simplified Agricultural Landscape. *Journal of Economic Entomology*, 109(3) :1020–1027. 127
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01) :31. 105

- Ramsden, M., Kendall, S., Ellis, S., and Berry, P. (2017). A review of economic thresholds for invertebrate pests in UK arable crops. *Crop Protection*, 96 :30–43. 5. 107, 129
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A., and Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, 90 :148–156. 107, 127
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M. M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharrntke, T., Weisser, W. W., Winqvist, C., Woltz, M., and Bommarco, R. (2016). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221 :198–204. 5. 104, 106
- Salliou, N. and Barnaud, C. (2017). Landscape and biodiversity as new resources for agroecology ? Insights from farmers' perspectives. *Ecology and Society*, 22(2). 127
- Schellhorn, N. A., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Time will tell : resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9) :524–530. 5. 104, 107, 127
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Tanveer, M., Sidhu, G. P. S., Handa, N., Kohli, S. K., Yadav, P., Bali, A. S., Parihar, R. D., Dar, O. I., Singh, K., Jasrotia, S., Bakshi, P., Ramakrishnan, M., Kumar, S., Bhardwaj, R., and Thukral, A. K. (2019). Worldwide pesticide usage and its impacts on ecosystem. *SN Applied Sciences*, 1(11) :1446. 105
- Sirami, C., Gross, N., Baillo, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giral, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X. O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J. A., Ricarte, A., Marcos-García, M., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tscharrntke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., and Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33) :16442–16447. 129
- Terres-Inovia (2019). Surveillance et lutte contre les pucerons vecteurs de viroses. Section : Colza. 108
- Van Der Werf, W. W. U. N. D. o. P. S., Evans, E. W., and Powell, J. (2000). Measuring and modelling the dispersal of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae) in alfalfa fields. *European Journal of Entomology (Czech Republic)*. 106, 108
- Van Emden, H. and Harrington, R. (2017). *Aphids as Crop Pests, 2nd Edition*. 128
- 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? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166(Supplement C) :3–14. 107
- Welch, K. D. and Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy–pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75 :18–27. 5 ? 106, 129

Chapitre 4

Réponses conjointes du contrôle biologique et de la pollinisation à la structure paysagère

Sommaire

5.1	Résumé	136
5.2	Introduction	137
5.3	Matériel et méthodes	141
5.3.1	Présentation générale du modèle	142
5.3.2	Principes de conception	148
5.3.3	Initialisation, scénarios et sorties	153
5.4	Résultats	155
5.4.1	Réponses différenciées des deux services à la structure paysagère	155
5.4.2	Quelles structures paysagères optimales pour améliorer les services et le rendement ?	160
5.4.3	Cibler des auxiliaires, ou choisir ses cultures ?	162
5.5	Discussion	164
5.6	Références	168

5.1 Résumé

Ce chapitre 4 a une ambition plus exploratoire que les chapitres précédents, et nécessiterait la poursuite des simulations ainsi que l'approfondissement de certains aspects pour envisager de le soumettre à publication. Dans ce dernier chapitre, nous avons élaboré un nouveau modèle intégrant cette fois les services de contrôle biologique des ravageurs et de pollinisation. Nous avons à nouveau exploité le cadre de modélisation bâti et employé dans les deux précédents chapitres, en prolongeant les principes de modélisation pour simuler le service de pollinisation. A l'instar de l'archétype utilisé pour modéliser les ennemis naturels, nous avons développé un archétype de pollinisateurs, basé sur les boudons, et capables de polliniser les plantes cultivées pour influencer leur rendement.

Notre ambition était de pouvoir une approche en plusieurs temps : i) comprendre le fonctionnement du service de pollinisation en réponse à la structure du paysage, à l'instar de ce que nous avons fait dans les précédents chapitres pour le service de contrôle, ii) comparer les services de contrôle et de pollinisation, et leurs réponses aux paysages, afin de s'interroger sur la possibilité de concevoir des structures paysagères favorisant les deux services conjointement, iii) intégrer la possibilité d'interactions entre les deux services, sur la base de notre typologie des relations entre services élaborée dans le chapitre 1, et réfléchir à leurs conséquences pour la gestion conjointe du contrôle des ravageurs et de la pollinisation. En effet, nous avons considéré que les ravageurs des cultures auraient un impact sur le stock de pollen et sur les fleurs produites par les plantes cultivées. Le stock de pollen étant dans notre modèle la principale ressource alimentaire des pollinisateurs pour leur reproduction, l'impact des ravageurs sur celui-ci pouvait donc avoir indirectement un effet négatif sur la dynamique des pollinisateurs. De plus, selon la dépendance de la plante cultivée au service de pollinisation, le rendement de cette dernière dépend du nombre de fleurs produites et pollinisées. En diminuant le stock de pollen et donc indirectement l'abondance des pollinisateurs, et en réduisant le nombre de fleurs, les ravageurs étaient susceptibles de créer un double effet de rétroaction négatif sur le rendement, en plus de leur impact direct.

Nous avons travaillé sur une gamme de scénarios, intégrant des variations de la structure paysagère (proportion d'habitats semi-naturels, et leur agrégation), des traits des plantes cultivées implantées (degré de dépendance du rendement aux services de pollinisation et de contrôle des ravageurs), et des traits des auxiliaires (notamment des traits déterminant les comportements de dispersion des pollinisateurs et des ennemis naturels).

Nos simulations ont montré que les deux services présentaient des réponses différentes à la variation de la structure paysagère. En particulier, ce ne sont pas nécessairement les mêmes proportions d'habitats semi-naturels qui permettent d'optimiser chacun des services, ou le rendement. L'agrégation des habitats semi-naturels modulait ces réponses, et était particulièrement influente sur la provision du service de pollinisation, en comparaison du service de contrôle des ravageurs.

La discussion des résultats de ce chapitre nous amène à dire que les deux services pour-

raient avoir des réponses distinctes à la structure paysagère, modulée par les traits des auxiliaires concernés (par exemple traits de dispersion). Dans la mesure où une même structure paysagère ne permettra pas nécessairement d'optimiser conjointement les deux services, des arbitrages pourraient être nécessaires, par exemple selon le degré de dépendance du rendement des plantes cultivées à ces deux services, ou des traits des auxiliaires naturellement présents. De plus, l'approche multi-services, en considérant les interactions entre auxiliaires, et entre les services pour leur effet sur le rendement, montre son importance pour réfléchir aux réponses des services à la structure paysagère.

5.2 Introduction

Pollinisation et contrôle des ravageurs sont deux services écosystémiques délivrés par les arthropodes dans les agroécosystèmes, avec une influence significative sur les rendements de nombreuses plantes cultivées (Klein et al. [2007]; Perrot et al. [2018]; Bengtsson [2015]). Ces deux services subissent la pression du phénomène d'érosion de la biodiversité, résultat de l'intensification des systèmes de production agricoles (Brondizio et al. [2019]), ce qui peut conduire à des déficits de leur provision et finalement limiter les rendements par rapport au potentiel théorique de production (Bommarco et al. [2013]). De telles limitations sont déjà constatés localement, pour les deux services (*e.g.* Bommarco et al. [2011]; Garratt et al. [2013]; Button and Elle [2014]). Afin d'inverser ce phénomène, la promotion et l'adoption de stratégies dites d'intensification écologique présentent un intérêt croissant pour de nombreux acteurs du monde agricole, dans les sphères académiques, de la production ou des pouvoirs publics (Tittonell [2014]). Ces stratégies viseraient à piloter l'état de la biodiversité et les processus résultant de son activité écologique, afin de bénéficier de niveaux de services écosystémiques plus élevés, et ainsi maintenir voire améliorer les rendements tout en limitant le recours aux facteurs d'intensification conventionnels (Bommarco et al. [2013]).

Une variété de pratiques ont été développées pour permettre la mise en œuvre de telles stratégies d'intensification écologique, et parmi celles-ci figure la reconception des structures des paysages agricoles, plébiscitée pour son effet conjoint sur les deux services de pollinisation et de contrôle des ravageurs (Landis [2017]). Cet effet est largement soutenu par la littérature, de nombreuses études observationnelles révélant l'existence de relations entre les mesures de la complexité des paysages agricoles et les niveaux de provision de ces deux services (Shackelford et al. [2013]; Kennedy et al. [2013]; Dainese et al. [2019]). Néanmoins, il règne une grande hétérogénéité de ces relations selon les situations observées, et les difficultés persistent pour éclairer ses déterminants, alors qu'une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents faciliterait la conception et le pilotage de mosaïques paysagères à même de favoriser les deux services (Karp et al. [2018]).

Différentes pratiques peuvent être mises en œuvre et combinées pour concevoir des mosaïques paysagères plus complexes favorables à la biodiversité (Sirami et al. [2019]). Elles reposent notamment sur la manipulation de la diversité des couverts végétaux. Il peut s'agir de restaurer et entretenir des habitats semi-naturels ou des infrastructures agroécologiques (haies, îlots boisés, bandes fleuries ou enherbées...), diversifier les cultures, augmenter la

longueur des rotations, ou encore réduire la taille des parcelles. . . toutes ces pratiques contribuent à accroître l'hétérogénéité, aussi bien des habitats que des ressources, perçue par les auxiliaires, qu'il s'agisse des pollinisateurs ou des ennemis naturels. Il est attendu qu'une plus grande hétérogénéité paysagère permette une complémentarité accrue des ressources, dans le temps et dans l'espace, et en faveur des auxiliaires, qui peuvent alors plus facilement réaliser leur cycle de vie et donc être plus nombreux et actifs (Benton et al. [2003]; Dunning et al. [1992]). Ces ressources peuvent être aussi bien de la nourriture (notamment des ressources florales, des proies alternatives), des lieux de reproduction, d'hivernage, des abris contre les perturbations. . . et le grain paysager pertinent pour maintenir cette hétérogénéité dépend notamment de la mobilité et des traits d'histoire de vie des auxiliaires, déterminants de leur manière et de leur capacité à exploiter la mosaïque (Schellhorn et al. [2014]).

Vouloir piloter les services de pollinisation et de contrôle des ravageurs en agissant sur la mosaïque paysagère suppose de déterminer les structures de cette mosaïque les plus propices à la provision de ces services. Ces structures doivent permettre de conserver les communautés d'auxiliaires dans un état satisfaisant pour délivrer ces deux services, mais aussi parvenir à ce que ces auxiliaires réalisent les fonctions écologiques de pollinisation et de contrôle là où c'est nécessaire, au moment où c'est nécessaire (Begg et al. [2016]), c'est-à-dire sur les plantes cultivées pendant leurs fenêtres de pollinisation ou durant leurs périodes de sensibilité aux ravageurs. Comme nous l'avons vu ci-dessus, modifier la structure de la mosaïque paysagère affecte dans le temps et dans l'espace la disponibilité des différentes ressources nécessaires aux auxiliaires, ce qui aura des conséquences pour leurs dynamiques de populations. Les modes d'exploitation de la mosaïque par ces auxiliaires, et notamment leurs comportements de dispersion, vont aussi affecter la dynamique de réalisation des fonctions écologiques de pollinisation et de contrôle, en contraignant dans le temps et dans l'espace les interactions interspécifiques qui pourront avoir lieu. Compte-tenu des différences entre les organismes, pollinisateurs et ennemis naturels, en termes de traits et de ressources nécessaires, cela pose donc la question de savoir si ce sont les mêmes structures paysagères et le même type d'hétérogénéité qui favoriseront voire optimiseront les deux services, contrôle biologique et pollinisation.

Dans les deux chapitres précédents nous avons proposé deux modèles reposant sur un cadre conceptuel commun qui tient compte de ces mécanismes, afin de tester les conséquences de différents scénarios de structures paysagères sur la provision du service de contrôle biologique. Ce cadre conceptuel repose sur deux hypothèses principales (Le Gal et al. [2020]). D'abord la modélisation d'un archétype d'ennemi naturel, dont le comportement (notamment sa dispersion) et les interactions dépendent de la correspondance spatio-temporelle entre les besoins dictés par son cycle de vie et la perception fonctionnelle de son environnement, évaluée en termes de disponibilité des ressources par rapport aux besoins. Ensuite, nous avons supposé que les conséquences pour le rendement des interactions trophiques sous-jacentes au service de contrôle biologique, entre les ennemis naturels, les ravageurs et les plantes cultivées, étaient fonction de la temporalité de ces interactions. Ces deux modèles, décrivant un seul service, nous ont permis de mieux comprendre l'influence de ces deux hypothèses sur la dynamique des ennemis naturels et de leur capacité à réaliser la fonction de régulation des ravageurs,

puis de déterminer dans ce cadre les structures paysagères optimales pour bénéficier de ce service et améliorer les rendements.

Dans ce chapitre, il s'agit d'aborder la question de la multifonctionnalité des paysages agricoles, en prolongeant le même cadre conceptuel pour s'interroger sur les relations entre structures du paysage et délivrance conjointe des services de contrôle biologique et de pollinisation. Notre chapitre de revue (chapitre 1) nous a permis d'établir une typologie des relations entre ces deux services lorsqu'ils sont délivrés par les arthropodes. Par rapport à notre cadre conceptuel de modélisation, nous avons choisi d'explorer deux des trois types de relations que nous avons identifiées.

Le premier type de relation entre contrôle biologique et pollinisation que nous avons envisagée est celui où un facteur commun, ici la disponibilité de ressources induite par la structure de la mosaïque paysagère, exerce une influence conjointe mais potentiellement différenciée sur les dynamiques des pollinisateurs et des ennemis naturels, et donc sur la provision des services. Ici, nous faisons l'hypothèse que pollinisateurs et ennemis naturels pourraient présenter aussi bien des caractéristiques écologiques (cycles et traits d'histoire de vie) communes que des différences, qui vont affecter leur perception respective d'une même structure paysagère ainsi que leurs comportements dans cette structure, conduisant à des provisions différenciées des deux services. Pour prendre un exemple, imaginons comme archétype de pollinisateurs des bourdons, et des coccinelles comme ennemis naturels. En simplifiant leurs cycles de vie, nous pouvons remarquer que ces deux auxiliaires partagent certaines caractéristiques communes : passer l'hiver dans des habitats peu perturbés, notamment les habitats semi-naturels ; utiliser les espaces cultivés comme source importante de nourriture ; disposer de capacité de dispersion importantes (plusieurs kilomètres) par le vol à l'âge adulte... en revanche, les bourdons seront à la recherche de ressources alimentaires exclusivement florales, tandis que les coccinelles dépendent de la présence de proies (ravageurs), et les deux archétypes auront donc une perception différente des ressources disponibles dans un même habitat. De plus, les bourdons sont des insectes sociaux, dont les individus sont inféodés à leur nid, ce qui contraint leur distance maximale de dispersion puisqu'ils effectuent des allers-retours, là où les coccinelles se déplacent de proche en proche au cours de la saison et vont pondre sur des sites riches en proies pour leurs larves, avant de se réfugier dans des habitats semi-naturels lorsque la mauvaise saison approche. Notre hypothèse est alors que ces différences vont faire émerger des comportements et des dynamiques différentes dans une même structure paysagère. Les structures paysagères optimales pour favoriser l'un ou l'autre service ne seront pas nécessairement identiques. Si le rendement des plantes cultivées dépend conjointement des niveaux de ces deux services, comme cela peut être le cas pour de nombreuses espèces (fruitiers, colza, tournesol...), alors il reste à déterminer la forme ou les formes de la structure paysagère optimale par rapport à ce critère de production.

Le second type de relations entre les deux services que nous avons envisagé dans ce travail réside dans les interactions directes entre pollinisation et contrôle des ravageurs pour influencer le rendement. Pour plusieurs espèces de plantes cultivées, il a été révélé expérimentalement des influences synergiques (donc non-additives) de ces deux services sur le rendement (e.g.

Lundin et al. [2012]; Sutter and Albrecht [2016]; Gagic et al. [2019]). Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, une diversité de mécanismes peut être à la source de ces effets d'interactions. Par exemple, les pollinisateurs peuvent être moins attirés par les fleurs abîmées qui n'auront pas été protégées par une régulation efficace des ravageurs, ce qui affectera leur pollinisation et donc leur rendement si ce sont les graines ou les fruits de ces espèces qui sont récoltés. Les ravageurs peuvent également capter une fraction de l'énergie de la plante sinon allouée à la mise à disposition de ressources florales (pollens, nectars) utilisées par les pollinisateurs, ce qui par rétroaction peut affaiblir la dynamique de ces derniers s'ils se trouvent en déficit de ressources. Ces effets d'interaction peuvent prendre une importance particulière lorsque dans un même paysage coexistent des plantes dont le rendement dépend peu ou pas des deux services, des plantes qui dépendent des deux services mais sans effets d'interaction (effets additifs des deux services), ou des plantes qui dépendent des deux services et présentant ces effets d'interaction.

Dans ce 4ième chapitre, nous prolongeons donc le cadre conceptuel et les modèles développés dans les chapitres précédents, en produisant un nouveau modèle complété par une composante relative à la pollinisation. De la même manière que nous avons modélisé la dynamique explicite d'une population d'ennemis naturels au sein d'une mosaïque paysagère agricole, nous avons sur la base d'un archétype simulé la dynamique d'une population de pollinisateurs des cultures. Cet archétype est fondé sur un cycle de vie simplifié et exprimé en termes de besoins, variables dans le temps, et de comportements caractérisés par des traits d'histoire de vie. Les agents simulés sur cet archétype perçoivent le paysage agricole comme une mosaïque d'habitats et de ressources, où ils pourront essayer de combler leurs besoins. La dynamique de la population de pollinisateurs sera ainsi sensible à la structure spatio-temporelle de la mosaïque paysagère, qui conditionne la disponibilité des habitats et des ressources que recherchent les pollinisateurs. Les interactions de ces pollinisateurs avec les plantes cultivées sont à la source du service de pollinisation, qui influence le rendement final.

Dans ce modèle, nous faisons l'hypothèse que le rendement des cultures dépend à différents degrés des deux services, contrôle biologique et pollinisation. Cette contribution des deux services n'est pas seulement additive, mais pourra aussi selon les cultures induire un effet synergique, traduisant l'interaction entre les deux services sur le rendement. De la même manière que pour le service de contrôle biologique dans les précédents chapitres, nous avons proposé de tenir compte des aspects temporels des interactions entre pollinisateurs et plantes cultivées pour déterminer leurs impacts sur le service de pollinisation et a fortiori sur les rendements.

En comparaison des modèles développés dans les précédents chapitres, celui présenté ici intègre donc deux originalités : une représentation des deux services, contrôle biologique et pollinisation, pour questionner leur réponse conjointe à la structure paysagère ; une adaptation du concept d'élaboration du rendement, afin de tenir compte de la contribution des deux services et de leurs éventuelles interactions sur celui-ci. A l'aide de ce modèle, nous avons décidé d'investiguer trois questions :

1. quelles sont les réponses des deux services aux variations de la structure paysagère, et comment les relations entre les services peuvent-elles induire des réponses différenciées ?
2. quelles sont les structures du paysage permettant d’optimiser les deux services et le rendement, et comment celles-ci sont elles-influencées par les traits d’histoire de vie des pollinisateurs et des ennemis naturels ?
3. enfin, est-il plus efficace, dans un paysage agricole donné, d’adopter une stratégie reposant sur le choix des traits de la plante cultivée ou plutôt sur les traits des arthropodes délivrant les services pour améliorer le rendement ?

5.3 Matériel et méthodes

Nous décrivons ici le modèle utilisé dans le chapitre 4, ses principales hypothèses et composantes, ainsi que les scénarios testés, en utilisant le protocole ‘Overview, Design concept, Details’ (Grimm et al. [2006] ; Grimm et al. [2010]). Ce modèle s’appuie sur le cadre conceptuel et les modèles de contrôle biologique des ravageurs exploités dans les chapitres 2 et 3. Comme pour les ennemis naturels, nous avons développé un archétype de pollinisateurs, en nous basant sur un modèle biologique réel, celui des bourdons. Nous conserverons celui du bî-nôme coccinelles-pucerons pour le modèle ennemis naturels-ravageurs, décrit dans le chapitre 2 (cf. Le Gal et al. [2020]).

Dave Goulson a publié en 2010 un ouvrage de référence sur l’écologie du genre *Bombus* (Goulson [2010]), à partir duquel nous avons collecté un certain nombre d’informations sur le cycle de vie, les capacités de dispersion, et la fonction de pollinisation de ces espèces, afin de construire notre archétype de pollinisateur. Les espèces du genre *Bombus* ont en général un cycle de vie annuel. Les reines émergent de l’hibernation à la fin de l’hiver ou au début du printemps, et commencent leur recherche d’un habitat propice à l’installation d’un nouveau nid. Dans les paysages agricoles, ces habitats sont essentiellement des haies, et des espaces boisés, et les habitats linéaires sont particulièrement recherchés. Certaines espèces nichent aussi au sol, dans des trous creusés dans les sols meubles et peu perturbés. La reine approvisionne le nid en pollen afin de pondre une première génération d’ouvrières, puis se consacre à la reproduction, pendant que les ouvrières poursuivent la collecte de ressources. Durant l’été, si la colonie atteint une taille critique, celle-ci cesse de produire de nouvelles ouvrières pour se concentrer sur les reproducteurs. Les nouvelles reines accumulent des ressources et se reproduisent avec les mâles, avant de rechercher un lieu d’hivernation, généralement en creusant un trou dans les sols meubles et peu perturbés. Après le départ des mâles et nouvelles reines, le nid qui les a produit dégénère rapidement.

Les capacités de « foraging » sont très variables selon les espèces, avec une forte élasticité des périmètres de recherche des ressources selon les observations. Néanmoins, de nombreuses espèces peuvent se déplacer sur des distances supérieures à 1km du nid, et jusqu’à 2-3km. Les patches-habitats contenant de grandes quantités de fleurs se révèlent plus attractifs pour ces pollinisateurs que des patches perçus comme a priori moins riches en ressources. Il peut s’agir aussi bien de fleurs sauvages que de fleurs produites par des plantes cultivées. En effet nombre

de plantes cultivées sont susceptibles d'être visitées par les bourdons, et éventuellement pollinisées. Cette activité de pollinisation peut influencer le rendement final de ces plantes, en quantité comme en qualité, lorsque ce sont les graines ou les fruits qui sont récoltés (Garibaldi et al. [2014]).

Pour modéliser des cultures dont le rendement dépend des services de contrôle des ravageurs et de pollinisation, nous nous sommes inspirés des cas du blé, du colza et du tournesol. Ces trois plantes cultivées sont des grandes cultures, représentant un gradient de dépendance au service de pollinisation. Ainsi, le blé présente en France des rendements moyens par hectare d'environ 70 quintaux et peut subir des pertes dues aux pucerons jusqu'à 30 quintaux par hectare (Arvalis [2013]), correspondant à 40 % du rendement moyen, tout en ne dépendant pas ou très peu de la pollinisation (Klein et al. [2007]). En revanche, le colza qui a en France un rendement moyen d'environ 35 quintaux par hectare peut voir celui-ci baisser de 5 à 8 quintaux par hectare en raison de l'impact direct, ou indirect (sous forme de transmission de viroses par exemple) des pucerons (noa [2019]), ce qui correspond à environ 25 % du rendement moyen, avec une dépendance relativement importante à la pollinisation (entre 10 et 40%) essentiellement assurée par les abeilles domestiques, abeilles solitaires, bourdons, syrphes et les méliponides (en région tropicale ou subtropicale) en plus de l'auto-fécondation et de la pollinisation par le vent (Klein et al. [2007]). Enfin, pour le tournesol le rendement moyen est de 30 quintaux par hectare, alors que les pucerons peuvent avoir une nuisibilité d'environ 3-4 quintaux par hectare, ce qui correspond à environ 13 % du rendement moyen. La contribution de la pollinisation entomophile au rendement est comme pour le colza relativement importante (entre 10 et 40% de réduction des rendements sans cette pollinisation), assurée en particulier par les abeilles domestiques, les bourdons et les méliponides, alors que la part d'auto-pollinisation passive est assez faible.

5.3.1 Présentation générale du modèle

Objectifs

Comme pour les deux précédents modèles (chapitres 2 et 3), il s'agit de simuler l'influence de la structure paysagère sur les dynamiques de méta-populations d'auxiliaires, et leur capacité à provisionner un service écosystémique influençant le rendement des cultures. La première originalité est d'avoir cette fois tenu compte de deux catégories d'auxiliaires, ennemis naturels et pollinisateurs, qui présentent des besoins et des comportements distincts. Le modèle doit servir à tester des scénarios relatifs aux structures paysagères, afin de déterminer s'il est possible d'optimiser la provision conjointe des deux services de pollinisation et de contrôle des ravageurs. La seconde originalité est d'intégrer la possibilité d'interactions entre les influences des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs sur les rendements. La mosaïque culturelle peut ainsi être composée d'une gamme d'espèces cultivées dont les rendements dépendent de l'un ou l'autre service, des deux sans interactions, ou avec interactions. Le modèle permet ainsi de tester comment les structures paysagères optimales peuvent varier selon les scénarios fondés sur la nature des cultures présentes dans la mosaïque. La troisième originalité réside dans les interactions entre les organismes assurant les deux services, au travers des interactions trophiques entre plantes - ravageurs - ennemis naturels - pollini-

sateurs. Lorsque les ravageurs attaquent une plante cultivée dépendante de la pollinisation, nous avons considéré que son stock de pollen diminuait sous l'impact des ravageurs, avec pour conséquence une plus faible disponibilité de la ressource alimentaire pour les pollinisateurs. La régulation des ravageurs par les ennemis naturels limite cet impact.

Entités, variables et échelles

Représentation du paysage et entités. Nous modélisons un paysage agricole sous forme d'une grille de 33 x 33 cellules carrées. Chaque cellule est caractérisée par un type d'usage du sol, représentant soit un habitat semi-naturel (abrégié HSN, décrivant par exemple un îlot boisé, une prairie ou un espace herbacé ou de végétation naturelle), soit une parcelle cultivée. Nous avons considéré que ces cellules feraient environ 1ha de côté, afin que la grille représentant le paysage agricole soit définie à un grain cohérent avec les distances de dispersion des deux types d'auxiliaires que nous avons modélisé : ennemis naturels basés sur un archétype « coccinelles », et pollinisateurs basés sur un archétype « bourdons ». Les premières variables descriptives du paysage sont donc la proportion et l'agrégation des cellules HSN, relativement aux cellules cultivées.

Nous considérons également des mosaïques de différentes cultures, chaque cellule cultivée étant associée à un type spécifique de plante cultivée. Pour définir une gamme de plantes cultivées, nous avons considéré que celles-ci se différenciaient selon deux critères. D'abord la dépendance de leur rendement aux deux services de contrôle des ravageurs et de pollinisation. Les plantes simulées voient leur rendement dépendre de l'un ou l'autre service, des deux sans interactions (effets additifs des services sur le rendement), ou des deux avec interactions (effets synergiques). Ensuite, les plantes simulées fournissent des ressources aux auxiliaires pendant une fenêtre temporelle précise. Pendant cette fenêtre, les interactions entre les plantes et les auxiliaires affectent la provision des services et donc le rendement, alors qu'en dehors de cette fenêtre ces mêmes interactions n'auront pas lieu. Par exemple une plante dont le rendement dépend de la pollinisation sera caractérisée par une période de floraison, pendant laquelle des nectars et pollens sont produits et que les pollinisateurs peuvent récolter lors d'interactions permettant dans le même temps de provisionner un service de pollinisation. Les visites des pollinisateurs sur ces mêmes plantes en dehors de la période de floraison ne permettront pas de polliniser ni de capter de la ressource. Une seconde variable de description des mosaïques paysagères est donc la nature des plantes cultivées qui y sont présentes, et leurs caractéristiques vis-à-vis de leur dépendance aux services et de leurs fenêtres temporelles.

Comportement des pollinisateurs et pollinisation.

Nous modélisons la dynamique ravageurs-ennemis naturels et la fonction de contrôle biologique qui en résulte de la même façon que dans les chapitres précédents. Nous complétons en revanche ce module par le développement d'une dynamique de pollinisateurs et d'une fonction de pollinisation, basée sur celles d'un insecte social de type bourdon. A l'instar de notre hypothèse de modélisation pour les ennemis naturels, nous avons choisi de représenter les pollinisateurs non pas à l'échelle individuelle mais à celle de la petite population, et ici un agent pollinisateur représente ainsi l'ensemble des individus d'une même colonie. Nous supposons

donc que les individus de cette population, représentée par un seul agent dans le modèle, ont tous le même comportement à tout instant, notamment en matière de déplacement. Un agent est positionné en tout instant de la simulation sur une seule des cellules composant la grille paysagère. Enfin, dans les simulations réalisées, tous les agents représentent des populations de même taille, avec des propriétés identiques.

Nous modélisons le cycle de vie des pollinisateurs selon plusieurs étapes distinctes : (1) les pollinisateurs hivernent au sein des HSN, puis (2) lors du démarrage de la saison florale commence une période d'activité durant laquelle les colonies approvisionnent le nid en ressources alimentaires en fourrageant ; (3) la fin de la saison florale signe l'apparition de reproducteurs qui fondent de nouveaux nids dans les HSN (un nid par reproducteur), et le nombre de reproducteurs et donc de nouveaux nids dépend de la quantité de ressource accumulée dans le nid dont les reproducteurs sont issus ; (4) ces nids sont alors en hivernage jusqu'au démarrage de la saison florale suivante. Dans le modèle, la sortie de l'hivernage et la reprise de l'activité est calée temporellement avec la floraison des plantes cultivées, qui représentent le principal habitat-ressource où collecter la nourriture nécessaire à la reproduction. Lorsque les plantes cultivées fleurissent, les pollinisateurs réalisent quotidiennement des allers-retours depuis leur nid situé dans les HSN afin de trouver du pollen ou du nectar à ramener au nid. Lorsque, au gré de leurs déplacements, les pollinisateurs trouvent des cellules occupées par des plantes cultivées offrant de la ressource, ils collectent une fraction fixe de cette ressource qu'ils ramènent à leur nid, afin d'augmenter le stock de celui-ci. Les visites répétées des pollinisateurs sur une même cellule conduisent donc à progressivement épuiser le stock de ressources disponible sur celle-ci. Les déplacements quotidiens des pollinisateurs ne permettent de récolter de la ressource que dans une seule cellule cultivée.

Les pollinisateurs sont caractérisés par deux traits déterminant leurs déplacements, qui sont la distance maximale de dispersion d'une part, et d'autre part leur capacité d'orientation pour repérer et se diriger vers des cellules cultivées dont le stock de ressources n'est pas encore épuisé. Les valeurs de ces deux traits varient dans les scénarios implémentés dans notre modèle.

A la fin de la période de floraison a lieu la reproduction et de nouveaux nids sont fondés. Selon la quantité de ressources stockée dans chaque nid, ce dernier permet l'émergence d'un certain nombre de nouveaux nids, dont seule une fraction survivra à la période d'hivernage. Les nids sont forcément inféodés aux HSN, et il y a donc dans le paysage une complémentarité entre ces espaces offrant des ressources de nidification et les espaces cultivés offrant des ressources alimentaires (pollen, nectar) permettant la reproduction. Pendant la période d'hivernage, un certain nombre de nids est détruit. Les agrégats de cellules HSN ne peuvent en effet abriter un nombre de nids supérieur au nombre de cellules de l'agrégat, chaque cellule ne pouvant accueillir qu'un seul nid.

La fonction de pollinisation est assurée par les pollinisateurs lors de leurs passages dans les cellules cultivées, pour visiter les fleurs et collecter de la ressource, durant la période de floraison. Le niveau final de pollinisation d'une cellule cultivée, au terme de la période

de floraison, est fonction du nombre total de passages des pollinisateurs sur cette cellule. Nous avons considéré que lors de chaque visite, les pollinisateurs pollinisent une fraction des fleurs de la cellule cultivée, cette fraction étant fixée et indépendante du nombre total de fleurs dans la cellule (et donc indépendante de l'impact des dynamiques ravageurs-ennemis naturels). Lorsque toutes les fleurs ont été pollinisées, le niveau de pollinisation atteint un seuil de saturation, et les éventuels passages suivants des pollinisateurs n'auront plus d'effets sur le niveau de pollinisation de la cellule.

Interaction entre pollinisation et régulation biologique. L'interaction entre pollinisateurs et ennemis naturels est modélisée au travers de la dynamique des ressources alimentaires disponible aux pollinisateurs dans les plantes cultivées. Dans le modèle, la période de floraison est toujours plus tardive que la période pendant laquelle les plantes cultivées sont soumises à la pression et à la nuisibilité des ravageurs. Ces derniers prélèvent une partie de ressource aux plantes attaquées et elles réallouent la ressource restante à leurs différents processus écophysologiques. Nous avons alors considéré que plus une plante serait sujette à la pression des ravageurs, moins elle produirait de fleurs, résultant en une plus faible disponibilité de ressources alimentaires pour les pollinisateurs. Le stock initial de ressources pour les pollinisateurs sur une cellule cultivée dépend donc de l'impact préalable des ravageurs, lui-même régulé par le service de contrôle exercé par les ennemis naturels.

Le rendement est calculé à l'échelle de chaque cellule cultivée, en fin de saison culturale, après les fenêtres temporelles de contrôle biologique et de pollinisation, avant l'hivernage. Chaque espèce cultivée se trouve caractérisée par un rendement potentiel maximum. Une fraction de ce rendement est indépendante des services de pollinisation et de contrôle biologique. Sa valeur correspond au rendement réalisé lorsque l'impact des ravageurs est maximal, en l'absence de contrôle biologique permettant la protection des cultures, et en l'absence de toute pollinisation. Le différentiel entre la valeur de cette fraction et celle du rendement potentiel maximum dépend de l'exposition de la cellule aux services de contrôle biologique et de pollinisation, et du niveau de sa dépendance à ces deux services.

Séquencement d'une itération du modèle

Une itération du modèle correspond au déroulement d'une année complète, qui se divise en plusieurs périodes, et simulée selon un pas de temps quotidien (cf. figure 5.1)).

La première période correspond à la colonisation des plantes cultivées par les ravageurs et au processus de contrôle biologique par conservation, qui se déroule de la même façon que dans les chapitres 2 et 3. Pendant cette période, nous modélisons une attaque des cultures par des ravageurs (de type puceron), qui infligent un impact négatif potentiel sur la production des cultures, exprimé en termes de pertes de rendement. Cette attaque est quantifiée par un taux de colonisation par les ravageurs des cellules de cultures, exprimé à chaque instant. La perte de rendement potentielle, exprimée à l'échelle d'une cellule de culture, dépend de la date de colonisation par les ravageurs. Dans le même temps les ennemis naturels se dispersent depuis les HSN en se déplaçant de cellule en cellule, afin de trouver des cellules cultivées colonisées par les ravageurs où ils pourront se reproduire. Cette reproduction entraîne la régulation des

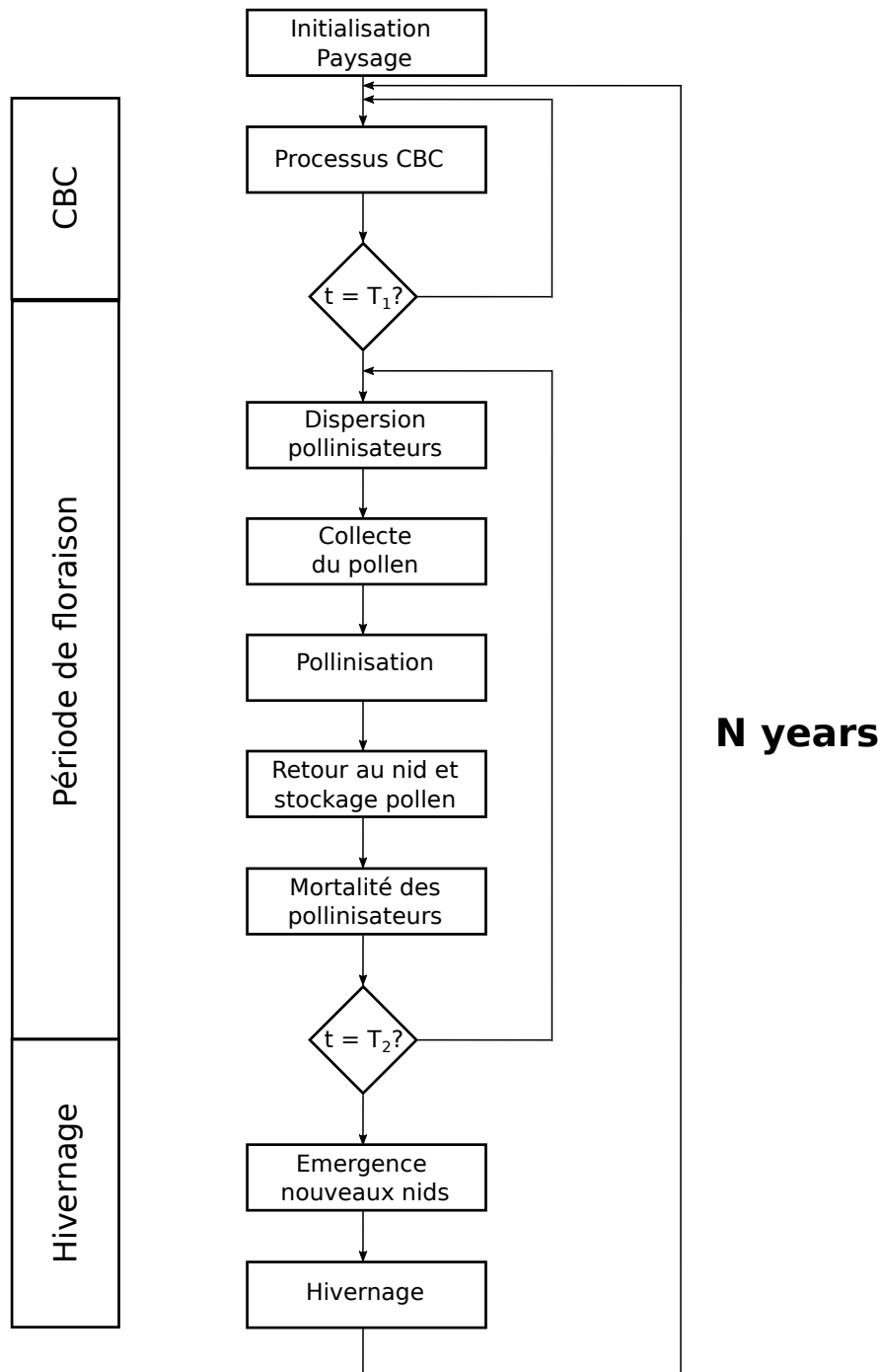


FIGURE 5.1 – Diagramme représentant la séquence temporelle des événements composant une simulation. Une simulation dure N années, et chaque année est divisée en 3 périodes distinctes et successives (cf. rectangles à gauche) : une première période durant laquelle se déroulent les processus liés au contrôle des ravageurs (CBC), puis ceux liés à la pollinisation (période de floraison), et enfin l'hivernage. Durant chaque période, plusieurs procédures sont simulées successivement à chaque pas de temps (rectangles et flèches pleines). Les transitions entre les différentes périodes sont déclenchées par des événements conditionnels (cf. losanges).

ravageurs présents dans la cellule, ce qui permet de limiter l'impact de ces derniers sur le rendement. Plus les ennemis naturels arrivent rapidement sur une cellule après sa colonisation par les ravageurs, plus la perte finale de rendement sera limitée. A la fin de cette première période simulée les ravageurs cessent leur colonisation et les ennemis naturels cherchent à regagner les HSN en vue de leur hivernage jusqu'à l'année suivante. A la transition entre cette période et la suivante, il est ainsi possible de déterminer l'impact des ravageurs sur le nombre de fleurs produites et le rendement potentiel maximal. Ceux-ci dépendent conjointement de la date de colonisation par rapport à la phénologie de la plante cultivée, et du délai entre la colonisation par les ravageurs et une éventuelle arrivée des ennemis naturels, suivant les mêmes hypothèses que celles développées dans les chapitres 2 et 3.

La seconde période correspond à la floraison des plantes cultivées et au processus de pollinisation. Celle-ci déclenche la dispersion des pollinisateurs. Chaque jour, chaque pollinisateur se déplace depuis son nid vers une cellule du paysage, selon ses capacités de dispersion et d'orientation. Les pollinisateurs peuvent en effet visiter une cellule à plus ou moins longue distance de leur nid. Plusieurs types de déplacements sont envisagés dans le modèle, avec notamment un déplacement entièrement aléatoire, où les pollinisateurs visitent chaque jour des cellules choisies sans tenir compte de leurs caractéristiques. Un autre type de déplacement est aussi envisagé, où les pollinisateurs sont en mesure de choisir des cellules cultivées dont le stock de pollen mis à disposition n'est pas encore épuisé. Si les pollinisateurs se sont déplacés sur une cellule cultivée contenant encore de la ressource, ils en rapportent une fraction à leur nid situé dans une cellule HSN où la ressource est stockée. Par la même occasion, une fraction des fleurs contenues dans la cellule cultivée est pollinisée, augmentant le taux de pollinisation de la cellule. Si la cellule cultivée a reçu suffisamment de visites de la part des pollinisateurs, son taux de pollinisation atteint son maximum, correspondant au fait que 100 % des fleurs sont alors pollinisées. Lors de leurs déplacements, les pollinisateurs sont soumis à un taux de mortalité lié aux conditions environnementales rencontrées, et un certain nombre d'entre eux sont éliminés. A la fin de la période de floraison, les pollinisateurs meurent car ils ne survivent pas à l'hiver. Le rendement de chaque cellule cultivée peut alors être calculé.

Avant le début de la prochaine période de floraison, le stock de pollen accumulé dans chaque nid permet l'émergence d'un certain nombre de reines, proportionnel à la valeur du stock. Ces reines fondent alors de nouveaux nids dans les HSN. Tous les nids ne seront pas viables, selon la compétition qui s'exerce sur eux lorsque plusieurs nids sont dans le même agrégat de cellules HSN. Les nids viables permettront l'émergence de pollinisateurs à l'annonce de la période de floraison suivante.

Lors du passage d'une année à une autre, c'est-à-dire pendant l'hivernage avant le démarrage d'une nouvelle saison culturale, tous les ennemis naturels encore présents dans les habitats cultivés sont éliminés car ils ne peuvent survivre que lorsqu'ils sont réfugiés dans les HSN. Ces derniers ne sont pas des refuges avec une capacité inépuisable, qu'il s'agisse de faire survivre les ennemis naturels ou les pollinisateurs. Nous avons donc modélisé une capacité de charge, attribuée à chaque agrégat de cellules HSN, qui détermine le nombre d'ennemis naturels et de nids de pollinisateurs qui peuvent y survivre pendant l'hivernage.

Cette capacité de charge dépend de la taille de l'agrégat. Les ennemis naturels et les nids de pollinisateurs excédentaires sont éliminés de façon aléatoire parmi tous ceux présents dans l'agrégat de HSN.

5.3.2 Principes de conception

Comme pour les modèles développés dans les chapitres 2 et 3, nous avons ici travaillé sur la base d'archétypes d'auxiliaires, pour lesquels nous proposons un cycle de vie simplifié qui détermine leur comportement dans des paysages représentés fonctionnellement sous la forme d'une mosaïque d'habitats-ressources. Les pollinisateurs, comme les ennemis naturels, recherchent selon la période des habitats où s'abriter (des HSN) et d'autres où trouver la nourriture nécessaire à la reproduction (dans les espaces cultivés). La disponibilité de ces deux types de ressources au sein de la mosaïque paysagère va ainsi déterminer la dynamique des populations de pollinisateurs et d'ennemis naturels. La dynamique de cette disponibilité va également contribuer à façonner les comportements et les activités des auxiliaires, notamment via leur dispersion, et les interactions qu'ils pourront entretenir avec les plantes cultivées, à la source de la provision des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs.

Le second principe de conception, déjà mobilisé dans les précédents modèles, réside dans l'importance donnée à la temporalité des interactions entre organismes pour leur influence sur les services. Ainsi, nous avons proposé que le contrôle des ravageurs et sa capacité à préserver les rendements dépendait de deux paramètres temporels : la date de colonisation des plantes cultivées par les ravageurs, qui permet de tenir compte de leur nuisibilité selon le stade de développement de la culture (mécanismes écophysiologiques), et le délai entre la colonisation par les ravageurs et l'arrivée des ennemis naturels, qui détermine la capacité de régulation de la population de ravageurs et donc leur impact (mécanismes liés à la dynamique des populations et aux paramètres des interactions trophiques). De la même manière, pour les plantes sensibles au service de pollinisation, nous avons considéré que sa provision et son impact sur le rendement dépendent des interactions entre pollinisateurs et les plantes cultivées pendant la fenêtre temporelle de floraison. Le nombre de visites sur une cellule pendant cette fenêtre détermine le taux de pollinisation de cette cellule.

Le troisième principe de conception, original par rapport aux précédents modèles de cette thèse, réside dans le fait que pollinisateurs et ennemis naturels coexistent dans la mosaïque paysagère. Nous avons représenté les deux types d'organismes à l'aide d'archétypes reposant sur des formalismes et des principes de modélisation communs, décrits ci-dessus. Néanmoins, nous voulions explorer en quoi les différences entre ces organismes peuvent produire des réponses différentes pour un même scénario de mosaïque paysagère. Les archétypes de pollinisateurs et d'ennemis naturels présentent donc des différences, dans leurs cycles de vie et besoins, et dans leurs traits d'histoire de vie. Nous avons modélisé la mosaïque paysagère selon une vision fonctionnelle, composée d'habitats-ressources que les auxiliaires cherchent à exploiter. Les différences entre les deux archétypes vont ainsi conduire à des différences dans la perception de cette mosaïque ainsi que dans les manières de les exploiter, au travers de leurs déplacements et de leurs interactions. Par exemple, les pollinisateurs sont inféodés aux

HSN où se trouvent leurs nids, et ils réalisent des déplacements quotidiens pour aller collecter de la ressource et la ramener à leur nid. A l'inverse les ennemis naturels quittent les HSN en début de saison culturale, et se déplacent de cellules de cultures en cellules de cultures afin de repérer des habitats infestés de ravageurs où s'alimenter et se reproduire, et ne regagnent les HSN qu'en fin de saison culturale. Nous avons considéré que les pollinisateurs disposaient d'une plus grande capacité de dispersion en termes de distance parcourue quotidiennement, relativement aux ennemis naturels. En revanche, le fait que les pollinisateurs soient inféodés aux HSN leur imposent de fait une contrainte dans la distance maximale de dispersion, et ils ne peuvent donc pas explorer l'entièreté de la mosaïque paysagère, à la différence des ennemis naturels. Leurs besoins, et donc leurs perceptions fonctionnelles du paysage ainsi que l'orientation de leurs déplacements et de leurs interactions diffèrent pendant la saison culturale, puisque les pollinisateurs sont à la recherche de plantes à fleurs où collecter de la ressource florale, là où les ennemis naturels recherchent des plantes cultivées attaquées par des ravageurs. De plus, la ressource des pollinisateurs est directement liée aux plantes cultivées alors que celles des auxiliaires correspond à un réseau tri-trophique impliquant les ravageurs.

Enfin, le quatrième principe de conception du modèle repose sur les relations que nous avons imposées entre les services de pollinisation et de contrôle des ravageurs, et de leurs impacts sur les rendements. Ces relations se produisent en lien avec deux mécanismes. D'abord la ressource prélevée par les pollinisateurs dépend de la régulation biologique produite par les ennemis naturels, si la plante a été colonisée par des ravageurs. Nous avons simulé que la période d'activité des pollinisateurs se déroule plus tardivement par rapport à celle des ravageurs et des ennemis naturels. Les pollinisateurs s'activent donc sur des plantes cultivées qui ont potentiellement déjà subi l'impact des ravageurs, éventuellement limité grâce à la régulation par les ennemis naturels. Nous avons supposé que cet impact des ravageurs résultait en une production de fleurs amoindrie à l'échelle de la plante individuelle, qui se répercute à l'échelle de la cellule dans son ensemble. Sur des cellules ayant subi un fort impact des ravageurs (et donc une faible régulation par les ennemis naturels), le stock de pollen disponible pour les pollinisateurs est plus faible, et ces derniers collecteront une quantité totale de pollen plus limitée ce qui induira un impact négatif sur les populations.

Ensuite, la seconde relation que nous simulons se situe dans la construction du rendement des plantes cultivées. Le rendement des plantes cultivées peut dépendre des deux services individuellement, et avec un effet d'interaction entre les deux services. Une telle culture a un rendement maximal théorique, en absence de pertes liées aux ravageurs, et lorsqu'elle a bénéficié d'un taux de pollinisation maximal de 100 % de ses fleurs. Les ravageurs, si leur régulation par les ennemis est absente ou limitée, vont abaisser le rendement maximal théorique et contraindre la quantité de fleurs produites en bon état. Les pollinisateurs ne pourront ainsi visiter qu'une fraction des fleurs qui auraient pu être théoriquement produites en l'absence de ravageurs. Selon le taux de pollinisation des fleurs restantes, le rendement sera d'autant abaissé (cf. figure 5.2).

Les différentes relations mathématiques représentent les principaux processus biologiques à l'œuvre dans notre modèle sont indiquées ci-dessous (cf. annexe pour une illustration).

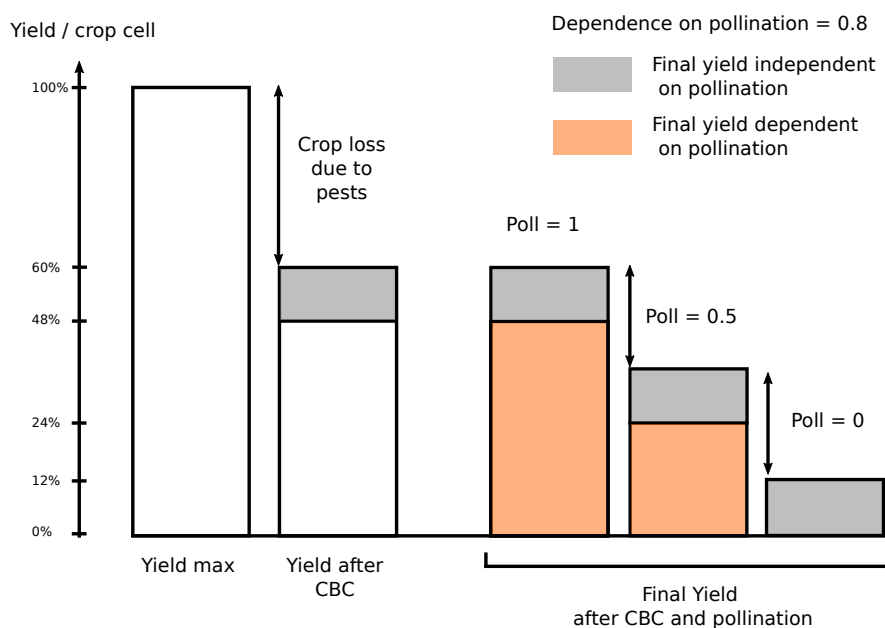


FIGURE 5.2 – Décomposition de la formation du rendement dans le modèle. On suppose qu’au lancement de la simulation, toutes les cellules cultivées sont caractérisées par un rendement théorique maximal correspondant à 100% de leur potentiel (rectangle de gauche). Après la période durant laquelle se déroulent les procédures liées au service de contrôle des ravageurs, les cellules cultivées ayant été attaquées par les ravageurs ont subi des pertes de rendement liées à l’impact de ces ravageurs, ce qui abaisse leur potentiel maximal de rendement (2nd rectangle à partir de la gauche). On considère qu’une part de ce potentiel est indépendante de la provision du service de pollinisation, et sera réalisée quelque soit cette provision (rectangle gris). La mesure de cette part est fonction du niveau de dépendance de la culture à la pollinisation (ici 0.8, ainsi 20% du potentiel de rendement après contrôle des ravageurs est indépendante de la pollinisation). La pollinisation contribue à réaliser le reste du potentiel de rendement. Selon le niveau de provision de pollinisation sur la cellule cultivée (0, 0.5, 1), reliée au nombre de visites des pollinisateurs, une contribution plus ou moins élevée du potentiel de rendement est réalisée (rectangle orange). Le rendement final sur une cellule cultivée est la somme de la part du potentiel de rendement indépendante de la pollinisation (rectangle gris), et de la part dépendante réalisée (rectangle orange).

Celles liées à la régulation biologique sont similaires à celles utilisées dans les chapitres 2 et 3.

La colonisation des cultures est modélisée sous la forme d'un taux de colonisation I , correspondant à un pourcentage de cellules cultivées encore saines de ravageurs et nouvellement colonisées, à chaque instant de la simulation (pendant la période où s'exerce le service de contrôle biologique).

Pour calculer le rendement maximal théorique après la période contrôle biologique, et avant que la pollinisation n'ait lieu, on applique les mêmes équations qu'aux chapitres 2 et 3.

Ainsi, le rendement (Y) sur une cellule cultivée après le contrôle biologique correspond à la différence entre le rendement maximal théorique absolu (en l'absence de ravageurs, avec une pollinisation complète), et le rendement après passage des ravageurs et régulation (Ψ) :

$$Y = 100 - \Psi \quad (5.1)$$

Cette valeur (Ψ), attribuée à l'échelle de chaque cellule cultivée, correspond à la différence entre la perte de rendement en l'absence de régulation des ravageurs (Ψ_{th}) et la réduction de cette perte liée à la régulation par les ennemis naturels ($\Delta\Psi \cdot \Psi_{th}$)

$$\Psi = \Psi_{th} \cdot (1 - \Delta \cdot \Psi) \quad (5.2)$$

La perte de rendement en l'absence de régulation (Ψ_{th}) décrit la réponse du rendement aux interactions entre la plante cultivée et les ravageurs. Cette valeur est une fonction décroissante selon la date d'arrivée des ravageurs, vis-à-vis de l'âge et donc l'état phénologique de la culture (se reporter au chapitre 2 pour le détail des paramètres) :

$$\Psi_{th}(d_1) = M_1 \cdot e^{Q_1 \cdot (d_1 - 1)} \quad (5.3)$$

La réduction de la perte de rendement grâce à la régulation par les ennemis naturels ($\Delta\Psi \cdot \Psi_{th}$) est une fonction du délai entre la colonisation des ravageurs et l'arrivée des ennemis naturels sur la même cellule :

$$\Delta\Psi(d_2 - d_1) = \frac{1}{100} \cdot (M_2 \cdot \frac{1}{e^{-Q_2 \cdot (d_2 - d_1 - h)} + 1} + M_3) \quad (5.4)$$

Lorsque les ravageurs colonisent une cellule, ces derniers ont un impact sur la quantité de pollen que peut produire la cellule cultivée et qui sera ensuite disponible aux pollinisateurs pour être collectée. Initialement, et au départ de chaque année de simulation, toutes les cellules cultivées peuvent produire la même quantité totale de pollen, à laquelle est soustraite après la période de contrôle biologique, la quantité correspondant à l'impact des ravageurs.

$$Q_{pollen} = Max_{pollen} - \Psi * (1 - Min_{pollen})/100 \quad (5.5)$$

où Max_{pollen} correspond à la quantité maximale de pollen sur une cellule cultivée rendue

disponible aux pollinisateurs, et Min_{pollen} la valeur minimale de pollen après impact des ravageurs.

A chaque visite des pollinisateurs sur une cellule cultivée pendant la période de floraison, ces pollinisateurs sont en mesure de prélever une quantité de pollen sur le stock encore disponible sur la cellule, et ce jusqu'à son épuisement. Tous les pollinisateurs sont en mesure de prélever à chaque passage la même quantité (il n'y a pas de pollinisateurs plus performants que d'autres). Cette quantité de pollen est ensuite ramenée au nid et vient abonder le stock total accumulé dans le nid, et qui sera utilisé en fin d'année pour faire émerger un certain nombre de reproducteurs à même de fonder de nouveaux nids.

La quantité de pollen collectée à chaque passage correspond à une fraction de la quantité de pollen sur la cellule après contrôle biologique. Le paramètre important est $Nb_{VisitesAvantEpuisement}$ qui détermine le nombre de passages que peuvent faire les pollinisateurs avant d'épuiser un stock maximal de pollen, cette valeur étant fixée pour tous les pollinisateurs et toutes les cellules, quelque soit leur stock après passage des ravageurs et des ennemis naturels.

$$Q_{PollenCollecté} = Q_{pollen} / Nb_{VisitesAvantEpuisement} \quad (5.6)$$

A chaque passage des pollinisateurs sur une cellule cultivée, ces derniers pollinisent cette cellule en plus de prélever du pollen. Chaque passage contribue à polliniser une fraction des fleurs, et donc à augmenter le taux de pollinisation de la cellule, jusqu'à un seuil de saturation. Là encore tous les pollinisateurs sont considérés avoir la même capacité de pollinisation. Ainsi, à chaque passage des pollinisateurs, le taux de pollinisation augmente linéairement :

$$TauxPollinisation_n = TauxPollinisation_{n-1} + 1 / Nb_{VisitesPourPolliniserIntégralement} \quad (5.7)$$

Le rendement final d'une cellule cultivée dont le rendement dépend du contrôle biologique et de la pollinisation est calculé en fin d'année, en tenant compte du degré de dépendance du rendement au service de pollinisation (Dep_{poll}), et du taux de pollinisation final de cette cellule ($TauxPollinisation_{final}$) :

$$RendementFinal = ((100 - \Psi) - (100 - \Psi) * Dep_{poll}) + TauxPollinisation_{final} * (100 - \Psi) * Dep_{poll} \quad (5.8)$$

Enfin, le stock de ressources accumulé au nid permet, avant le démarrage d'une nouvelle année, de déterminer le nombre de reproducteurs, qui chacun peuvent fonder un nouveau nid sur une cellule HSN. On utilise un facteur de conversion ($FacteurConversion$) entre la valeur du stock de ressources et le nombre de nouveaux reproducteurs produits par un nid :

$$NombreReproducteurs = StockPollen_{final} * FacteurConversion \quad (5.9)$$

Les paramètres utilisés pour définir ces dernières relations, spécifiques à ce modèle, sont récapitulés dans la table 1, ainsi que les valeurs utilisées pour leur calibration. Les autres paramètres et leurs gammes de valeurs sont décrits dans les précédents chapitres.

TABLEAU 5.1 – Paramètres utilisés pour les simulations du modèle

Nom du paramètre	Description du paramètre	Gamme	Unités
Min_{pollen}	Quantité minimale de pollen offerte sur une cellule	0–1	%
Max_{pollen}	Quantité maximale de pollen offerte sur une cellule	0–2	%
$Nb_{VisitesAvantEpuisement}$	Nombre de visites de pollinisateurs sur une cellule nécessaires pour épuiser le stock de pollen	0–10	%
$Nb_{VisitesPourPolliniserIntégralement}$	Nombre de visites de pollinisateurs sur une cellule nécessaires pour polliniser au maximum la cellule	0–10	%
Dep_{poll}	Dépendance du rendement au service de pollinisation	0–100	%
$FacteurConversion$	Facteur de conversion du stock de pollen final collecté au nid en nouveaux individus fondateurs de nids de pollinisateurs	0–1	%

5.3.3 Initialisation, scénarios et sorties

Initialisation

Lorsque le modèle est initialisé, nous fixons les paramètres de la table 1 ainsi que la composition paysagère en termes de HSN et de types cultures (en terme de dépendance aux deux services).

La simulation démarre en année 1, au moment de la transition entre la période d’hivernage et le passage à la saison culturale. Les auxiliaires, pollinisateurs et ennemis naturels, sont en nombre prédéfini (paramètres d’entrées du modèle) et localisés dans les HSN, où ils terminent l’hivernage. Nous avons utilisé dans nos simulations un taux de colonisation des cultures par les ravageurs, et de valeur $I = 3$, c’est-à-dire que 3 % des cellules cultivées sont colonisées par les ravageurs à chaque instant de la simulation, pendant la période où s’exerce le contrôle des ravageurs.

Scénarios

Les possibilités de scénarios à explorer sont très nombreuses, compte-tenu de la multiplicité des facteurs d’influence pouvant intervenir dans le modèle. Nous avons donc du faire un choix pour démarrer l’analyse. Pour cela, nous avons décidé de demeurer dans la continuité des chapitres 2 et 3, en testant d’une part l’effet de la structure paysagère, d’autre part de caractéristiques des plantes cultivées, et enfin de traits d’histoire de vie des organismes. Nous avons alors élaboré plusieurs scénarios à partir des paramètres du modèle, en considérant

principalement les trois types de facteurs suivants et leurs variations : (1) des propriétés de la structure paysagère : proportion et agrégation des HSN, (2) des propriétés de dépendance du rendement des cultures vis-à-vis des deux services et (3) des traits d'histoire de vie des auxiliaires : capacités de dispersion et d'orientation.

Scénario 1 (a dans les résultats) : impact de la structure en HSN sur les deux services. Dans un premier temps, nous avons caractérisé les variations dans les réponses des deux services de contrôle des ravageurs et de pollinisation face à des structures paysagères variées en termes de HSN. Pour cela, nous avons choisi un scénario où un seul type de culture était présente dans la mosaïque, dépendante des deux services pour son rendement. Nous avons alors fait varier la proportion et l'agrégation des HSN, selon plusieurs modalités reposant sur la présence/absence des différents organismes : ravageurs, ennemis naturels et pollinisateurs. Ces scénarios sont dans la continuité de ceux testés dans le chapitre 2 de la thèse. Nous analysons donc le rôle de chacun des organismes dans la provision des services, et selon un gradient croissant de HSN.

Le gradient de HSN intègre la gamme de valeurs comprise entre 5 et 95 %, avec des intervalles de 10 %. Nous considérons trois modalités d'agrégation des HSN, faible (c'est-à-dire que les HSN sont très dispersés dans la culture, formant des agrégats de petite taille), intermédiaire, et forte (les HSN forment quelques gros agrégats). Dans ce scénario, la culture modélisée était très dépendante de la pollinisation pour son rendement (70 % du rendement dépend de la pollinisation). Les pollinisateurs comme les ennemis naturels étaient capables de déplacements orientés (non-aléatoires, ils sont en mesure de percevoir leur environnement immédiat et de prendre des décisions d'orientation en fonction, pour se diriger prioritairement vers des cellules perçues comme abritant des ressources). Les pollinisateurs sont de plus capables lors de leurs déplacements quotidiens de réaliser de grandes distances depuis leur nid, pour couvrir une un rayon paysager important.

Scénario 2 (b dans les résultats) : structure paysagère optimale pour les deux services et le rendement. Dans un second temps, nous avons cherché à déterminer quelles seraient les structures paysagères optimales en termes de proportion de HSN et de leur agrégation. Tous les organismes sont cette fois présents dans les simulations. Là encore, nous avons considéré qu'une seule culture présente dans la mosaïque paysagère. Mais, cette fois nous avons également fait varier la dépendance de la culture aux deux services, avec pour chaque service deux modalités, faible ou forte dépendance. La valeur maximale de la perte de rendement liée à l'impact des ravageurs pouvait ainsi être soit de 30 % (faible dépendance au contrôle des ravageurs), soit de 50 % (forte dépendance). La part du rendement dépendante du taux de pollinisation pouvait être soit de 30 % (faible dépendance à la pollinisation), soit de 70 % (forte dépendance à la pollinisation).

Nous avons considéré, pour repérer l'optimum de la proportion de HSN, que celui-ci correspondait à la valeur minimale de HSN pour la valeur maximale de l'indicateur à optimiser (valeur du service de contrôle biologique, de pollinisation, ou le rendement).

Scénario 3 : impact des traits d’histoire de vie des organismes sur les services (c dans les résultats). Dans ce scénario, nous avons cette fois fixé la proportion de HSN à la valeur de 25 %, avec trois modalités d’agrégation et un seul type de cultures dans le paysage. Nous avons fait varier conjointement les valeurs des traits d’histoire de vie des pollinisateurs et ennemis naturels, et le degré de dépendance des cultures aux deux services. Pour ce qui concerne les traits, nous avons choisi d’avoir deux modalités pour la distance de dispersion quotidienne des pollinisateurs (faible distance vs longue distance), et également deux modalités pour les capacités d’orientation des pollinisateurs et des ennemis naturels (déplacements orientés par la détection à proximité de ressources vs déplacements orientés aléatoirement). Comme dans le précédent scénario, les cultures dépendent de chacun des deux services selon deux modalités (dépendance faible ou forte de leur rendement au niveau de provision du service). Ce scénario permet d’analyser si dans un paysage dont la structure est fixée (proportion de HSN et leur agrégation fixées), il serait plus efficace pour améliorer le rendement d’adopter une stratégie visant à cibler les auxiliaires selon leurs traits d’histoire de vie, ou plutôt cibler les caractéristiques des plantes cultivées.

Sorties du modèle

Les sorties du modèle sont des indicateurs quantifiant, en moyenne pour toutes les cellules cultivées, les niveaux de services rendus pour le contrôle des ravageurs (= perte de rendement moyenne) et la pollinisation (= taux de pollinisation moyen). Nous avons également mesuré le rendement moyen des cellules cultivées, celui-ci étant déterminé par les niveaux de services rendus (cf. figure 5.2), fournissant ainsi un indicateur du service de production.

Les simulations sont pluriannuelles, afin de parvenir à un équilibre des dynamiques, et les sorties sont enregistrées à la fin de la dernière année de simulation ($N = 10$ années). Nous n’avons pu ici, et pour tous les scénarios, procéder qu’à un faible nombre de simulations pour chaque modalité ($n = 2$).

5.4 Résultats

5.4.1 Réponses différenciées des deux services à la structure paysagère

La figure 5.3 montre l’évolution des moyennes des indicateurs de contrôle biologique (perte moyenne de rendement, ligne 1), de pollinisation (taux de pollinisation, ligne 2) et du rendement (ligne 3) pour une cellule de plante cultivée, selon la structure du paysage décrite par la proportion de cellules de HSN (abscisse) et leur niveau d’agrégation (en colonne), et la présence ou l’absence des différents organismes (les différentes couleurs sur chacune des figures).

Pour expliquer les résultats de la figure, nous allons explorer les courbes les unes après les autres en considérant l’impact des différents organismes sur les simulations.

On commence par le cas simple des simulations en présence uniquement de ravageurs (donc sans ennemis naturels et sans pollinisateurs). Il s’agit de la courbe rouge avec points

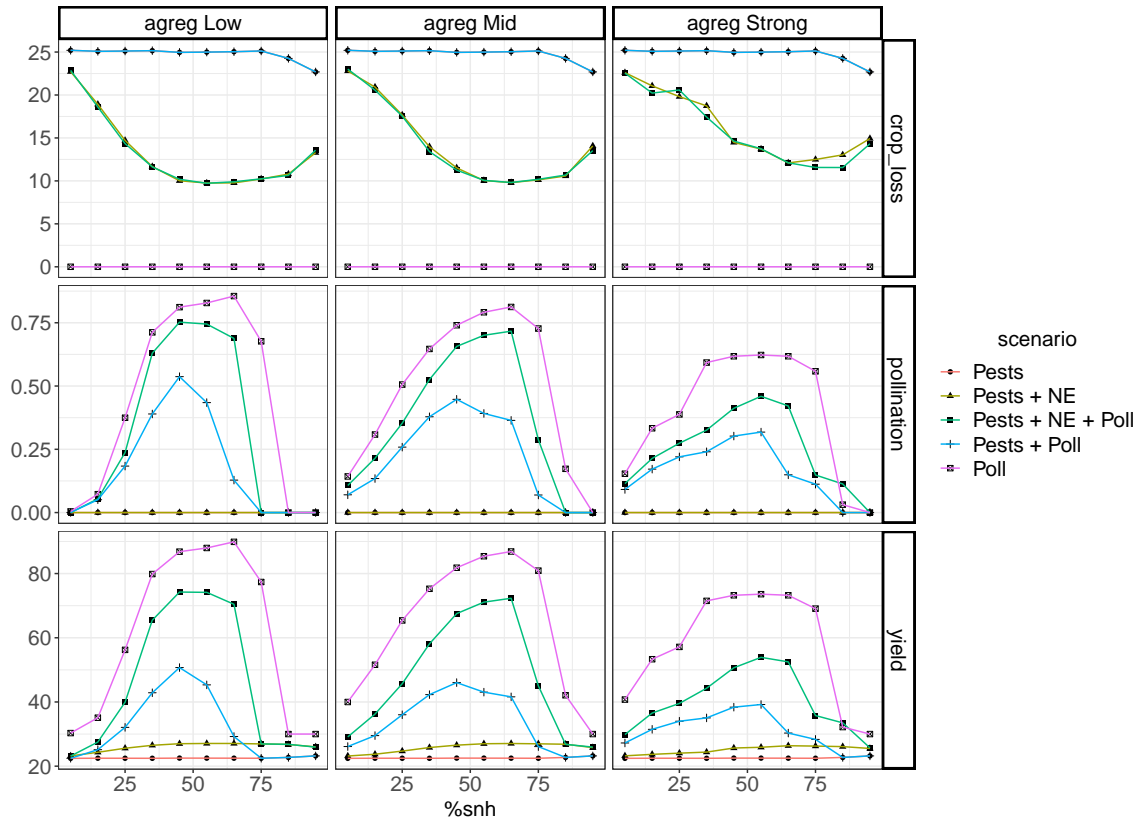


FIGURE 5.3 – Indicateurs de pertes de rendement ($crop_{loss}$), du taux de pollinisation (pollination) et du rendement (yield) en moyenne sur les cellules cultivées, selon les variations de la proportion de HSN (abscisse) et leur agrégation (agreg Low, Middle, Strong). La couleur et les symboles utilisés pour les points dépendent du scénario retenu en termes de présence des différents organismes : ravageurs seuls (rouge, rond), ravageurs et ennemis naturels (jaune, triangle), ravageurs-ennemis naturels-pollinisateurs (vert, carré), ravageurs et pollinisateurs (cyan, croix), pollinisateurs seuls (violet, carré). Chaque point correspond à la moyenne des simulations (ici $n = 2$).

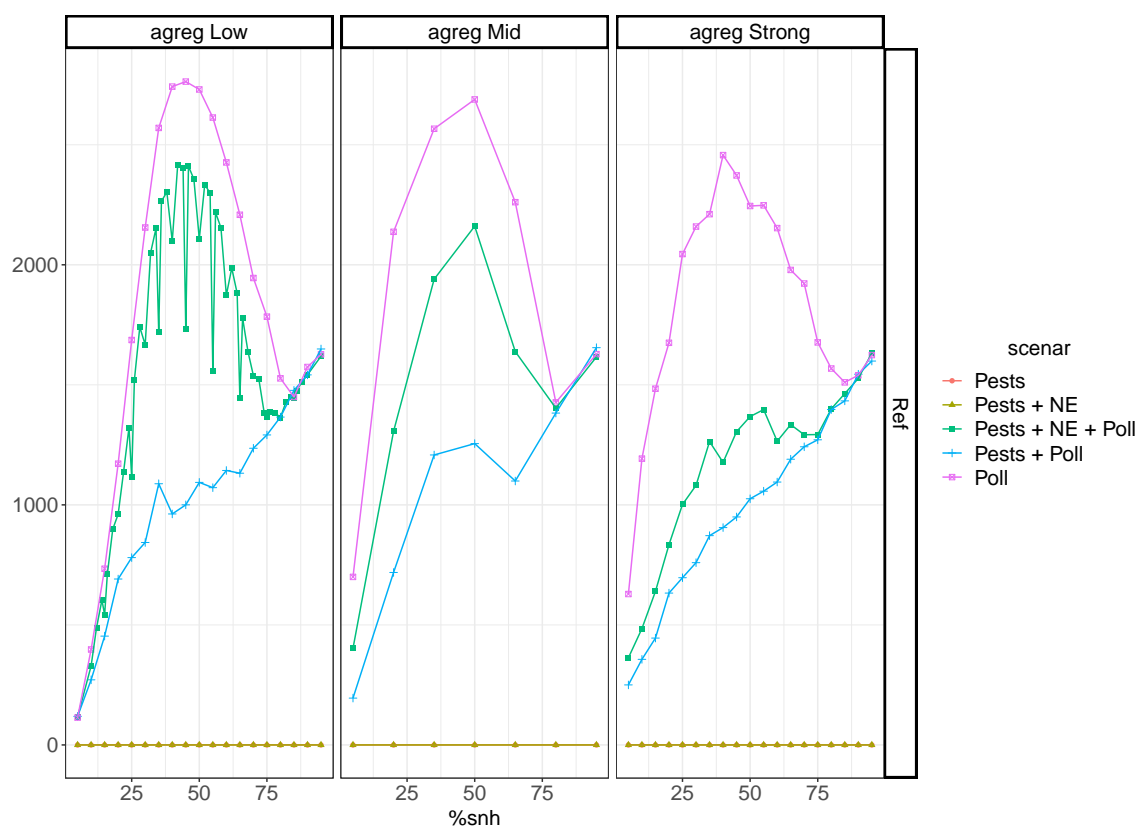


FIGURE 5.4 – Dynamique de la population des pollinisateurs : pour chaque proportion de HSN selon le gradient figuré (5-95 %, de 5 en 5), chaque modalité d'agrégation de ces HSN (faible, intermédiaire, et forte), et chaque scénario relatif à la combinaison des présences des divers organismes (ravageurs, ennemis naturels, pollinisateurs), la dynamique intra-annuelle de l'abondance des pollinisateurs est calculée lors de la 10ème année de chaque simulation et résumée sous la forme de la valeur de l'aire sous la courbe d'abondance (audpc). Cet indicateur audpc est représenté sur cette figure.

en forme de ronds, mais celle-ci se retrouve masquée par la courbe bleu-croix (ravageurs + pollinisateurs) sur les vignettes représentant les pertes de rendement (indicateur du service de contrôle biologique, ligne 1), et par la courbe marron-triangles (ravageurs + ennemis naturels) sur les vignettes représentant le taux de pollinisation (ligne 2). Dans ce cas avec des ravageurs uniquement, la perte de rendement est élevée et constante, quelle que soit la proportion de HSN (25 % de pertes par rapport au rendement maximal théorique entre 0 et 75 % de HSN, puis 22,5 % à 95 % de HSN). La pollinisation est nulle (ligne 2) et le rendement est faible (ligne 3). On remarquera qu'il n'est pas nul, car nous avons considéré qu'une part du rendement est indépendante de la pollinisation réalisée par les pollinisateurs (par exemple par le vent).

En présence cette fois de ravageurs et d'ennemis naturels (courbes marron-triangle), on observe que la perte de rendement due aux ravageurs diminue avec la proportion de HSN jusqu'à un plateau débutant à 45 % de HSN, puis augmente faiblement par la suite pour les proportions de HSN les plus élevées (>80 %) (ligne 1). Ainsi, la présence des ennemis naturels permet de réduire en partie la perte de rendement liée aux ravageurs avec un impact de la structure paysagère en HSN. Cet effet correspond aux effets analysés dans le chapitre 2 de la thèse. En l'absence à nouveau de pollinisateurs dans cette modalité, la pollinisation est toujours nulle dans ces simulations (ligne 2, toujours courbes marron-triangle). C'est la raison pour laquelle, malgré une régulation correcte et des pertes de rendement plus limitées grâce aux ennemis naturels, le rendement simulé reste bas dans ce scénario (ligne 3, toujours courbes marron-triangle). Le rendement est légèrement supérieur tout de même à celui sans ennemis naturels, mais reste bas du fait du manque de pollinisation.

Nous allons maintenant explorer le cas des simulation avec la présence uniquement ses pollinisateurs (courbes violet-carré sur la figure 5.3). Cette fois, les plantes ne sont pas colonisées par des ravageurs et donc la perte de rendement liée à leurs attaques est nulle (ligne 1). Sur la ligne 2 de la figure, on voit que la pollinisation répond en forme de cloche à la proportion de HSN. Elle augmente fortement avec la proportion de HSN puis diminue fortement jusqu'à être nulle dans des paysages avec des proportions fortes de HSN. L'agrégation des HSN joue sur le niveau de pollinisation : une plus forte agrégation diminue la pollinisation et aplatit la cloche. On remarque ainsi que l'effet de l'agrégation des HSN sur la pollinisation est beaucoup plus marquée que pour le contrôle biologique. Les courbes de rendement associées (ligne 3) sont similaires à celle du niveau de pollinisation : les plantes n'étant pas attaquées, seul le critère de pollinisation compte pour ces simulations.

Regardons maintenant les simulations avec les pollinisateurs et les ravageurs (courbes cyan-croix sur la figure 5.3). Cette fois les plantes subissent les pertes de récolte liées aux ravageurs (ligne 1), dont on voit qu'elles sont fortes et similaires au cas avec les ravageurs seuls, mais elles sont tout de même potentiellement pollinisées par les pollinisateurs. On observe que par rapport à la situation où seuls les pollinisateurs sont présents, la pollinisation est durement affectée par la présence de ravageurs (comparer les courbes cyan-croix, et violet-carrés, ligne 2). Ainsi, la pollinisation est quasiment diminuée par deux pour les proportions intermédiaires de HSN (ligne 2). La réponse aux HSN dans le paysage est assez semblable

entre les deux courbes, et c'est plutôt le niveau de pollinisation qui est affecté négativement. Ainsi en cas d'attaques de ravageurs, augmenter la proportion de HSN est bénéfique pour la pollinisation, jusqu'à un certain niveau, mais n'assure plus une pollinisation maximale.

Enfin, la dernière simulation correspond à celle avec les pollinisateurs, les ravageurs et les ennemis naturels (courbes vertes-carrés). Logiquement la régulation biologique est la même que celle simulée avec des ravageurs et des ennemis naturels (ligne 1, courbes marron-triangles) puisque la pollinisation a lieu après la régulation des ravageurs et n'a pas d'impact sur elle. Par contre, cette fois le niveau de pollinisation est intermédiaire entre une simulation sans ravageurs (courbes rouges-ronds, ligne 2) et sans ennemis naturels (courbes cyan-croix, ligne 2). Ainsi, la présence des ennemis naturels, en diminuant la perte de rendement sur les plantes cultivées, permet de restaurer un niveau de pollinisation bien plus important dans le paysage. Cela se traduit également sur le rendement obtenu qui remonte aussi assez largement du fait de la régulation par les ennemis naturels. Le taux de pollinisation en présence d'ennemis naturels se rapproche de façon plus marquée du taux de pollinisation en présence de pollinisateurs seuls lorsque l'agrégation est faible.

Conclusion sur la figure 5.3 : Plusieurs points nous paraissent à souligner à partir de ces simulations. Tout d'abord les rôles respectifs des différents organismes dans le modèle et les interactions entre la pollinisation et la régulation des ravageurs. Nous retenons en particulier la réponse importante de la pollinisation au niveau de provision du service de contrôle des ravageurs. Ensuite, la réponse des services de contrôle et de pollinisation aux HSN montre que dans les deux cas, il existe une valeur optimale de HSN dans le paysage pour optimiser les services. Cependant, il s'agit plutôt d'un plateau pour la régulation des ravageurs, alors que la réponse est plus pointue pour la pollinisation. L'impact de l'agrégation des HSN est plus marquée sur la pollinisation avec une réponse positive à une agrégation plus faible dans le paysage. Dans un second temps, nous allons alors comparer ces optimums de HSN pour les deux services (b des résultats ci-dessous).

Pour aller plus loin dans l'analyse de la pollinisation, nous avons représenté sur la figure 5.4 la dynamique de l'abondance des pollinisateurs, selon les mêmes modalités que pour la figure 5.3. Pour chaque modalité, nous avons mesuré lors de la dernière année de simulation la dynamique de l'abondance des pollinisateurs, résumée par un indicateur correspondant à l'aire sous la courbe d'abondance (audpc) des pollinisateurs tout au long de l'année. C'est cet indicateur qui est représenté sur la figure 5.4. Plus la valeur de cet indicateur est élevée, plus la population de pollinisateurs a été importante durant la dernière année de simulation. Sur cette figure 5.4, nous relevons que la présence d'ennemis naturels a pour conséquence une abondance accrue de pollinisateurs pour une proportion de HSN donnée, en particulier si l'agrégation des HSN est faible (la courbe verte se rapproche alors fortement de la courbe violette). Cet effet positif de la présence d'ennemis naturels sur la dynamique des pollinisateurs se traduit sur le rendement (ligne 3 figure 5.3). Le rendement bénéficie du meilleur taux de pollinisation.

On remarque sur la figure 5.3 (ligne 4) que pour une proportion donnée de HSN, les

courbes pour les situations « pollinisateurs seuls » (courbe violette) et « pollinisateurs + ravageurs + ennemis naturels » (courbe verte) sont plus rapprochées entre elles pour ce qui est du taux de pollinisation, en comparaison des mêmes courbes pour le rendement. Cet effet traduit l'interaction entre les services de contrôle biologique et pollinisation sur le rendement. De plus les formes des courbes décrivant le rendement se rapprochent de celles de la pollinisation plutôt que du contrôle biologique. Dans ce scénario d'une plante cultivée dépendant fortement de la pollinisation (0.7) avec des maxima de perte de rendements directement liés aux ravageurs relativement limités (30 %), on constate que c'est le service de pollinisation qui est alors limitant pour le rendement.

5.4.2 Quelles structures paysagères optimales pour améliorer les services et le rendement ?

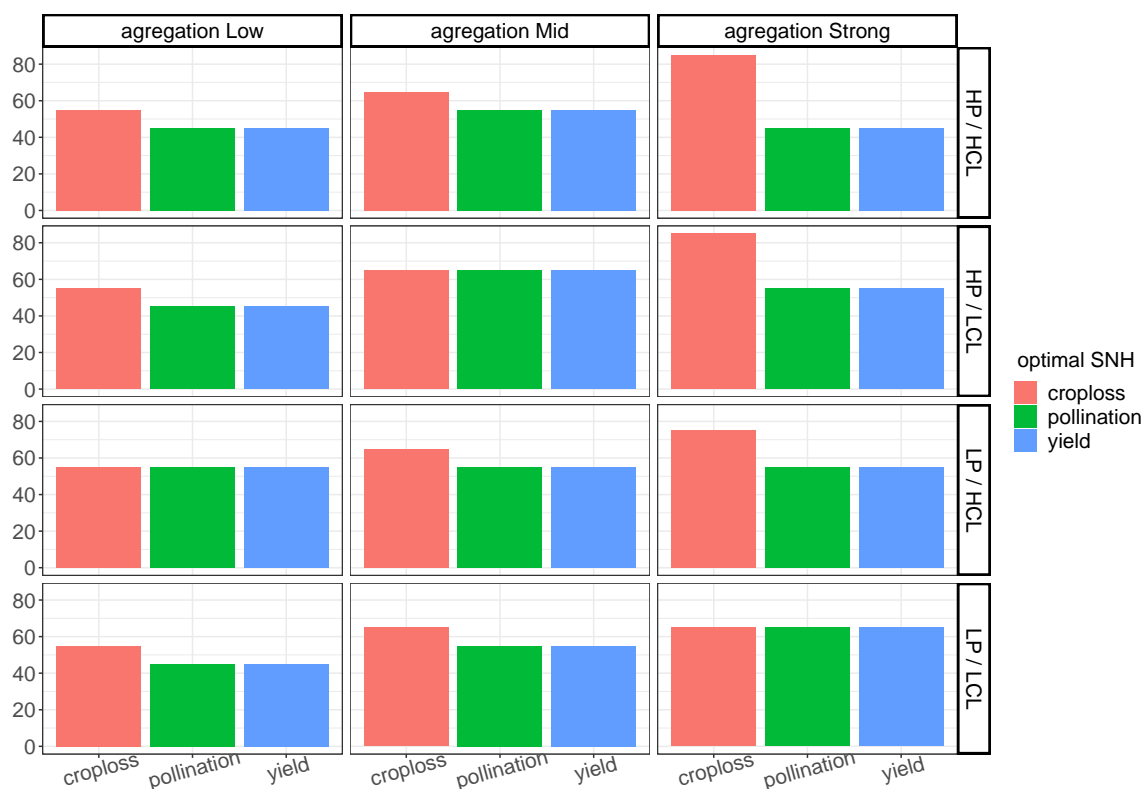


FIGURE 5.5 – Proportions de HSN optimales, vis-à-vis des indicateurs de contrôle biologique (pertes de rendement – en rouge), de pollinisation (taux de pollinisation – en vert), et du rendement moyen (en bleu), selon différents scénarios d'agrégation des HSN, et différents scénarios élaborés à partir des degrés de dépendance de la plante cultivée aux deux services pour son rendement : le rendement dépend fortement ou faiblement de la pollinisation (HP = High Pollination / LP = Low Pollination), et fortement ou faiblement du contrôle biologique (LCL = Low crop loss / HCL = High crop loss).

Pour cette partie de résultat, on compare les proportions optimales de HSN relativement pour les services de pollinisation, de contrôle des ravageurs, ou du rendement, calculés en moyenne sur l'ensemble des cellules occupées par des plantes cultivées.

Pour la 5.5, on compare des scénarios basés sur les mêmes modalités que pour la 5.3, en ce qui concerne la structure paysagère et les traits des pollinisateurs et ennemis naturels.

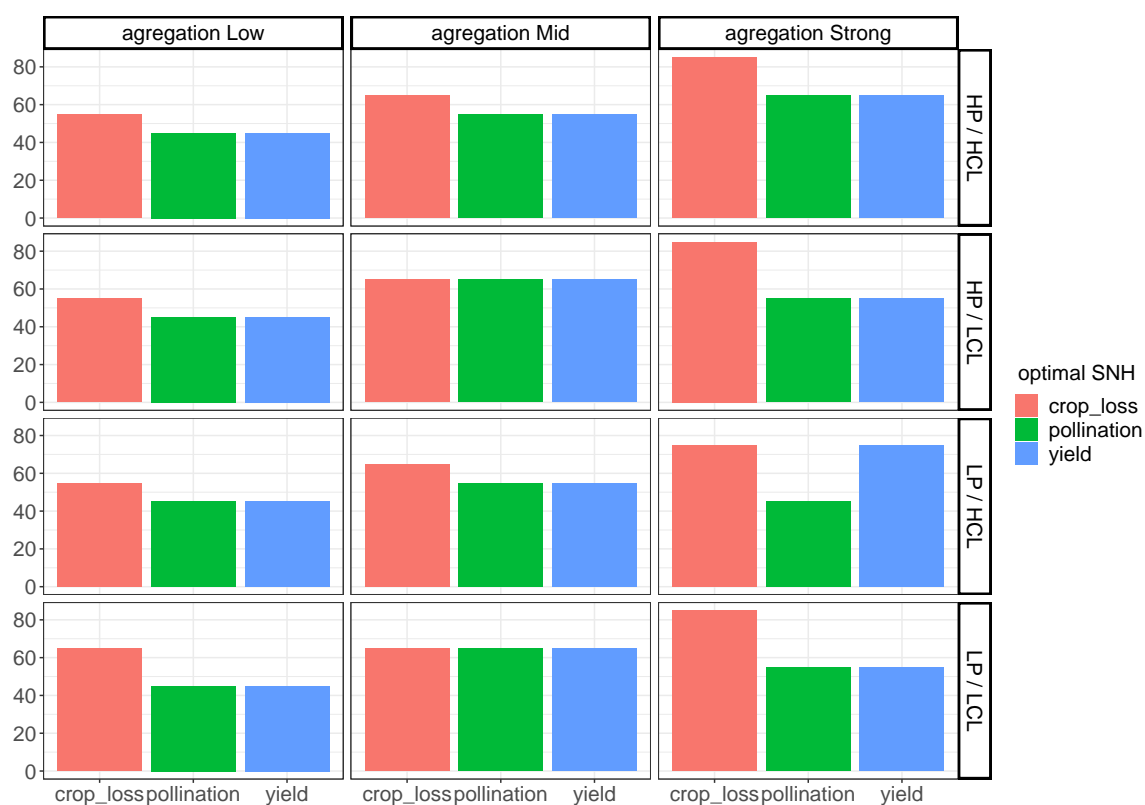


FIGURE 5.6 – Proportions de HSN optimales, vis-à-vis des indicateurs de contrôle biologique, de pollinisation et de rendement, pour les mêmes scénarios et modalités que la figure 5.5, sauf pour la dispersion des pollinisateurs. Contrairement à la figure précédente, ici les pollinisateurs ont une distance de dispersion beaucoup plus réduite, qui contraint leurs déplacements quotidiens. Ils couvrent donc un rayon autour de leur nid plus faible (ordre de grandeur : rayon 2x plus faible).

Seule la dépendance de la culture aux deux services est modifiée, chaque ligne de vignettes correspondant à un scénario : culture dont le rendement est faiblement/fortement dépendant de la pollinisation (LP/HP) x faiblement/fortement dépendant du service de contrôle des ravageurs (HCL/LCL). Pour mémoire, la figure 5.3 correspond au scénario où le rendement de la culture dépend fortement de la pollinisation et faiblement du contrôle des ravageurs.

Sur la 5.5, selon les scénarios, on remarque que les optima de HSN varient selon l'indicateur de référence : niveau de provision du service de contrôle, de pollinisation, ou le rendement. Ces différences peuvent être conséquentes (de 80 à 40 % de HSN), et le niveau de service de contrôle des ravageurs est l'indicateur qui nécessite toujours la proportion de HSN la plus élevée pour être à son optimum (éventuellement à égalité avec les deux autres indicateurs, pour la pollinisation et le rendement).

Pour un scénario de dépendance aux deux services (en ligne), la modalité d'agrégation ne modifie pas le classement des proportions de HSN optimales pour les trois indicateurs, tout au plus les proportions optimales sont égalisées entre les trois indicateurs. En revanche les valeurs optimales peuvent varier significativement pour un indicateur : par exemple pour le scénario HP/HCL (ligne 1), le contrôle biologique est optimisé pour 55 % de HSN en agrégation faible, 65 % en agrégation intermédiaire, et 85 % en agrégation forte.

Globalement, quelque soit le scénario de dépendance aux deux services, une agrégation plus élevée influence à la hausse la proportion de HSN requise pour optimiser le service de contrôle. En revanche, le taux de pollinisation requière lui le plus de HSN pour être optimisé lorsque l'agrégation est intermédiaire, en comparaison des agrégations faible et forte. La valeur optimale pour le rendement semble conditionnée par la valeur la plus faible entre les deux services.

Modifier le degré de dépendance aux deux services (comparaison des lignes) affecte les valeurs optimales de HSN pour le taux de pollinisation et le rendement, de la même manière. Cette influence dépend néanmoins de l'agrégation des HSN.

La 5.6 représente les mêmes indicateurs et scénarios que la 5.5, à ceci près que les pollinisateurs ont dorénavant une plus faible capacité de dispersion lors de leurs déplacements quotidiens, et couvrent donc un rayon plus faible autour de leur nids pour aller collecter du pollen et polliniser les plantes cultivées. Dans ce dernier scénario, alors qu'il faut autant de HSN pour optimiser la pollinisation et le rendement dans les cas d'agrégation faible ou moyenne, il faut en revanche beaucoup plus de HSN pour optimiser le rendement, en comparaison de la pollinisation, dans le cas d'une agrégation forte. Ainsi la comparaison entre les figures 5.5 et 5.6 permet de révéler l'impact du trait de dispersion des pollinisateurs sur la réponse de la pollinisation aux optimums de structure paysagères.

5.4.3 Cibler des auxiliaires, ou choisir ses cultures ?

Dans la figure 5.7, on se place à 25 % de HSN dans le paysage, avec là encore trois modalités d'agrégation des HSN. La figure représente des valeurs moyennes de rendement, selon des

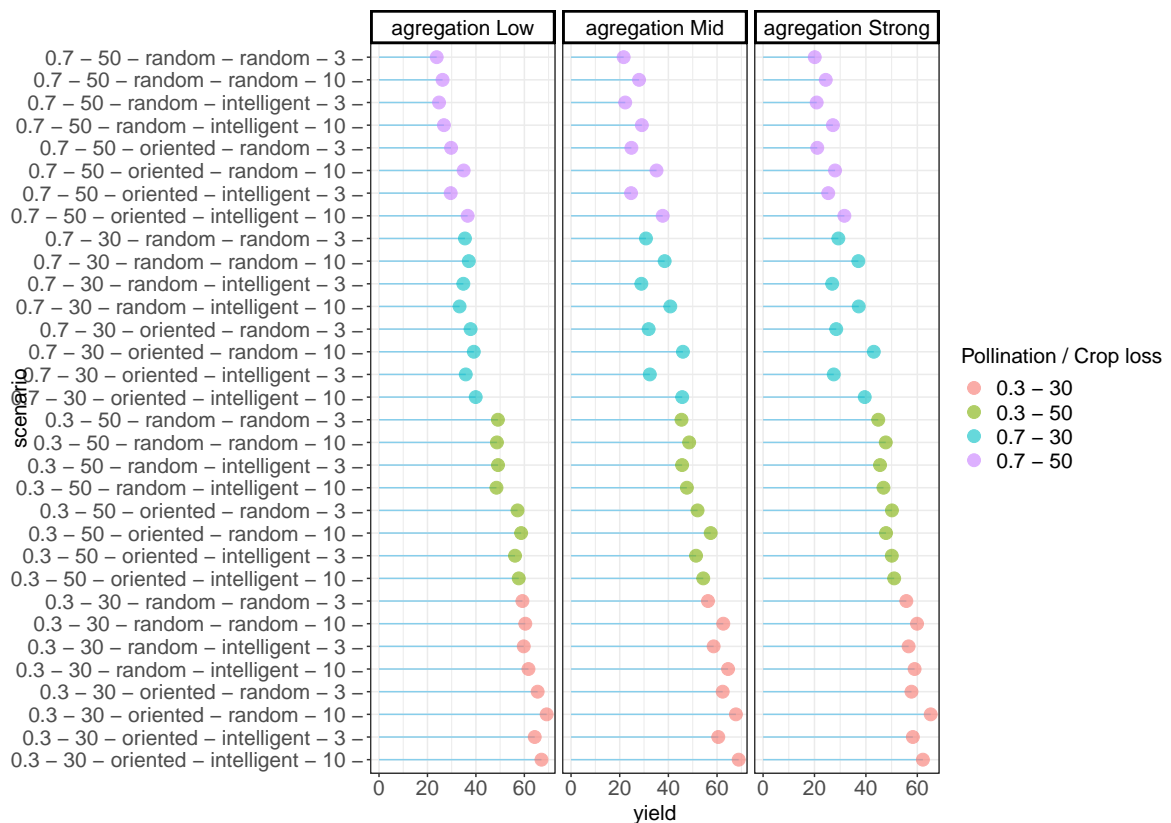


FIGURE 5.7 – Valeurs moyennes du rendement sur les cellules cultivées – ces valeurs sont déterminées pour une proportion de HSN de 25 %, selon trois modalités d’agrégation des HSN. Chaque point représente un scénario déterminé à la fois par les traits de la plante cultivée (cf. couleurs des points), et les traits des pollinisateurs et des ennemis naturels. Les modalités autour des traits des plantes cultivées représentent la dépendance de leur rendement aux deux services : rendement dépendant d’une pollinisation faible ou forte = 0.3/0.7, et peu ou très sensible à l’impact négatif des ravageurs = 30/50. Les modalités autour des traits des auxiliaires sont liées à leurs comportements de dispersion : distance de dispersion quotidienne des pollinisateurs faible ou forte = 3/10, et capacités d’orientation élevées ou aléatoires = intelligent/random pour les pollinisateurs et ennemis naturels.

scénarios construits simultanément autour des traits des plantes cultivées (cf. couleurs des points), et des traits des pollinisateurs et des ennemis naturels (cf. légende scénario). Les modalités autour des traits des plantes cultivées représentent la dépendance de leur rendement aux deux services : rendement dépendant d'une pollinisation faible ou forte = 0.3/0.7, et peu ou très sensible à l'impact négatif des ravageurs = 30/50. Les modalités autour des traits des auxiliaires sont liées à leurs comportements de dispersion : distance de dispersion des pollinisateurs faible ou forte = 3/10, et capacités d'orientation élevées ou aléatoires = intelligent/random pour les pollinisateurs et ennemis naturels.

Dans notre modèle, l'effet sur le rendement des traits de dépendance de la plante aux services surpasse celui des traits de dispersion des auxiliaires délivrant ces services. Les valeurs de rendement sont ainsi les plus faibles lorsque la plante cultivée dépend fortement de la pollinisation (pour 70 % de son rendement, points violets et bleus), ce quelque soient les traits des organismes. Les rendements sont plus forts pour des plantes dépendant peu de la pollinisation. Pour une modalité de dépendance à la pollinisation, le rendement est plus élevé lorsque celui-ci dépend peu du service de contrôle.

5.5 Discussion

Les stratégies basées sur l'intensification écologique de la production agricole suggèrent de mettre en œuvre des pratiques permettant d'augmenter la provision des services écosystémiques contribuant à la formation du rendement des cultures. En particulier, transformer les mosaïques paysagères apparaît comme un levier pour renforcer les services de contrôle des ravageurs et la pollinisation. Il est connu en effet qu'introduire des éléments semi-naturels est un levier pour favoriser ces deux services. On peut dès lors se poser la question d'une synergie entre complexification du paysage et les deux services. Ces deux services sont néanmoins encore très souvent étudiés indépendamment, malgré qu'ils soient susceptibles d'être reliés entre eux via une diversité de mécanismes. De plus, du fait des réseaux trophiques différents engagés dans les régulations écologiques, ainsi que des différences dans l'écologie des organismes mis en jeu, la réponse aux HSN pourrait être différente et dans ce cas des compromis pourraient être nécessaires. Et même au delà, des interactions entre les organismes mis en jeu pourraient impacter les services et leurs réponses aux HSN. Le modèle présenté dans ce chapitre visait à explorer les réponses de ces services aux transformations de la structure du paysage.

En premier lieu, les simulations montrent des réponses positives des deux services à une complexification des structures paysagères en termes de HSN. Pour les deux services on observe un motif commun en forme de cloche : augmenter les HSN est d'abord bénéfique pour les services, mais à partir d'un certain seuil l'augmentation devient défavorable. Cette inversion est liée au fait que les pollinisateurs comme les ennemis naturels éprouvent plus de difficultés à repérer et visiter les parcelles cultivées dans la mosaïque paysagère lorsque la proportion de HSN est trop élevée. Dans le modèle, les deux services atteignent tous deux leurs maxima lorsque la proportion de HSN est intermédiaire, et leur agrégation est faible.

Nos simulations font apparaître une plus forte sensibilité du service de pollinisation à la structure paysagère, en comparaison du service de contrôle biologique. Lorsque la proportion de HSN varie, la forme en cloche est ainsi plus marquée pour le taux de pollinisation, en comparaison des pertes de rendement dues aux ravageurs. La forme du taux de pollinisation selon la proportion de HSN est également plus fortement influencée par la valeur de l'agrégation des HSN que celle du contrôle biologique. Modifier la mosaïque paysagère par le levier des HSN semble donc plus à même d'avoir une influence importante sur la pollinisation que sur le contrôle biologique. Cela nous apparaît cohérent avec la littérature. En effet, les données issues d'observations sont plutôt unanimes sur le rôle positif des HSN sur les pollinisateurs sauvages et le service de pollinisation (Kennedy et al. [2013]; Shackelford et al. [2013]), alors que les réponses observées pour le service de contrôle sont moins nettes, en particulier lorsqu'il s'agit de mesurer plus directement le service rendu plutôt que des indicateurs décrivant l'état des communautés d'ennemis naturels (Shackelford et al. [2013]; Karp et al. [2018]). Les résultats de nos simulations présentent aussi des points communs avec ceux obtenus par Martin et al. [2019], qui ont compilé de nombreuses données issues d'observations des services dans les paysages agricoles européens. En effet, ces données confirment des réponses différenciées des deux services à la proportion de HSN ou de surface cultivée, ainsi qu'à la densité des interfaces entre habitats de différentes natures, ce dernier facteur pouvant en partie s'apparenter à notre facteur d'agrégation des HSN. Ainsi, ces données montraient une influence importante de la densité d'interfaces sur la pollinisation, et la pollinisation était maximale lorsque la densité était élevée, ce qui apparaît cohérent avec les résultats de nos simulations présentant une pollinisation maximale lorsque l'agrégation des HSN est forte. En ce qui concerne le contrôle biologique, les données révélaient que celui-ci était plus important dans les paysages contenant une proportion réduite de surface cultivée (<40 %), et avec une forte densité de bordures entre différents habitats, alors qu'il diminuait lorsque la densité de bordures était plus faible. Ces résultats se rapprochent de nos simulations, dans la mesure où le contrôle diminuait avec la proportion de HSN, et se trouvait systématiquement plus faible lorsque l'agrégation des HSN était forte, en comparaison des scénarios très désagrégés.

Ces réponses différenciées des services dans nos simulations sont associées aux variations dans les cycles de vie et les différences de traits entre pollinisateurs et ennemis naturels. Contrairement aux ennemis naturels, les pollinisateurs sont inféodés aux HSN pour installer leurs nids, ce qui contraint leur distance de dispersion quotidienne. A l'inverse, les ennemis naturels peuvent se déplacer sur de plus courtes distances chaque jour, mais ne sont pas tenus de revenir à un point de départ quotidiennement. Les distances parcourues sur une année complète de simulation peuvent donc être supérieures dans le cas des ennemis naturels, comparés aux pollinisateurs. En conséquence, ces derniers sont plus sensibles à l'agrégation des HSN. Lorsque ces derniers sont bien répartis dans la matrice paysagère, les nids qu'ils abritent permettent aux pollinisateurs qui y sont inféodés de couvrir l'ensemble du paysage en recoupant leurs différents rayons de dispersion. En revanche, si les HSN sont trop agrégés, et que de plus les pollinisateurs ont des distances de dispersion quotidienne faibles, alors ces pollinisateurs ne peuvent atteindre toutes les parcelles cultivées qui requièrent d'être pollinisées.

Les réponses différentes des deux services à la structure paysagère amènent à s'interroger sur la possibilité d'utiliser ce levier pour rechercher l'optimisation conjointe des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs. Nos résultats montrent que les proportions optimales de HSN vis-à-vis des deux services ne sont pas nécessairement identiques, et il faut généralement plus de HSN pour optimiser le contrôle biologique que la pollinisation. Dans nos simulations, optimiser le rendement revient cependant à choisir la proportion de HSN optimisant la pollinisation, sauf dans le scénario où le rendement de la culture dépend peu de ce service et beaucoup plus de la protection contre les ravageurs. Cet effet est lié à la construction du rendement dans notre modèle, via la contribution des deux services. Pour les cultures dont le rendement dépend significativement de la pollinisation, ou qui sont capables de compenser les impacts négatifs des bioagresseurs, il pourrait donc être plus judicieux dans une stratégie d'optimisation des régulations naturelles d'adopter un ciblage du service de pollinisation. Ces stratégies pourraient néanmoins être remises en question dès lors que la mosaïque culturale comprendrait une diversité de cultures, avec des degrés variés de dépendance aux deux services. Les modèles tels que celui proposé dans ce chapitre pourraient ainsi venir appuyer les décisions d'orientation des choix selon les paysages étudiés.

Pour mettre en place des stratégies d'intensification écologique de la production via les services de contrôle des ravageurs et de pollinisation en se basant sur les régulations naturelles, il serait nécessaire de réfléchir dans chaque situation à l'adéquation entre les choix des cultures, caractérisées par une certaine dépendance de leur rendement à ces services, avec le potentiel de provision des régulations proposé par la biodiversité locale (ne pas mettre des cultures très dépendantes de la pollinisation si pas de pollinisateurs efficaces, et sinon il faut booster ces pollinisateurs donc adapter la mosaïque à eux plutôt qu'aux ennemis naturels).

Enfin, dans notre modèle, l'interaction entre la plante, ses ravageurs, les ennemis naturels et les pollinisateurs influence de façon significative le service de pollinisation. Lorsque les plantes cultivées sont attaquées par les ravageurs, ceux-ci limitent la ressource florale nécessaire aux pollinisateurs, ce qui affecte négativement en rétroaction les dynamiques des populations de pollinisateurs comme la provision du service de pollinisation associé. La régulation des ravageurs et de leurs impacts par les ennemis naturels permet dès lors de restaurer en partie cette ressource, et de promouvoir l'abondance des pollinisateurs et le service de pollinisation. Dans les simulations cet impact est loin d'être négligeable, et prendre en compte ces interactions trophiques multiples semble nécessaire pour évaluer le service de pollinisation de façon cohérente, du moins dans un paysage où les cultures sont attaquées par des ravageurs qui ont un impact sur leur ressource florale. Ce résultat, original, pousse une réflexion sur une vision plus systémique de l'agroécosystème avec des réseaux trophiques multiples qui sous-tendent les diverses régulations biologiques recherchées. Cela permet d'envisager des sorties liées également à l'abondance des organismes et qui sont liées à la conservation de la biodiversité, par exemple celles de pollinisateurs dans notre cas.

Concernant les limites de notre modèle, et de nos résultats, nous en percevons plusieurs importantes.

Tout d'abord, la mosaïque de cultures devrait être complexifiée, car ici nous avons utilisé des scénarios avec une matrice cultivée toujours homogène, bien que selon les scénarios les caractéristiques de la culture puissent varier (dépendance du rendement aux deux services). Il serait nécessaire d'envisager des mosaïques de différentes cultures, offrant des ressources distinctes (par exemple selon des fenêtres temporelles différentes), ou avec des degrés de dépendance de leurs rendements aux deux services qui soient hétérogènes.

Notre hypothèse d'interaction entre les deux services, contrôle biologique et pollinisation, repose sur un séquençage temporel de leur occurrence dans le modèle : la période durant laquelle le contrôle biologique a lieu précède celle pendant laquelle la pollinisation a lieu. Le contrôle biologique permet de protéger la ressource florale nécessaire à l'alimentation des pollinisateurs, et qui constitue le potentiel maximal de rendement qui pourra être atteint selon le niveau de provision du service de pollinisation. On pourrait au contraire imaginer des situations où la pollinisation précède le contrôle des ravageurs. Il s'agirait alors de protéger des fruits ou des graines plutôt que des ressources florales. Dans ce cas l'interaction pourrait s'inverser, au sens où ces graines et fruits pourraient conditionner la présence de ravageurs, et donc la ressource alimentaire des ennemis naturels. On pourrait également imaginer que ce séquençage temporel n'ait pas lieu, et que les deux processus aient lieu simultanément, ou avec des recouvrements temporels.

Nous avons également fait l'hypothèse (comme dans les précédents chapitres) d'une dynamique implicite des ravageurs. Compte-tenu de l'importance observée dans nos simulations d'avoir une vision pluri-trophique, c'est-à-dire de représenter les interactions entre plante, pollinisateurs et ennemis naturels pour comprendre leurs dynamiques respectives, il pourrait être intéressant de représenter également explicitement la dynamique des ravageurs.

Pour conclure, nous aimerions discuter de l'intérêt d'avoir eu une approche pluriservices dans ce dernier modèle. En opposition à des modèles uni-services plus raffinés, notre approche a conduit à d'importantes simplifications écologiques, mais qui nous ont permis d'intégrer les interactions entre les services de contrôle biologique des ravageurs et la pollinisation. Nous avons ainsi trois niveaux de modélisation (par exemple dans la figure 5.3) : (i) le modèle mono-service (comme dans les chapitres 2 et 3) : il permet d'explorer un service particulier en priorité et de comprendre certains processus, (ii) le modèle pluriservices, mais sans interaction entre les auxiliaires : il permet de comparer des optimum ou des réponses et donc de raisonner la structure du paysage à l'aune de ces deux services, et (iii) le modèle pluriservices et qui prend en compte des interactions entre les auxiliaires à la source de ces différents services : la provision du service peut donc dépendre de l'autre et réciproquement. Cette approche nous a permis de modéliser un réseau d'interactions interspécifiques plus complexe qu'habituellement pour réfléchir à la réponse des services à la structure paysagère. Dans notre étude, le service de contrôle des ravageurs ne dépend pas des pollinisateurs. En revanche nos simulations ont montré qu'en tenant compte d'une interaction entre les deux services, le service de pollinisation était significativement influencé par le contrôle des ravageurs et la régulation de l'impact de ces derniers sur les plantes cultivées. La présence d'ennemis naturels dans les paysages a un impact sur la dynamique des pollinisateurs, en

termes d'abondance, et donc indirectement sur le service de pollinisation. Plusieurs études ont relevé qu'à l'échelle de la plante, ces interactions entre auxiliaires et services auraient un effet significatif pour le rendement (cf. chapitre 1, *e.g.* Sutter and Albrecht [2016]). Si ces observations se généralisent en passant à l'échelle, rester sur des modèles uni-services conduit à ignorer le rôle potentiellement significatif de ces interactions sur la réponse des services à la structure paysagère. Ainsi dans des paysages subissant l'impact des attaques de ravageurs, prendre en compte le service de contrôle biologique pourrait se révéler nécessaire pour raisonner le service de pollinisation et l'abondance des pollinisateurs.

5.6 Références

- (2019). Surveillance et lutte contre les pucerons vecteurs de viroses. Section : Colza. 142
- Arvalis (2013). Surveillez l'évolution des populations de pucerons des épis. 142
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G. L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J. K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S. D., and Birch, A. N. E. (2016). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*. 6. 138
- Bengtsson, J. (2015). Biological control as an ecosystem service : partitioning contributions of nature and human inputs to yield : Ecosystem services and human inputs. *Ecological Entomology*, 40 :45–55. 137
- Benton, T. G., Vickery, J. A., and Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4) :182–188. 138
- Bommarco, R., Kleijn, D., and Potts, S. G. (2013). Ecological intensification : harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4) :230–238. 5. 137
- Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H., and Björkman, C. (2011). Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, 104(3) :782–791. 137
- Brondizio, E., Settele, J., Díaz, S., and Ngo, N. (2019). IPBES (2019) : Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. bonn, germany, ipbes secretariat. page 1148. 137
- Button, L. and Elle, E. (2014). Wild bumble bees reduce pollination deficits in a crop mostly visited by managed honey bees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 197 :255–263. 137
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tschardtke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A.,

- Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 137
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., and Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1) :169. 138
- Gagic, V., Marcora, A., and Howie, L. (2019). Additive and interactive effects of pollination and biological pest control on crop yield. *Journal of Applied Ecology*, pages 1365–2664.13482. 140
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Leonhardt, S. D., Aizen, M. A., Blaauw, B. R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A. M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., and Winfree, R. (2014). From research to action : enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(8) :439–447. 142
- Garratt, M. P. D., Truslove, L., Coston, D., Evans, R., Moss, E., Dodson, C., Jenner, N., Biesmeijer, J., and Potts, S. (2013). Pollination deficits in UK apple orchards. *Journal of Pollination Ecology*, 12(0). Number : 0. 137
- Goulson, D. (2010). *Bumblebees : behaviour, ecology, and conservation*. Oxford university press edition. 141
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmannith, E., Rüger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø, R., Visser, U., and DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1-2) :115–126. 141
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., and Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol : A review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23) :2760–2768. 141
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tschamtkke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M.,

- Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., Bommarco, R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huseeth, A. S., Inclán, D. J., Ingraio, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Landis, D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O'Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plečaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5 ? 137, 165
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Kremen, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B. F., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., and Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5) :584–599. 137, 165
- 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. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 274(1608) :303–313. 137, 142
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18 :1–12. 5. 137
- Le Gal, A., Robert, C., Accatino, F., Claessen, D., and Lecomte, J. (2020). Modelling the interactions between landscape structure and spatio-temporal dynamics of pest natural

- enemies : Implications for conservation biological control. *Ecological Modelling*, 420 :108912. 138, 141
- 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. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1753) :20122243–20122243. 5. 140
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E. D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C. F., Duflot, R., Entling, M. H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L. A., Hermann, J., Herzog, F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos, J., Tschardtke, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., and Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, page ele.13265. 6. 165
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., and Bretagnolle, V. (2018). Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 266 :39–48. 137
- Schellhorn, N. A., Bianchi, F. J. J. A., and Hsu, C. L. (2014). Movement of Entomophagous Arthropods in Agricultural Landscapes : Links to Pest Suppression. *Annual Review of Entomology*, 59(1) :559–581. 138
- 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. *Biological Reviews*, 88(4) :1002–1021. 5. 137, 165
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhauer, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X. O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J. A., Ricarte, A., Marcos-Garcia, M., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tschardtke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., and Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33) :16442–16447. 137
- Sutter, L. and Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services : florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1824) :20152529. 5. 140, 168

Tittonell, P. (2014). Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8 :53–61. 137

Discussion

Sommaire

6.1	Choix méthodologiques et apports du cadre de modélisation élaboré	174
6.1.1	Objectifs et enjeux de notre approche de modélisation	174
6.1.2	Discussion des principes essentiels de l'approche de modélisation et du cadre élaboré	174
6.1.3	Discussion relative aux apports de l'approche de modélisation choisie	177
6.2	Discussion des connaissances produites	178
6.2.1	Facteurs d'influence de la réponse des services à la structure paysagère	178
6.2.2	De la structure des paysages au pilotage des services	185
6.2.3	Intégrer la gestion des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs	188
6.3	Perspectives	190
6.3.1	Mise en pratique et conception de paysages	190
6.3.2	Complexité et multifonctionnalité	191
6.3.3	Evolution des organismes et durabilité des effets	192
6.4	Références	193

La discussion de la thèse porte sur différents points : 1) les choix méthodologiques et les apports du cadre de modélisation élaboré, 2) les connaissances issues de notre étude, et 3) les éléments de perspective.

6.1 Choix méthodologiques et apports du cadre de modélisation élaboré

6.1.1 Objectifs et enjeux de notre approche de modélisation

Nous avons choisi de développer des modèles mécanistes pour explorer la relation entre structure du paysage et provision des services de contrôle des ravageurs et de pollinisation. Il s'agit de modèles théoriques, visant à accroître la compréhension des réponses à la structure paysagère pour les dynamiques des pollinisateurs et ennemis naturels, de leurs interactions avec d'autres organismes ou avec les couverts végétaux, en particulier les plantes cultivées, et l'émergence des régulations à la source des services. En plus de modéliser chacun des deux services pour explorer leur fonctionnement individuel, notre ambition était également de pouvoir caractériser ce qui les rapprochait ou au contraire les différenciait dans leur fonctionnement, afin de questionner la nature des structures paysagères à même d'assurer leur provision conjointe à des niveaux satisfaisants.

Plusieurs stratégies de modélisation avaient déjà été proposées pour comprendre la réponse de ces deux services à la structure paysagère. En particulier des modélisations statistiques ont largement exploité les données issues d'études observationnelles. Néanmoins elles se heurtent jusqu'ici à la difficulté d'expliquer des résultats très contrastés (Karp et al. [2018]), et ces données ou celles issues d'expérimentations sont longues et coûteuses à obtenir. Pour avancer plus rapidement sur la compréhension des mécanismes sous-jacents, et proposer des hypothèses ou des facteurs à prioriser pour organiser les observations ou les expérimentations, une alternative est donc de procéder par des modélisations mécanistes, mais celles-ci restent finalement peu nombreuses (cf. Alexandridis et al. [2020] pour une revue récente des modèles relatifs au contrôle des ravageurs de culture). Dans tous les cas, bien que chacun de ces deux services fassent l'objet d'une littérature abondante, issue de communautés scientifiques proches, leur étude conjointe reste rare, en particulier lorsqu'il s'agit de s'interroger sur la manière dont ils peuvent être reliés dans leurs réponses aux stratégies de gestion de la structure des paysages agricoles. Nous avons identifié au démarrage de la thèse deux modèles mécanistes ayant travaillé sur l'impact conjoint de l'utilisation de pesticides sur les dynamiques des pollinisateurs et des ennemis naturels (Sabatier et al. [2013]; Georgelin and Loeuille [2014]). En revanche, il n'existait pas à notre connaissance de tels modèles, intégrant les deux services, pour réfléchir à leurs réponses conjointes au paysage, ce qui présentait une originalité.

6.1.2 Discussion des principes essentiels de l'approche de modélisation et du cadre élaboré

Pour développer un cadre de modélisation multi-services, et multi-organismes, nous nous sommes appuyés sur une vision « archétypale » (Alexandridis et al. [2020]) des auxiliaires, pol-

linisateurs comme ennemis naturels. Ainsi, nos modèles ne correspondent pas à des systèmes plantes-ravageurs-pollinisateurs-ennemis spécifiques. Pour autant, ils s'inspirent de systèmes réels. Nous nous sommes référés au couple pucerons-coccinelles pour bâtir l'archétype du couple ravageur-ennemi naturel d'une part, et d'autre part aux bourdons pour un archétype de pollinisateurs sociaux. Nous avons choisi de représenter ces organismes dans des paysages inspirés de paysages de grandes cultures, dont les rendements sont influencés par ces services, à différents degrés selon les plantes : par exemple blé-colza-tournesol. Les archétypes des auxiliaires sont caractérisés de cycles de vie simplifiés, ainsi qu'une gamme de traits d'histoire de vie ou fonctionnels, qui nous ont permis de définir des comportements et des interactions au sein des paysages. Ce sont notamment les comportements de dispersion, et de recherche de ressources, qui permettent aux auxiliaires d'explorer les différents habitats et d'engager des interactions avec les ravageurs ou directement avec les plantes cultivées, et qui seront à la source de la provision des services. Le choix d'utiliser une vision « archétypale » présente plusieurs bénéfices. S'inspirer de modèles biologiques particuliers permet d'affiner certains mécanismes modélisés, et de nourrir le modèle avec des données pour aider à le paramétrer. Néanmoins, l'approche archétypale autorise à monter en généralité, ici en considérant des mécanismes basés sur les traits d'histoire de vie et traits fonctionnels, en relation avec des descripteurs du paysage, qui permettent de définir ces archétypes.

Dans la poursuite de l'objectif de mieux comprendre les relations entre structures paysagères et réponses des services, nous avons souhaité explorer deux hypothèses, qui ont posé les bases de notre cadre de modélisation. Tout d'abord, nous avons considéré que les dynamiques des pollinisateurs et des ennemis naturels résultaient de l'interaction et de l'adéquation entre les cycles de vie de ces auxiliaires, définis selon des besoins en termes d'habitats et de ressources, et la mosaïque paysagère, dont la structure détermine la disponibilité des différents habitats et ressources dans le temps et dans l'espace. Dans notre représentation, cette adéquation se concrétise au travers des comportements des auxiliaires, par exemple leurs déplacements pour se déplacer d'habitats en habitats, et de la réalisation d'interactions interspécifiques, notamment trophiques. Ces interactions sont à la source de la provision des services. En premier lieu, nous avons donc postulé qu'une représentation fonctionnelle des paysages, en résonance avec les archétypes d'auxiliaires, contribuerait à la capacité de nos modélisations à reproduire les dynamiques de provision des services. En second lieu, nous avons également fait l'hypothèse de l'importance de la temporalité des interactions interspécifiques, pour leurs conséquences démographiques et sur la provision des services. Par exemple, nous avons considéré que les interactions entre pollinisateurs et plantes cultivées pouvaient résulter en la collecte de ressources nécessaires à la reproduction d'une part, et dans la pollinisation de la plante d'autre part, seulement si ces interactions se produisaient lors de fenêtres de floraisons.

Notre cadre de modélisation présentait donc comme caractéristiques principales :

- la possibilité d'une représentation fonctionnelle des paysages et des auxiliaires,
- l'importance donnée aux interactions entretenues par les pollinisateurs et les ennemis naturels, dont émergent les services,

— le rôle de la temporalité sur ces interactions et leurs conséquences pour les services.

Il fallait donc pouvoir tenir compte explicitement de l'espace, du temps, et être en mesure de représenter les auxiliaires et leurs comportements dans le paysage. La nécessité de disposer de ces caractéristiques nous a orienté, en termes de stratégie de modélisation, vers le choix de développer des modèles multi-agents. Ceux-ci permettent en effet une modélisation spatialement explicite et en temps discret. Ils autorisent également une représentation explicite d'agents, qui figurent ici les auxiliaires, avec des comportements et des interactions propres, selon leurs environnements.

Les modèles que nous avons développés dans les chapitres 2, 3 et 4 de la thèse partagent ainsi un formalisme et un fonctionnement commun. Un automate cellulaire c'est-à-dire une grille dont chaque cellule possède des propriétés et une dynamique propre, permet de représenter un paysage agricole en tenant compte de la diversité d'habitats qui le composent. Une cellule représente ainsi une unité spatiale occupée par un couvert végétal spécifique, formant un habitat, et animé d'une dynamique phénologique propre qui détermine les ressources disponibles (vision fonctionnelle de la mosaïque). Les pollinisateurs et les ennemis naturels sont représentés par des agents représentés explicitement sur la grille formée par l'automate, et dotés d'un comportement basé sur les représentations archétypales préalablement exposées. Les simulations activent la dynamique de l'automate et celle des agents auxiliaires. La localisation de ces agents sur une cellule de la grille, dans un contexte spatial et temporel donné, permet de représenter les interactions interspécifiques impliquant les auxiliaires, et ainsi de simuler la provision des services.

Les modèles multi-agents présentent les avantages d'une grande flexibilité dans leur formulation, pour intégrer différentes formes de processus, de nature aléatoire ou déterministe, et ainsi figurer des systèmes complexes. Ils ont aussi l'avantage, malgré cette complexité, d'une formalisation poussée et standardisée qui facilite leur appropriation et le partage de leurs résultats (Grimm et al. [2006]). Enfin, ils peuvent être simulés à partir de plateformes autorisant des représentations visuelles élaborées, utiles au développement et à l'analyse, mais aussi pour communiquer sur le modèle en lui-même et partager les résultats avec différents publics. En revanche, par rapport à d'autres techniques de modélisation, ils ont l'inconvénient d'une faible tractabilité analytique et d'une faible efficacité algorithmique. Ils incluent de nombreux paramètres qu'il est nécessaire de calibrer, alors que les données sont souvent peu disponibles. L'analyse de sensibilité est complexe et « coûteuse » à mener du fait du grand nombre de paramètres et de processus impliqués.

A partir de ce cadre commun et sur la base des éléments compilés dans la revue de la littérature du chapitre 1, notre stratégie a été d'adopter une démarche de complexification de modélisation « pas à pas », dans une logique réductionniste, pour ensuite pouvoir analyser un modèle plus complexe comprenant plusieurs types d'agents, de services, et intégrant les possibilités d'interactions entre services. Nous avons donc commencé par développer un modèle pour un seul des deux services, le contrôle biologique, avec une diversité végétale simplifiée et une opposition binaire entre 2 types d'habitats composant le paysage : un habitat cultivé et un habitat semi-naturel uniforme (chapitre 2). Nous avons complexifié l'aspect de diversité

végétale, en considérant la possibilité non plus d’une matrice cultivée uniforme, mais d’une mosaïque de cultures sujettes à des périodes distinctes de colonisation par les ravageurs (chapitre 3). Puis nous avons rajouté un nouveau type d’agent, les pollinisateurs, en poursuivant sur la complexification végétale puisque nous avons considéré que le rendement des espèces cultivées dépendrait à des degrés divers du service de pollinisation reçu (chapitre 4).

6.1.3 Discussion relative aux apports de l’approche de modélisation choisie

Le choix de développer un cadre de modélisation basé sur les deux piliers énumérés ci-dessus (description fonctionnelle et dynamique des paysages, et prise en compte des interactions avec leurs aspects spatio-temporels) a permis d’apporter plusieurs éléments de réponse à nos questions de recherche. Nos différents modèles ont permis d’illustrer l’importance de certaines interactions entre traits d’histoire de vie, traits fonctionnels et structure du paysage pour expliquer la multiplicité des résultats issus d’études observationnelles. Ils ont permis également de proposer des hypothèses quant à l’effet de leviers de gestion du paysage (proportion d’habitats semi-naturels, configuration de la mosaïque de cultures), qu’il serait possible d’imaginer tester soit expérimentalement, soit au travers de l’analyse de nouvelles données issues d’études observationnelles. Le modèle (chapitre 4) a permis de discuter les possibles conséquences des relations entre services de pollinisation et de contrôle des ravageurs pour la gestion de la structure paysagère.

Les originalités présentes dans nos modèles sont de différents ordres :

- l’importance donnée à la temporalité, en particulier pour la provision des services, en tenant compte de l’état éco-physiologique des plantes cultivées : par exemple le fait de tenir compte d’une nuisibilité variable des ravageurs selon le stade des plantes cultivées ;
- l’analyse de l’influence des traits d’histoire de vie pour caractériser la réponse des populations de pollinisateurs et d’ennemis naturels, et des services qu’ils produisent, à la structure paysagère ;
- la caractérisation des services au travers de différents indicateurs de sortie, depuis l’activité des auxiliaires jusqu’à l’effet des services sur le rendement.

La limite des résultats de ces modèles est néanmoins que les propositions restent plutôt qualitatives. En effet, si ces propositions éclairent des mécanismes et des processus jouant *a priori* un rôle sur les dynamiques de ces deux services dans les paysages agricoles, leur portée est en revanche limitée quant à donner des prédictions quantifiées, ou des indications chiffrées précises sur les pratiques à mettre en œuvre, d’autant plus que la disponibilité des données nécessaires pour paramétrer certains processus reste faible.

Choisir une démarche progressive de complexification du modèle, plutôt que de travailler directement sur un modèle intégrant les deux services, a présenté l’intérêt de répondre à des questions centrées sur un levier spécifique (la proportion d’habitats semi-naturels) ou sur un service. Ceci a permis d’analyser l’effet de la structure paysagère sur le service de contrôle des ravageurs, pour lequel la littérature empirique était beaucoup moins conclusive que pour le service de pollinisation (Karp et al. [2018] ; Kennedy et al. [2013]). Limiter

la complexité initiale a facilité le travail d'analyse, sur un type de modèle (multi-agents) compliqué à interpréter. Une alternative aurait pu être de travailler directement à un modèle intégrant les deux services conjointement comme c'est le cas pour le modèle du chapitre 4. Néanmoins, ce modèle uni-service sur le contrôle biologique a permis d'établir une base comparative, afin d'isoler l'effet de l'interaction entre services du modèle à deux services.

6.2 Discussion des connaissances produites

Dans cette section, l'objectif est de repréciser certaines des connaissances produites et de les replacer face aux questions problématiques, pour en discuter la portée face à l'état de l'art ou proposer des perspectives. Seront abordés successivement ce que nous ont appris les différents chapitres, concernant les enjeux suivants : i) l'analyse des relations entre la structure des paysages agricoles et la provision des services de contrôle des ravageurs et la pollinisation, ii) les leviers mobilisables pour reconcevoir des paysages agricoles favorables aux régulations naturelles (régulation des ravageurs, pollinisation), iii) la gestion conjointe des services de pollinisation et de régulation des ravageurs.

6.2.1 Facteurs d'influence de la réponse des services à la structure paysagère

Un des points de départ de notre étude résidait dans la difficulté éprouvée dans la littérature à clarifier les corrélations entre structuration des paysages agricoles d'une part, et d'autre part les proxies décrivant l'état des communautés d'auxiliaires, les fonctions écologiques que celles-ci réalisent, ou les niveaux des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs qui en découlent, ainsi que l'impact de ces derniers sur les rendements agricoles (cf. [Karp et al. \[2018\]](#)). Les différentes méta-analyses disponibles mettaient en avant ou non des liens statistiques plus ou moins robustes, et les relations mesurées entre structure du paysage et services apparaissaient très contrastées, voire contradictoires ([Chaplin-Kramer et al. \[2011\]](#); [Karp et al. \[2018\]](#); [Dainese et al. \[2019\]](#)). Différentes hypothèses étaient proposées pour expliquer la variété des résultats obtenus, mais celles-ci demeuraient encore peu testées dans la littérature ([Karp et al. \[2018\]](#)). Il apparaissait donc nécessaire de poursuivre les investigations pour éclairer ces liens et ces relations entre structures paysagères et provision des services de pollinisation et de contrôle biologique. Les études observationnelles et expérimentales restent coûteuses et complexes à mettre en place, en raison de la multiplicité des facteurs à contrôler et des échelles à considérer. Pour autant, il existait au démarrage de cette thèse assez peu de modèles mécanistes pour tenter d'analyser le rôle des différents facteurs susceptibles d'apporter des éléments d'explications à la multiplicité des situations observées ([Alexandridis et al. \[2020\]](#)). Notre première ambition en termes de connaissances était donc, au travers d'une modélisation, de proposer une analyse de certains de ces facteurs.

Nous avons choisi de nous intéresser plus particulièrement au rôle fonctionnel de la mosaïque paysagère d'une part, et d'autre part à l'influence des conditions spatiales et temporelles des interactions entre les différents organismes (plantes-pollinisateurs, ennemis-naturels-ravageurs-plantes) sur la provision des services. Nous avons bâti notre cadre de modélisation

autour de deux hypothèses suggérées par la littérature.

Premièrement, la littérature suggère que la difficulté à expliquer les relations entre structuration du paysage et réponses des services, détectées dans les données issues d'observations dans les paysages agricoles, pourrait provenir du déficit des descripteurs paysagers employés à rendre compte du caractère fonctionnel des différents habitats composant la mosaïque (Fahrig et al. [2011]). Les paysages et leurs habitats sont encore très souvent décrits selon la nature des couverts, sans tenir compte de la perception ou des modes d'exploitation qu'en font les auxiliaires. Nous avons donc fait le choix de modéliser les paysages sous la forme de grilles représentant une mosaïque fonctionnelle composée de différents habitats, caractérisés selon le type de ressources fournies. En particulier, nous avons distingué les habitats-ressources pour l'hivernage ou l'installation des nids, qui se trouvent dans les HSN, et les habitats-ressources alimentaires pour la reproduction, fournis par les espaces cultivés. Les couverts composant ces habitats disposent eux-mêmes d'une phénologie, qui détermine une dynamique de la disponibilité des ressources, et donc influence le rôle fonctionnel de ces habitats au cours d'une simulation. Dans ces paysages sont présents des auxiliaires, pollinisateurs et ennemis naturels, représentés au travers d'archétypes, et décrits par leur cycle de vie et leurs traits d'histoire de vie. Ces cycles de vie définissent des besoins fonctionnels, séquencés dans le temps, et que ces organismes vont chercher à remplir. En reliant ces descriptions fonctionnelles des paysages, aux cycles de vie et aux processus comportementaux des auxiliaires, nous espérons faire émerger différentes dynamiques de populations des auxiliaires, et de provision des services, selon les structures paysagères.

Une seconde hypothèse dont nous avons tenu compte, et susceptible de participer à l'explication des liens entre structures paysagères et réponses des services, réside dans l'influence de la temporalité sur l'impact des interactions entre les auxiliaires et les autres organismes. Les données issues des études observationnelles proviennent le plus souvent de séries temporelles très limitées, et sont rarement ramenées à leur temporalité dans la saison (Karp et al. [2018]). Notre modèle intègre ainsi une composante temporelle, qui détermine la possibilité des interactions (celles-ci se produisent si la fenêtre temporelle l'autorise), ainsi que leurs conséquences pour les services et la quantification de leur délivrance (selon les âges des organismes notamment). Introduire cette composante nous a permis de relier effet de la structure du paysage, comportements de dispersion des auxiliaires, et modalités des interactions entre organismes en fonction de leurs âges. En comparant les résultats de ces simulations sur des indicateurs des services tenant compte ou non de cette composante temporelle, il a été alors possible de décrire son influence. Nous avons alors pu explorer le comportement de trois modèles développés reposant sur ces deux hypothèses, et en dégager plusieurs analyses.

Les modèles ont été construits successivement, en y ajoutant à chaque fois une nouvelle dimension à la description fonctionnelle du paysage agricole simulé. Nous nous sommes d'abord concentrés sur les ennemis naturels, en considérant dans le chapitre 2 un paysage constitué de deux types de ressources. Une est nécessaire pour l'hivernage et donc la survie interannuelle, et l'autre pour la reproduction pendant la saison de culture. La disponibilité de ces deux ressources peut varier, selon la proportion d'habitats semi-naturels ou l'intensité de la

colonisation des cultures par les ravageurs. Ces deux facteurs interagissent aussi bien sur la dynamique des ennemis que sur leur capacité à fournir un service de contrôle. Dans notre modèle, augmenter la proportion d’habitats semi-naturels et donc la ressource d’hivernage permet d’améliorer le contrôle, mais jusqu’à une proportion optimale pour laquelle ensuite la régulation peut diminuer. Cette ressource est associée à une meilleure survie des ennemis, qui sont plus nombreux au démarrage de la saison, et en moyenne plus proches des cultures à protéger, ce qui permet leur arrivée plus rapide après la colonisation par les ravageurs. Ces résultats sont cohérents avec les observations compilées dans [Martin et al. \[2019\]](#), pour les ennemis hivernant dans des couverts non-cultivés et avec une capacité de dispersion élevée, dont les plus fortes abondances sont associées à une augmentation de la proportion d’habitats semi-naturels, en particulier lorsque la densité des interfaces habitats cultivés-non cultivés est faible (comme c’était le cas dans nos simulations, où nous avons contraint une agrégation des habitats semi-naturels).

Le fait d’augmenter la complexité fonctionnelle, en modélisant plusieurs cultures susceptibles de fournir des ressources alimentaires à différents moments de la saison (modèle du chapitre 3), a conduit les ennemis naturels, attirés par les cultures colonisées, à se déplacer de cultures en cultures selon leur dynamique de colonisation par les ravageurs. Ces comportements ont été constatés empiriquement pour l’exemple du couple pucerons-coccinelles, par exemple dans [Pan et al. \[2020\]](#), où l’abondance de coccinelles observées dans des paysages agricoles en Chine était corrélée à l’abondance de proies (pucerons), elle-même variable entre cultures durant la saison : pucerons et coccinelles se retrouvaient abondamment sur le coton en juillet et août, et tout au long de la saison sur le maïs. Nos simulations montrent que pour un même type d’ennemi, la configuration spatiale des différentes cultures va conduire à des réponses très différentes de la dynamique des ennemis et du service de contrôle des ravageurs qui en résulte. Ainsi, les indicateurs que nous avons utilisés pour calculer le service de contrôle varient du simple au triple selon la configuration spatiale des cultures dans le paysage. A ce jour, très peu d’études observationnelles tiennent compte de la diversité des cultures et de leur configuration dans le paysage. Ces données sont en effet difficiles à obtenir à une échelle paysagère. L’effet de cultures dont la floraison est séquencée dans le temps s’avère a priori positif sur les communautés de pollinisateurs ([Eraerts \[2022\]](#)). Plusieurs études montrent aussi un effet positif de la diversité spatio-temporelle des cultures sur les communautés d’ennemis naturels et sur la provision du service de contrôle (e.g. [Scheiner and Martin \[2020\]](#) et [Martin et al. \[2019\]](#)).

Une complexité additionnelle dans la description fonctionnelle des paysages agricoles a été introduite via la coexistence des auxiliaires ennemis naturels avec les auxiliaires pollinisateurs (chapitre 4). Nous avons utilisé deux archétypes pour ces organismes, et considéré qu’ils peuvent se mouvoir dans les mêmes habitats, mais vont les percevoir et les exploiter différemment, selon les besoins liés à leurs cycles de vie. Pour les pollinisateurs, nous avons considéré que les habitats semi-naturels ne sont pas seulement des lieux d’hivernage, mais également des emplacements pour installer des nids, depuis lesquels s’instaurent les déplacements pour aller à la recherche de nourriture. Du fait des aller-retours quotidiens, l’emplacement respectif de ces « nids » et des cultures source de pollen conditionnent donc la capacité à collecter la

ressource alimentaire nécessaire à la reproduction, ainsi que la provision du service de pollinisation. Au contraire, les ennemis naturels ne sont pas inféodés aux HSN bien que s’y déroule leur hibernation, et ils peuvent se déplacer de proche en proche chaque jour de simulation, sans la contrainte de devoir faire des allers-retours comme les pollinisateurs. Le rôle et la fonction des HSN varie donc vis-à-vis des pollinisateurs et des ennemis naturels. De la même manière, les habitats cultivés sont également perçus différemment en tant que ressources par les pollinisateurs et les ennemis naturels. Là où les pollinisateurs y voient des ressources florales, suivant la dynamique phénologique et la floraison des plantes, les ennemis naturels perçoivent les ressources offertes par la présence de ravageurs, qui s’attaquent aux plantes lors de périodes spécifiques. S’il s’agit dans les deux cas de la perception d’une ressource alimentaire nécessaire à la reproduction, la nature de cette ressource, et sa disponibilité spatiale et temporelle, sont donc très différentes entre pollinisateurs et ennemis naturels. Dans les scénarios testés au travers des simulations de ce modèle, nous avons à nouveau modifié l’équilibre de disponibilité des deux types de ressources, les habitats nécessaires à l’hivernage et la survie durant la mauvaise période, et les habitats où exploiter les ressources alimentaires nécessaires à la reproduction. Dans nos simulations, les structures optimales du paysage sont différentes, selon qu’il s’agisse d’optimiser le contrôle biologique ou la pollinisation. De plus, l’effet sur le rendement de l’interaction entre les deux services peut aussi modifier la structure optimale du paysage. Les analyses multi-services sur la base de données issues d’études observationnelles à l’échelle du paysage restent rares. Néanmoins, les données présentées dans [Martin et al. \[2019\]](#) laissent également à penser que les structures paysagères optimales pour favoriser les deux services ne sont pas nécessairement identiques (cf. figure 4, *ibid.*), posant la question d’éventuels arbitrages.

Une description fonctionnelle du paysage s’entend sous l’angle du cycle de vie d’un organisme cible, qui présente des besoins éventuellement variables au cours de ce cycle, et des traits d’histoire de vie qui vont déterminer son comportement et sa capacité à exploiter ces ressources. Comme indiqué plus haut, nous avons travaillé sur la base d’archétypes d’ennemis naturels et de pollinisateurs, avec des besoins alimentaires pour la reproduction ou la survie, des besoins d’habitats pour l’hivernage ou la nidification. Parmi les traits d’histoire de vie, nous avons plus particulièrement examiné le rôle de traits liés aux comportements de dispersion : distance de perception des ressources, capacité d’orientation, vitesse de déplacement. Nous avons fait varier le comportement de dispersion des ennemis, avec une modalité où ces derniers perçoivent à de plus longues distances les ressources alimentaires et sont capables de s’orienter vers elles au cours de leurs déplacements (chapitre 2). Les valeurs pour ce trait affectant le comportement de dispersion interagissent avec la proportion d’habitats semi-naturels. En particulier le service de contrôle biologique est d’autant plus affecté pour des proportions élevées de HSN, lorsque les cultures « à protéger », et sur lesquelles se nourrir, sont plus rares et donc également plus difficiles à détecter. Comme décrit dans le paragraphe précédent, intégrer deux types d’auxiliaires avec des cycles de vie et des traits différents conduit à des comportements et des réponses différentes face à une même structure paysagère (Chapitre 4). Croiser les analyses entre une description fonctionnelle des paysages et la caractérisation des cycles de vie et traits d’histoire de vie des organismes apparaît particulièrement prometteur

pour expliquer les relations entre structures paysagères et réponses des services. Récemment, plusieurs méta-analyses basées sur des études observationnelles ont ainsi démontré la puissance de telles approches, pour des ennemis naturels, des pollinisateurs, ou des ravageurs (Martin et al. [2019]; Tamburini et al. [2020]). Ces études ont montré comment quelques groupes de traits, notamment ceux liés à la dispersion des organismes, à leur régime alimentaire, ou à leur choix d'habitat pour l'hivernage, permettaient justement de construire des archétypes avec une meilleure cohérence dans leur réponse à la structure paysagère.

Outre une description fonctionnelle du paysage introduite dans nos modèles, nous avons également tenu compte des effets spatiaux-temporels conditionnant les interactions et leurs impacts sur les services. La temporalité des événements est prise en compte sur différents aspects des interactions, que sont :

1. les occurrences des interactions elles-mêmes : par exemple lorsque les ennemis naturels s'arrêtent sur des parcelles colonisées par les ravageurs lorsque la population de ces derniers est suffisamment importante pour être détectée,
2. les conséquences de ces interactions sur la provision des services : par exemple parce que les pollinisateurs pollinisent les plantes cultivées uniquement pendant une fenêtre temporelle précise, ou parce que la régulation des ravageurs et leur impact sur le rendement dépend du temps écoulé entre la date de colonisation et l'arrivée des ennemis.

Nous avons considéré aussi que l'arrivée des ravageurs sur les cultures n'aurait pas les mêmes conséquences selon leur stade phénologique. La régulation de l'effet des ravageurs sur le rendement dépendait du laps de temps écoulé entre la colonisation par les ravageurs et l'arrivée des ennemis naturels. Cela permet de prendre en compte l'âge ou la phénologie des organismes au moment où ils se rencontrent. Ces aspects temporels interagissent avec les facteurs spatiaux. Chaque parcelle composant la mosaïque paysagère se trouve décrite par une dynamique propre, les modèles étant spatialement explicites. De plus les propriétés spatiales de cette mosaïque influencent les comportements des organismes auxiliaires. Lorsque les organismes se déplacent dans le paysage simulé, on a donc l'information relative à leur localisation, leur âge et du moment auquel ils se rencontrent. Nous montrons que ces effets spatio-temporels ont une importance sur la provision des services, en lien avec la structure paysagère. Ainsi, dans les paysages avec une plus forte proportion d'habitats semi-naturels, les ennemis naturels arrivent en moyenne plus rapidement sur les cellules colonisées par des ravageurs, ce qui permet de réguler plus efficacement ces derniers et de limiter leur effet sur les rendements (Chapitre 2). De tels effets ont été rapportés en situation réelle par exemple par Raymond et al. [2015], qui comparent des paysages plus complexes à des paysages plus simplifiés, et montrent que malgré des dynamiques de pucerons semblables dans les deux types de paysages, ceux-ci sont plus contrôlés dans les paysages complexes en raison d'arrivées précoces de leurs prédateurs.

Nous montrons que l'arrangement spatial des cultures successivement colonisées et soumises à l'impact des ravageurs influence la dynamique des ennemis naturels et leur capacité à délivrer un service de régulation (Chapitre 3). Ces arrangements peuvent contribuer à une continuité des ressources, dont l'impact a pu être montré sur les dynamiques de populations

des pollinisateurs (e.g. [Timberlake et al. \[2019\]](#); [Bertrand et al. \[2019\]](#); [Eeraerts \[2022\]](#)). En revanche, il semble qu’assez peu d’études se soient penchées sur le rôle de la complémentarité des cultures pour favoriser les populations d’ennemis naturels à l’échelle des cultures (voir cependant [Macfadyen et al. \[2015\]](#)).

La temporalité des interactions a des conséquences pour la provision des services, et questionne également la nature des indicateurs à utiliser pour mesurer ces derniers. Nous avons ainsi comparé différents proxys du service de régulation des ravageurs que sont le taux de parcelles colonisées par des ravageurs et visitées par des ennemis naturels, le temps moyen entre l’arrivée des ravageurs sur une parcelle et celle des ennemis, les pertes de rendement sur une parcelle liée à l’impact des ravageurs et modulée par l’effet de la régulation par les ennemis, et le rendement total à l’échelle du paysage. Ces quatre indicateurs peuvent être retrouvés dans la littérature des études observationnelles ([Chisholm et al. \[2014\]](#)), avec cependant une abondance plus marquée pour les indicateurs décrivant l’état des communautés plutôt que la fonction de régulation elle-même ou le service rendu. Nous montrons que la structure optimale du paysage dépend de l’indicateur choisi pour quantifier le service de contrôle des ravageurs (Chapitre 2). Ces différences s’expliquent par l’importance des effets temporels décrits ci-dessus dans nos modèles. En particulier, nous montrons que la proportion d’habitats semi-naturels permettant des pertes de récolte plus limitées est nettement plus importante que celle permettant des visites maximisées des parcelles infectées. Mesurer seulement l’abondance des ennemis naturels pour estimer une fonction de régulation, voire s’arrêter à la réduction de la population de ravageurs pour estimer l’impact sur le rendement, pourrait donc en pratique s’avérer limitant. Ce type de résultats a été obtenu pour la nuisibilité de certains pathogènes des cultures pour lesquels on montre que les liens entre infestation et nuisibilité ne sont pas directs et dépendent des dynamiques épidémiques dans les cultures ([Robert et al. \[2005\]](#), [Bancal et al. \[2007\]](#)). Nos résultats jouent donc en faveur de déployer une plus large gamme d’indicateurs pour mesurer les dynamiques de régulation et de pollinisation, jusqu’à mesurer l’effet sur la plante cultivée et son rendement.

Les aspects temporels, et en particulier ceux qui ont un impact sur la nuisibilité des ravageurs et de la régulation, sont très peu pris en compte. En effet, les données disponibles sont généralement captées sur des séries temporelles limitées (quelques mesures dans l’année), et concernent avant tout les abondances des auxiliaires plutôt que les interactions qu’ils entretiennent. Ces dernières sont néanmoins de plus en plus souvent mesurées, par exemple à l’aide de cartes de prédation pour ce qui est des interactions trophiques à la source du contrôle biologique. Les données permettant de qualifier l’impact des interactions plantes-ravageurs-ennemis sur les plantes elles-mêmes, par exemple en termes de biomasse prélevée, ou de pertes de rendement, sont encore plus rares. Pour modéliser ces effets, il a été nécessaire d’établir des hypothèses relatives à la forme et la calibration des relations entre temporalité des interactions et leurs conséquences pour les services : par exemple des relations entre la date d’arrivée des ravageurs et leurs impacts sur les rendements des plantes cultivées, ou de la régulation de ces derniers selon les délais séparant les arrivées des ravageurs puis des ennemis sur les mêmes plantes cultivées. Les résultats de nos simulations sont donc forcément très sensibles à la forme de ces relations, qui restent très peu décrites dans la littérature. Les

relations entre l'arrivée des ravageurs et leur effet sur le rendement selon l'état phénologique de la plante cultivée sont parfois connues, dans la mesure où elles sont aussi utilisées pour déterminer des seuils de traitement phytosanitaires. Néanmoins, de tels seuils ne sont pas disponibles pour toutes les cultures, et leur calibration est souvent ancienne ou peu étayée par des données expérimentales (Ramsden et al. [2017]). En revanche, les relations entre l'arrivée des ennemis naturels à la suite des ravageurs, pour déterminer la capacité des premiers à réguler l'effet des seconds sur le rendement des plantes cultivées, restent largement à explorer (voir cependant Zhang and Swinton [2009], pour la détermination de telles relations et leur incorporation dans des seuils de traitement phytosanitaires). La meilleure connaissance de ces relations permettrait dans un paysage donné d'améliorer l'analyse du lien entre l'état des communautés ou des interactions fonctionnelles, et les variations observées du rendement.

Nos modèles suggèrent donc que pour poursuivre l'exploration de la relation entre structure des paysages agricoles et niveaux et répartition des services, il faut tenir compte des aspects suivants :

- Aller vers une description fonctionnelle des paysages, par rapport aux espèces étudiées, en incluant la diversité des cultures et des habitats semi-naturels, qui ne sont pas nécessairement exploités de la même manière par toutes les espèces (cf. Bartual et al. [2019], qui montrent comment différentes espèces d'ennemis naturels et de pollinisateurs exploitent différents types d'habitats semi-naturels), ainsi que la diversité des espèces cultivées ;
- Poursuivre le croisement des données relatives aux descriptions des paysages et des dynamiques d'auxiliaires ou services avec les valeurs des traits des espèces considérées, notamment les traits de dispersion ou liés au régime alimentaire ou à l'hivernage, comme ont pu le réaliser Martin et al. [2019] ;
- Tenir compte des aspects temporels des dynamiques d'interactions ;

Les réseaux comme celui de SEBIOPAG, dispositif de recherche commun INRAE regroupant des sites d'observations (80 parcelles dans 4 régions) sur le long-terme, pourraient produire de telles données.

Perspectives vis-à-vis des sources de variations

D'autres facteurs que nous n'avons pas pris en compte dans notre cadre de modélisation pourraient aussi jouer un rôle important dans la réponse des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs aux structures paysagères. D'abord nous nous sommes penchés sur des archétypes, permettant de résumer plusieurs espèces autour de quelques traits, mais en réalité les espèces d'ennemis naturels et de pollinisateurs peuvent être extrêmement variées, et il serait nécessaire d'en tenir compte au travers de plusieurs archétypes distincts (cf. Martin et al. [2019] ; Alexandridis et al. [2020]). Par ailleurs, si nous nous sommes penchés sur la dynamique interne des habitats, en lien avec la disponibilité des ressources qu'ils peuvent offrir, nous avons considéré que les cellules d'un même type d'habitat aurait les mêmes propriétés. Or il est possible que les habitats présentent des différences dans leurs qualités, même lorsqu'ils offrent un même type de ressources (voir Delattre et al. [2019] pour l'étude de ce

facteur). Aussi, la dispersion de nos organismes était uniforme à tout instant et en tout lieu. En réalité, les différents habitats présentent des connectivités variables, qui vont dépendre de leur nature comme de la perception et des capacités de déplacement des auxiliaires. Enfin, nous avons considéré que seule la disponibilité des ressources et la capacité des auxiliaires à les exploiter, modifiées par la structure paysagère, affectaient la dynamique de provision des services. En réalité d'autres pratiques agricoles peuvent jouer un rôle considérable, et notamment l'impact de l'usage des pesticides. L'effet des pratiques agricoles crée une hétérogénéité « invisible » (Vasseur et al. [2013]) et pourtant bien réelle.

6.2.2 De la structure des paysages au pilotage des services

Reconcevoir la structuration des paysages agricoles apparaît de plus en plus clairement comme une stratégie possible pour renforcer et bénéficier des régulations naturelles pour l'activité de production. Notamment les pratiques de gestion des couverts végétaux, qui modifient dans le temps et dans l'espace la mosaïque des habitats, sont plébiscitées pour piloter la délivrance des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs Landis [2017]. Il est en effet supposé qu'adapter la mosaïque en tenant compte des caractéristiques des auxiliaires permettrait d'améliorer la disponibilité des ressources dont ils ont besoin, favorisant leur abondance, notamment aux moments critiques où les plantes cultivées requièrent ces services (Schellhorn et al. [2015]). Pour les auxiliaires se déplaçant entre différents habitats, l'arrangement spatial des habitats permettrait de plus d'influencer leur dispersion, afin de faire en sorte de les retrouver au bon moment au bon endroit sur les plantes cultivées. Mais ces hypothèses restent peu testées en pratique, et il demeure de nombreuses inconnues pour être en mesure de concevoir et fiabiliser des stratégies basées sur ces leviers. La modélisation apparaît comme un moyen essentiel pour réfléchir à ces mécanismes, et tester des scénarios et orienter des expérimentations plus ciblées.

Nos modèles se sont intéressés à deux leviers paysagers spécifiques pour la gestion des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs : la proportion d'habitats semi-naturels et la configuration spatiale des cultures. Nous avons d'abord considéré l'effet de ces leviers pris indépendamment (chapitres 2 et 3), ou en interaction (chapitre 3), sur le service de contrôle des ravageurs. Nous avons également regardé comment ces deux leviers pouvaient interagir pour influencer les deux services conjointement (chapitre 4).

Nos simulations ont montré un effet positif de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels sur le service de contrôle biologique mais jusqu'à un optimum (chapitres 2 et 3). Cet effet positif découle de deux mécanismes distincts. D'abord une plus grande capacité de charge interannuelle du paysage, ces habitats étant utilisés par les auxiliaires comme refuge pendant l'hiver, ce qui autorise la survie d'un plus grand nombre d'entre eux entre deux années et la possibilité de disposer d'un « réservoir » plus abondant d'ennemis au démarrage d'une nouvelle saison, au moment où les cultures sont les plus sensibles aux ravageurs. Cela se traduisait notamment dans nos indicateurs du taux de visite des parcelles attaquées par des ravageurs. Deuxièmement, les ennemis naturels sont en moyenne plus proches spatialement des cultures à protéger lorsque la proportion d'habitats semi-naturels est plus élevée. Les

ennemis peuvent alors arriver plus rapidement sur les parcelles attaquées, et limiter plus facilement la croissance des populations de ravageurs pour ainsi réduire leur effet sur les rendements. Concernant les données observationnelles, une plus grande complexité végétale du paysage a été de plus souvent associée à une plus grande abondance des ennemis naturels (Bianchi et al. [2006]), ainsi qu'à une meilleure suppression des ravageurs (Rusch et al. [2016]). D'autres études ont confirmé que des habitats semi-naturels plus nombreux permettaient une arrivée plus précoce des ennemis sur les parcelles attaquées, contribuant à limiter les effets des ravageurs (Raymond et al. [2015] ; Yang et al. [2018]).

Augmenter la proportion d'habitats semi-naturels a néanmoins un coût, direct lié à l'implantation et l'entretien, et indirect lié à la perte éventuelle de surface cultivée. Le bénéfice à planter de nouveaux habitats semi-naturels doit donc être mis en balance avec les coûts associés (Morandin et al. [2016]). Nos simulations montrent en effet un optimum de la proportion d'habitats semi-naturels par rapport au rendement à l'échelle du paysage. De plus, cet optimum peut varier en fonction des traits des organismes impliqués dans la chaîne trophique à la base du service de contrôle biologique. Ici nous avons fait varier le trait de dispersion des ennemis naturels, et ceux se dispersant de façon moins aléatoire étaient en mesure d'exercer un contrôle plus efficace pour des proportions plus faibles d'habitats semi-naturels. Martin et al. [2019] ont montré comment les structures paysagères optimales pouvaient varier selon les traits des organismes impliqués dans les interactions sous-jacentes des services de contrôle des ravageurs et de pollinisation. Cette approche par les traits fonctionnels apparaît prometteuse pour concevoir des stratégies de gestion adaptées, notamment pour choisir les échelles d'action pertinentes, ainsi que les couverts sur lesquels intervenir. En effet, tous les habitats semi-naturels ne se valent pas, et certains seront plus propices aux ennemis naturels qu'à d'autres types d'organismes, ou bien à certaines espèces d'ennemis (Bartual et al. [2019]). La composition floristique, plus largement la composition végétale, et l'âge depuis l'implantation, sont ainsi des caractéristiques connues pour leur importance vis-à-vis de l'effet de ces habitats sur les auxiliaires. Les habitats semi-naturels peuvent aussi exercer une influence sur les ravageurs, en jouant pour de nombreuses espèces le rôle d'habitats pour l'hivernage ou de refuge, ce qui peut contrebalancer leur effet sur le service de contrôle (Yang et al. [2018] ; Tscharrntke et al. [2016]).

Nous avons modifié, en plus de la proportion d'habitats semi-naturels, la configuration spatiale des cultures. Les cultures, requérant pollinisation et/ou protection contre les ravageurs, étaient différenciées par des fenêtres temporelles spécifiques, pendant lesquelles les habitats qu'elles constituaient étaient à même de fournir des ressources aux auxiliaires, et caractérisant dans le même temps leurs besoins vis-à-vis de la délivrance des services (chapitres 3 et 4). Nos simulations montrent que modifier la configuration spatiale a un effet propre sur la provision des services, et qu'en plus cet effet interagit avec celui produit par la proportion d'habitats semi-naturels. Nous avons pu dégager vis-à-vis du fonctionnement de notre modèle biologique des règles définissant des configurations spatiales optimales pour bénéficier du service de contrôle biologique (chapitre 3). En particulier, les meilleures situations se produisent lorsque les cultures les plus précocement colonisées par les ravageurs se trouvent à proximité immédiate des habitats semi-naturels. En effet, cette configuration permet qu'en début de sai-

son les ennemis naturels quittant les habitats semi-naturels trouvent rapidement les cultures attaquées précocement. Ceci permet deux effets, d'abord une protection plus efficace de ces cultures, et ensuite un effet « réservoir », dans la mesure où les ennemis trouvent des ressources abondantes dès le début de l'année, autorisant une reproduction rapide qui accroît la population d'ennemis disponibles plus tard pour protéger les cultures qui seront attaquées. Favoriser une forme de continuité spatiale entre les cultures successivement colonisées par les ravageurs apparaît également comme un levier d'amélioration du service de contrôle. En effet, là encore cette règle d'allocation spatiale des cultures permet aux ennemis de disposer d'une continuité des ressources, tout en favorisant des phénomènes de dispersion qui les conduit successivement et rapidement sur les cultures à protéger.

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature d'études, soit expérimentales ou observationnelles, qui évalueraient la réponse des communautés d'ennemis naturels et du service de contrôle qu'elles délivrent à différents agencements de cultures entre elles, à l'échelle du paysage. La question de l'impact de la configuration spatiale de la mosaïque d'habitats sur ce service est globalement moins bien documentée que l'effet de composition. De surcroît, elle a jusque là essentiellement été abordée essentiellement sous l'angle de l'impact de la configuration des habitats semi-naturels, dans une matrice de culture considérée uniforme, sans tenir compte de la diversité des plantes cultivées et de leurs caractéristiques écologiques qui pourraient influencer le service de contrôle. Néanmoins, la diversification des cultures, la réduction de la taille des parcelles, l'intensité des rotations, tous des leviers qui impliquent des effets configurationnels notamment liés aux habitats cultivés, sont généralement associés à un effet positif à la fois sur les communautés d'ennemis naturels et sur le contrôle des ravageurs (Megan Woltz and Landis [2014]; Sirami et al. [2019]; Zhao et al. [2013]; Redlich et al. [2018]; Rusch et al. [2013]; Ouyang et al. [2020]). Augmenter le linéaire des interfaces entre habitats, cultivés ou semi-naturels, présente les mêmes effets (Martin et al. [2019]). Modifier la configuration de la mosaïque cultivée, en interaction avec le levier de la proportion et de la configuration des habitats semi-naturels, semble donc bien un levier prometteur pour améliorer la délivrance des services de contrôle des ravageurs et de la pollinisation (Hass et al. [2018]; Martin et al. [2019]; Haan et al. [2019]). Néanmoins les modalités pratiques de l'emploi de ces leviers restent largement à déterminer, notamment lorsqu'il s'agit de proposer des arrangements de la mosaïque de culture.

L'effet de la configuration de la mosaïque paysagère est particulièrement marqué pour les espèces les plus mobiles, capables de traverser une diversité d'habitats (Macfadyen et al. [2015]; Bertrand et al. [2016]; Haan et al. [2019]). Martin et al. [2019] ont montré, en utilisant de vastes jeux de données observationnelles, comment les interactions entre composition et configuration de la mosaïque peuvent influencer les communautés d'auxiliaires et la provision des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs, de façon différenciée selon les traits d'histoire de vie des auxiliaires. Pour les coccinelles, modèle biologique duquel s'est inspiré largement notre archétype d'ennemi naturel, il a été montré que leurs capacités de dispersion leur permettaient de traverser et d'exploiter une diversité d'habitats (Megan Woltz and Landis [2014]). Ces ennemis naturels peuvent se retrouver sur différentes cultures selon le moment de la saison, et leur abondance est corrélée à l'abondance des proies plutôt qu'à la nature

de la culture (Pan et al. [2020]; Thomine et al. [2020]), confortant l'importance d'avoir une approche fonctionnelle de la mosaïque paysagère du point de vue des auxiliaires, si l'on souhaite comprendre leurs déplacements et la répartition des services qu'ils sont en mesure de délivrer.

L'effet de la configuration d'une mosaïque composée d'une diversité d'habitats est généralement associé à la capacité à fournir aux auxiliaires, en particulier les généralistes, un continuum de ressources, dans le temps et l'espace, qu'ils sont en mesure d'exploiter au travers de leur mobilité (Schellhorn et al. [2015]; Bertrand et al. [2019]; Spiesman et al. [2020]). Ainsi, il s'agit de promouvoir tout au long de la saison l'abondance des auxiliaires afin que les cultures puissent bénéficier du service de contrôle biologique, et ceci en particulier dès le démarrage de la saison culturale. Organiser la mosaïque pour favoriser ces déplacements et permettre une continuité des ressources devrait donc être un objectif lors de la conception de mosaïques paysagères. Si cette logique de conception des paysages agricoles semble aujourd'hui relativement bien partagée, les réflexions sur les arrangements déterminés par les besoins des cultures en services semblent plus rares. Toutes les cultures n'ont pas les mêmes besoins en termes de services de contrôle et/ou de pollinisation, et nous avons montré que les structures paysagères optimales pouvaient être différentes selon qu'une culture spécifique devait être ciblée (chapitres 3 et 4). Caractériser les besoins des cultures pour ces différents services permettraient d'en tenir compte lors de la conception d'arrangements spatiaux, afin de faciliter la présence des auxiliaires en temps voulu sur ces cultures.

Nos simulations montrent que les leviers de la proportion d'habitats semi-naturels, et l'arrangement spatial des cultures, peuvent agir sur la dynamique des auxiliaires ainsi que sur la provision des services de contrôle des ravageurs et des pollinisateurs. Ces leviers peuvent interagir entre eux pour influencer ces réponses, qui dépendent de plus des caractéristiques écologiques des différents organismes impliqués (auxiliaires notamment, dont la dispersion est affectée, mais aussi ravageurs et plantes). Imaginer des mosaïques paysagères optimales dans un contexte spécifique, défini par les besoins en termes de services des cultures produites, ainsi que par l'écologie des auxiliaires présents naturellement dans l'agroécosystème, demeure donc un exercice très complexe. Si la modélisation permet de tester de tels scénarios, la prochaine étape serait de mettre en œuvre des situations expérimentales ou quasi-expérimentales, par exemple sur des plateformes expérimentales comme celle de CA-SYS.

6.2.3 Intégrer la gestion des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs

Pollinisation et contrôle des ravageurs par les arthropodes sont deux services encore largement considérés indépendamment, que ce soit par la recherche, les politiques publiques, ou les agriculteurs. Notre revue de la littérature (chapitre 1) a néanmoins montré que ces deux services étaient susceptibles d'entretenir une diversité de relations entre eux. Ces relations peuvent être sources de synergies ou au contraire de compromis pour avoir un effet positif sur les rendements.

Nous avons utilisé notre cadre de modélisation pour développer un modèle visant à explorer comment ces relations entre services peuvent amener à reconsidérer les structures paysagères optimales pour la production agricole (chapitre 4). D’abord, nous avons considéré que la structure paysagère fonctionnelle agit comme un facteur influençant les dynamiques des deux services. Pollinisateurs et ennemis naturels, que nous avons modélisé explicitement, perçoivent différemment les habitats et les ressources d’un même paysage. Leurs traits d’histoire de vie, liés par exemple à leur capacité de dispersion, ou à leurs besoins pour compléter leur cycle de vie, impliquent une exploitation différente entre eux de la mosaïque paysagère. Ensuite, nous avons également considéré que le rendement des plantes cultivées était influencé par une interaction directe entre contrôle des ravageurs et pollinisation. Nous avons simulé des plantes dont la pollinisation avait lieu après un épisode de sensibilité aux ravageurs. Nous avons montré que l’impact des ravageurs affectait la capacité des plantes à produire aussi bien des fleurs, qui une fois pollinisées détermineraient le rendement, que des ressources (par exemple de pollen) nécessaires aux pollinisateurs pour leur reproduction. Nous avons aussi montré que la prise en compte de ces relations modifient les optimaux de structure paysagères par rapport à ceux calculés pour un seul service.

Ces résultats interrogent la prise en compte de la multifonctionnalité dans les transitions des pratiques. Si le rendement dépend significativement de plusieurs services, conjointement et en interaction, alors adopter des stratégies visant à optimiser un service en particulier pose question. Le concept de « protection intégrée des cultures » (*‘integrated pest management’*) avait été proposé pour tenir compte de l’impact de plusieurs pratiques, et en particulier l’utilisation de produits phytopharmaceutiques, à la fois sur les ravageurs, leurs ennemis naturels, mais également les pollinisateurs. Ce concept a été récemment étendu à une vision plus globale, intitulée *‘integrated pest and pollinator management’* (Egan et al. [2020]), afin d’identifier les pratiques bénéficiant conjointement à la pollinisation et au contrôle des ravageurs, et d’unifier les processus de prise de décision basés sur des seuils économiques pour intervenir sur l’un ou l’autre des services. Néanmoins, pollinisation et contrôle des ravageurs ne sont pas les deux seuls services en mesure d’avoir un effet conjoint ou interactif sur le rendement (Tamburini et al. [2019]). Adopter une approche globale de la contribution des services aux rendements des cultures, en vue d’un pilotage pour favoriser la production, pourrait donc impliquer de tenir compte d’une multitude d’effets.

L’établissement de relations statistiques entre structures paysagères et provision des services de pollinisation et de contrôle des ravageurs a permis le développement de modèles de prédictions pour estimer et cartographier le niveau de ces services dans des paysages réels (Therond et al. [2017]). Ces modèles font souvent appel à des relations entre la présence d’habitats favorables aux auxiliaires, et la diffusion des services dans une matrice cultivée, avec une calibration basée sur les capacités de dispersion des auxiliaires. Ces cartographies ont été par exemple utilisées pour identifier les zones agricoles françaises où les niveaux de ces services seraient insuffisants et susceptibles de conduire à des déficits pour le rendement (e.g. Rega et al. [2018]). Ces cartes sont définies pour un seul service, mais pourraient être croisées entre elles, pour identifier de possibles interactions et des zones où des déficits des deux services pourraient intervenir, en les comparant avec les cartes identifiant la présence des

différentes cultures selon leurs dépendances aux deux services pour leur rendement. Il serait alors possible de cibler ces zones pour appuyer le déploiement de stratégies de reconception des structures paysagères, en vue de restaurer les services et d’y maintenir les productions souhaitées.

Au niveau national, les politiques publiques peinent encore à se saisir du pilotage des services rendus par la biodiversité pour la production, l’angle d’approche étant encore essentiellement basé sur la protection de la biodiversité face à des pratiques à impacts. De plus, les politiques en faveur de la protection des cultures et des pollinisateurs sont encore largement cloisonnées (e.g. Ecophyto et Plan Pollinisateurs). Porter l’effort sur une démarche de promotion d’une agroécologie « forte » et basée sur la connaissance et le pilotage des régulations naturelles pourrait permettre de mieux intégrer la question de la multifonctionnalité et de tenir compte de celle des relations entre services.

6.3 Perspectives

Dans cette dernière section de la discussion, nous évoquons plusieurs perspectives et prolongements possibles à notre travail : i) comment les savoirs relatifs à la relation entre la structuration des paysages agricoles et les services peuvent être mobilisés pour la conception de paysages multifonctionnels ?, ii) comment envisager, depuis une gestion bi-services, le passage à la multifonctionnalité ? iii) quelle durabilité pour ce type de stratégie ?

6.3.1 Mise en pratique et conception de paysages

Nos travaux reposent sur l’hypothèse qu’il est possible, au travers de pratiques modifiant la structuration des paysages agricoles, d’envisager des stratégies de gestion voire d’optimisation des niveaux de services pour la pollinisation et le contrôle des ravageurs. Les leviers paysagers que nous avons envisagé pour élaborer ces stratégies sont la proportion d’habitats semi-naturels, et la configuration spatiale de cultures différenciées dans leurs dynamiques temporelles. L’échelle paysagère apparaît pertinente pour la gestion de ces deux services en raison des caractéristiques écologiques des organismes impliqués (Kremen et al. [2007]). En effet nous nous sommes intéressés aux services délivrés par les arthropodes, qui ont souvent des distances de dispersion importantes, leur permettant d’exploiter la diversité des habitats d’une mosaïque paysagère.

A de telles échelles spatiales, l’espace territorial considéré recouvre généralement plusieurs exploitations. Or c’est généralement à l’échelle de l’exploitation que sont prises les décisions relatives aux systèmes de pratiques agricoles, en particulier pour celles qui relèvent du choix des couverts végétaux, cultivés ou non. Mettre en œuvre une stratégie visant à structurer un paysage agricole nécessitera donc le plus souvent une action collective, et requiert l’intervention d’un certain nombre d’exploitants ou d’acteurs ayant une capacité à intervenir sur la gestion paysagère. Cette action collective peut être le fruit de décisions individuelles, entreprises indépendamment sur chaque exploitation : par exemple convertir une partie des surfaces cultivées en habitats semi-naturels. Son efficacité peut également parfois dépendre

d'un effort de coordination, en raison des interdépendances entre acteurs générées par les mécanismes écologiques sous-jacents : par exemple, arranger spatialement la mosaïque de cultures à l'échelle de tout un paysage.

Si mettre en œuvre une stratégie basée sur une telle action collective apparaît donc pertinente pour gérer les services de pollinisation et le contrôle des ravageurs, mais également un certain nombre d'autres services écosystémiques (Stallman [2011]), cela peut poser néanmoins différentes difficultés : i) les agriculteurs ou gestionnaires ne sont pas nécessairement convaincus de l'efficacité de stratégies basées sur des leviers paysagers, ii) un déficit de connaissances concernant les mécanismes à l'œuvre rend complexe la conception pratique d'une telle stratégie, iii) la mise en œuvre implique des coûts liés aux pratiques elles-mêmes, potentiellement un coût de coordination pour obtenir une action concertée, une prise de risque (en particulier car il s'agit d'actions préventives), et des questions d'arbitrage (entre services, ou liés à l'hétérogénéité spatio-temporelle), qui posent l'enjeu de la gouvernance collective (par exemple pour éviter le phénomène de « passager clandestin »).

Une application possible des modélisations développées pendant la thèse pourrait alors être une utilisation comme outil d'accompagnement, auprès des gestionnaires de paysages agricoles. Ces modèles proposent une représentation du fonctionnement écologique d'un écosystème paysager, en réponse à des scénarios de structure paysagère. Il serait possible de représenter plus explicitement les acteurs et les échelles de décision, par exemple en découpant le paysage en exploitations agricoles. De tels modèles sont générateurs de connaissances, et peuvent aussi servir de bases à des « jeux sérieux ». Cette approche pourrait faciliter la communication aux tiers gestionnaires concernant les connaissances relatives aux mécanismes écologiques sous-jacents des relations entre structure paysagère et services. De telles approches facilitent également l'incorporation des savoirs locaux et empiriques des gestionnaires, ainsi que l'explicitation de leurs modèles mentaux supportant leurs prises de décision. L'utilisation d'une modélisation autorise le test de nombreux scénarios, ce qui permet d'aller vers des démarches de conception innovante, appliquées à des objets comme la structure des paysages agricoles (Berthet et al. [2019]). Ce type de démarche est par exemple actuellement déployée dans des projets comme « Traversées » (soutenu par le plan Ecophyto) où sont testés différentes formes de discussions et de co-construction autour de modèles de dynamique de pratiques dans les territoires.

6.3.2 Complexité et multifonctionnalité

Notre étude a permis d'étudier la relation entre structuration du paysage et la délivrance par les arthropodes des services de pollinisation et du contrôle des ravageurs. Le prisme choisi a conduit à réduire la complexité de la problématique de la multifonctionnalité des paysages agricoles, à plusieurs égards :

- nous avons travaillé sur des archétypes spécifiques d'arthropodes, alors que ces services sont délivrés par un grand nombre d'espèces de cet ordre, qui présentent des caractéristiques écologiques très variées, en mesure d'influencer leur réponse aux effets paysagers ;
- ces deux services ne sont pas seulement rendus par des arthropodes, mais également

- par une diversité d'organismes, tels que des mammifères, des oiseaux, etc. ;
- même en considérant un unique service, une multitude d'espèces peuvent intervenir, et il s'agit alors de gérer un réseau d'interactions : ce problème est particulièrement prégnant dans le cas du contrôle des ravageurs, car même vis-à-vis de la protection d'une seule espèce cultivée, celle-ci peut potentiellement être attaquée par une grande diversité de ravageurs, eux-mêmes régulés par un cortège varié d'ennemis naturels ;
 - ces deux services ne sont pas les seuls à affecter le rendement des cultures, et de plus il peut être attendu des paysages agricoles d'autres services écosystémiques que ceux ayant un impact sur le rendement (la conservation de la biodiversité étant un enjeu en lui-même) ;

Passer de notre prisme réduit à l'intégration de ces différentes dimensions pose de nombreuses questions : comment tenir compte d'une telle complexité, et quelles sont les conséquences pour la nature des formalismes et des modèles de processus à développer pour simuler des approches et des mécanismes relevant de l'agroécologie (Robert et al. [2021]) ? La gestion de cette complexité pose aussi la question des arbitrages. Du strict point de vue du fonctionnement écologique, on peut s'attendre à ce que les structures paysagères qui optimisent différents services soient très différentes. Mettre en place des stratégies de conception paysagères pour un pilotage multifonctionnel impliquera donc a priori de renouveler les cadres théoriques et de gouvernance des espaces agricoles, pour tenir compte des mécanismes écologiques à l'œuvre à ces échelles, des interdépendances entre acteurs, et permettre l'explicitation des arbitrages nécessaires (Vialatte et al. [2019]).

6.3.3 Evolution des organismes et durabilité des effets

Le rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle pour mettre en place des stratégies de régulation des ravageurs (par exemple dans le cas de pulvérisations différenciées, ou de mosaïques de variétés résistantes), et en assurer l'efficacité à long-terme sans contournement, a été largement étudié (e.g. Brewer and Bonsall [2021]).

De la même manière, la conception de structures paysagères particulières pourrait également contribuer à modifier les pressions de sélection qui s'exercent sur les organismes présents, dont la réponse dépendra des traits sur lesquels ces pressions s'appliquent. Néanmoins, les conséquences pour les dynamiques évolutives susceptibles d'affecter les organismes délivrant des services comme le contrôle des ravageurs ou la pollinisation sont peu étudiées.

Selon la structure paysagère, des groupes d'auxiliaires différents peuvent être favorisés, qui sont caractérisés par les valeurs de certains traits d'importance (Martin et al. [2019]). Modifier la structure paysagère peut amener à favoriser certains auxiliaires, présentant des traits spécifiques, influençant ainsi la probabilité de certaines interactions interspécifiques. Cela peut avoir des conséquences évolutives, par exemple dans le cas de la pollinisation. Gervasi and Schiestl [2017] ont montré comment des changements dans les communautés de pollinisateurs pouvaient induire des réponses évolutives des plantes avec lesquelles ces pollinisateurs interagissent : selon que des plants de colza étaient pollinisés soit par des syrphes, soit

par des bourdons, ces plantes ont présenté des réponses évolutives divergentes pour certains traits d'attraction mais également sur leurs systèmes d'accouplement. Des travaux de modélisation ont montré que des diminutions de fertilisation employée pour réduire les épidémies pouvaient conduire à des évolution du trait de latence (c'est à dire de maturation pour les pathogènes) qui pouvaient réduire alors l'impact recherché de ces diminutions de fertilisation sur les épidémies (Précigout et al. [2020]).

Une modélisation de dynamique éco-évolutive réalisée lors de mon master et retravaillée lors de la 1ère année de thèse, mais non présentée ici, nous avait aussi amené à travailler sur l'évolution d'un trait de dispersion des ennemis naturels entre habitats semi-naturels et habitats cultivés, selon les pressions liées à la mortalité ou à l'obtention de nourriture dans ces deux types d'habitats. Nous avons considéré que l'obtention de nourriture serait reliée à une fonction de pollinisation des plantes cultivées : une fois pollinisée, les fruits produits étaient sujets à des attaques de ravageurs dépendant de cette ressource, et eux-mêmes consommés par les ennemis naturels. Les rétroactions éco-évolutives pouvaient notamment conduire à une spécialisation des ennemis sur l'un ou l'autre type d'habitat.

Mieux prendre en compte ces dynamiques pour y faire face pourrait permettre de concevoir des stratégies plus durables à long-terme pour le pilotage des services.

6.4 Références

- Alexandridis, N., Marion, G., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Ekroos, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Meyer, C., O'Rourke, M. E., Pontarp, M., Poveda, K., Seppelt, R., Smith, H. G., Martin, E. A., and Clough, Y. (2020). A review of models of natural pest control : toward predictions across agricultural landscapes. 174, 178, 184
- Bancal, M.-O., Robert, C., and Ney, B. (2007). Modelling Wheat Growth and Yield Losses from Late Epidemics of Foliar Diseases using Loss of Green Leaf Area per Layer and Pre-anthesis Reserves. *Annals of Botany*, 100(4) :777–789. 183
- Bartual, A. M., Sutter, L., Bocci, G., Moonen, A.-C., Cresswell, J., Entling, M., Giffard, B., Jacot, K., Jeanneret, P., Holland, J., Pfister, S., Pintér, O., Veromann, E., Winkler, K., and Albrecht, M. (2019). The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 279 :43–52. 6. 184, 186
- Berthet, E. T., Bretagnolle, V., Lavorel, S., Sabatier, R., Tichit, M., and Segrestin, B. (2019). Applying ecological knowledge to the innovative design of sustainable agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 56(1) :44–51. 191
- Bertrand, C., Burel, F., and Baudry, J. (2016). Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 31(2) :451–466. 5. 187
- Bertrand, C., Eckert, P. W., Ammann, L., Entling, M. H., Gobet, E., Herzog, F., Mestre, L., Tinner, W., and Albrecht, M. (2019). Seasonal shifts and complementary use of pollen

- sources by two bees, a lacewing and a ladybeetle species in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 183, 188
- Bianchi, F., Booij, C., and Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 273(1595) :1715–1727. 186
- Brewer, T. R. and Bonsall, M. B. (2021). Combining refuges with transgenic insect releases for the management of an insect pest with non-recessive resistance to Bt crops in agricultural landscapes. *Journal of Theoretical Biology*, 509 :110514. 192
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9) :922–932. 5. 178
- Chisholm, P. J., Gardiner, M. M., Moon, E. G., and Crowder, D. W. (2014). Tools and techniques for investigating impacts of habitat complexity on biological control. *Biological Control*, 75 :48–57. 4. 183
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H. G., Tschardtke, T., Andersson, G. K., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A. D. M., Bianchi, F. J., Boreux, V., Bretagnolle, V., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Cetkovic, A., Chacoff, N. P., Classen, A., Cusser, S., Silva e Silva, F. D. d., de Groot, G. A., Dudenhoffer, J. H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B. M., Garratt, M. P., Gratton, C., Hipolito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A. L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., Klatt, B. K., Klein, A., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Larsen, A. E., Lavigne, C., Leire, H., Maas, B., Nesper, M., Mallinger, R. E., Martinez, E., Martinez-Salinas, A., Meehan, T. D., Mitchell, M. G., Molina, G. A., Nilsson, L., O'Rourke, M., Peters, M. K., Plecas, M., Potts, S. G., Ramos, D. d. L., Rosenheim, J. A., Rundlof, M., Rusch, A., Saez, A., Scheper, J., Schluening, M., Schmack, J., Sciligo, A. R., Seymour, C., Stanley, D. A., Stewart, R., Stout, J. C., Sutter, L., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B. F., Westphal, C., Wilcox, B. K., Wratten, S. D., Yoshioka, A., Zaragoza, C., Zhang, W., Zou, Y., and Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10). 5. 178
- Delattre, T., Collard, B., and Lavigne, C. (2019). Keep your enemies closer : enhancing biological control through individual movement rules to retain natural enemies inside the field. *Web Ecology*, 19(1) :15–26. 5. 184
- Eeraerts, M. (2022). Increasing wild bee richness and abundance on sequentially flowering cultivars of a pollinator-dependent crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 325 :107745. 180, 183
- Egan, P. A., Dicks, L. V., Hokkanen, H. M., and Stenberg, J. A. (2020). Delivering Integrated Pest and Pollinator Management (IPPM). *Trends in Plant Science*, 25(6) :577–589. 189

- 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. *Ecology Letters*, 14(2) :101–112. 179
- Georgelin, E. and Loeuille, N. (2014). Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management. *Journal of Theoretical Biology*, 346 :67–74. 174
- Gervasi, D. D. L. and Schiestl, F. P. (2017). Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators. *Nature Communications*, 8(1) :14691. 192
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmannith, E., Rüger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø, R., Visser, U., and DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1-2) :115–126. 176
- Haan, N. L., Zhang, Y., and Landis, D. A. (2019). Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in Ecology & Evolution*, page S0169534719302824. 187
- Hass, A. L., Kormann, U. G., Tschardtke, T., Clough, Y., Baillod, A. B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., Bosch, J., Brotons, L., Burel, F., Georges, R., Giralt, D., Marcos-García, M., Ricarte, A., Siriwardena, G., and Batáry, P. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 285(1872) :20172242. 187
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tschardtke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., Iverson, A. L., Adler, L. S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G. M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E. W., Bommarco, R., Brewer, M. J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L. G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D. C., Chabert, A., Costamagna, A. C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C. F., Eckberg, J. O., Entling, M. H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F. J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Getachew, A., Gonthier, D. J., Goodell, P. B., Graziosi, I., Groves, R. L., Gurr, G. M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G. E., Herrmann, J. D., Huse, A. S., Inclán, D. J., Ingrao, A. J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G. A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J. M., Keasar, T., Kim, T. N., Kishinevsky, M., , D. A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D. K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A. M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H. M., Menozzi, P., Mitchell, M. G. E., Miyashita, T., Molina, G. A. R., Molina-Montenegro, M. A., O'Neal, M. E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S.,

- Nash, M., Östman, , Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D. J., Peterson, J. A., Petit, S., Philpott, S. M., Plantegenest, M., Plećaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S. G., Pywell, R. F., Ragsdale, D. W., Rand, T. A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N. P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F. S., Smith, H. G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M. B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L. J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K. T., Werling, B. P., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Woodcock, B. A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., and Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33) :E7863–E7870. 5 ? 174, 177, 178, 179
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Kremen, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B. F., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., and Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5) :584–599. 177
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M., Regetz, J., and Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10(4) :299–314. 190
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18 :1–12. 5. 185
- Macfadyen, S., Hopkinson, J., Parry, H., Neave, M., Bianchi, F., Zalucki, M., and Schellhorn, N. (2015). Early-season movement dynamics of phytophagous pest and natural enemies across a native vegetation-crop ecotone. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200 :110–118. 183, 187
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E. D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C. F., Dufnot, R., Entling, M. H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L. A., Hermann, J., Herzog, F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos,

- J., Tschardtke, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., and Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, page ele.13265. 6. 180, 181, 182, 184, 186, 187, 192
- Megan Woltz, J. and Landis, D. A. (2014). Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4) :341–349. 187
- Morandin, L. A., Long, R. F., and Kremen, C. (2016). Pest Control and Pollination Cost–Benefit Analysis of Hedgerow Restoration in a Simplified Agricultural Landscape. *Journal of Economic Entomology*, 109(3) :1020–1027. 186
- Ouyang, F., Su, W., Zhang, Y., Liu, X., Su, J., Zhang, Q., Men, X., Ju, Q., and Ge, F. (2020). Ecological control service of the predatory natural enemy and its maintaining mechanism in rotation-intercropping ecosystem via wheat-maize-cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301 :107024. 187
- Pan, H., Liu, B., Jaworski, C. C., Yang, L., Liu, Y., Desneux, N., Thomine, E., and Lu, Y. (2020). Effects of Aphid Density and Plant Taxa on Predatory Ladybeetle Abundance at Field and Landscape Scales. *Insects*, 11(10) :695. 180, 188
- Précigout, P.-A., Robert, C., and Claessen, D. (2020). Adaptation of Biotrophic Leaf Pathogens to Fertilization-Mediated Changes in Plant Traits : A Comparison of the Optimization Principle to Invasion Fitness. *Phytopathology*, 110(5) :1039–1048. 193
- Ramsden, M., Kendall, S., Ellis, S., and Berry, P. (2017). A review of economic thresholds for invertebrate pests in UK arable crops. *Crop Protection*, 96 :30–43. 5. 184
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A., and Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, 90 :148–156. 182, 186
- Redlich, S., Martin, E. A., and Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of Applied Ecology*. 187
- Rega, C., Bartual, A. M., Bocci, G., Sutter, L., Albrecht, M., Moonen, A.-C., Jeanneret, P., van der Werf, W., Pfister, S. C., Holland, J. M., and Paracchini, M. L. (2018). A pan-European model of landscape potential to support natural pest control services. *Ecological Indicators*, 90 :653–664. 189
- Robert, C., Bancal, M., Ney, B., and Lannou, C. (2005). Wheat leaf photosynthesis loss due to leaf rust, with respect to lesion development and leaf nitrogen status. *New Phytologist*, 165(1) :227–241. 183
- Robert, C., Colbach, N., Launay, M., Noûs, C., and Tixier, P. (2021). Simuler les processus écologiques dans les agrosystèmes diversifiés pour la transition agroécologique. 192
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., and Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2) :345–354. 4 BC. 187

- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M. M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharrntke, T., Weisser, W. W., Winqvist, C., Woltz, M., and Bommarco, R. (2016). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221 :198–204. 5. 186
- Sabatier, R., Meyer, K., Wiegand, K., and Clough, Y. (2013). Non-linear effects of pesticide application on biodiversity-driven ecosystem services and disservices in a cacao agroecosystem : A modeling study. *Basic and Applied Ecology*, 14(2) :115–125. 174
- Scheiner, C. and Martin, E. A. (2020). Spatiotemporal changes in landscape crop composition differently affect density and seasonal variability of pests, parasitoids and biological pest control in cabbage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301 :107051. 180
- Schellhorn, N. A., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Time will tell : resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9) :524–530. 5. 185, 188
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguët, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X. O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J. A., Ricarte, A., Marcos-Garcia, M., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tscharrntke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., and Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33) :16442–16447. 187
- Spiesman, B., Iuliano, B., and Gratton, C. (2020). Temporal Resource Continuity Increases Predator Abundance in a Metapopulation Model : Insights for Conservation and Biocontrol. *Land*, 9(12) :479. 188
- Stallman, H. R. (2011). Ecosystem services in agriculture : Determining suitability for provision by collective management. *Ecological Economics*, 71 :131–139. 191
- Tamburini, G., Bommarco, R., Kleijn, D., van der Putten, W. H., and Marini, L. (2019). Pollination contribution to crop yield is often context-dependent : A review of experimental evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 280 :16–23. 189
- Tamburini, G., Santoiemma, G., E. O’Rourke, M., Bommarco, R., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Karp, D. S., Kim, T. N., Martin, E. A., Petersen, M., and Marini, L. (2020). Species traits elucidate crop pest response to landscape composition : a global analysis. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 287(1937) :20202116. Publisher : Royal Society. 182
- Therond, O., Tichit, M., Tibi, A., Accatino, F., Biju-Duval, L., Bockstaller, C., Bohan, D., Bonaudo, T., Boval, M., Cahuzac, E., Casellas, E., Chauvel, B., Choler, P., Constantin, J., Cousin, I., Daroussin, J., David, M., Delacote, P., Derocles, S., Sousa, L. d., Domingues, J. P., Dross, C., Duru, M., Eugène, M., Fontaine, C., B, G., Geijzendorffer, I. R., Girardin, A., Graux, A.-I., Jouven, M., Langlois, B., Bas, C. L., Bissonnais, Y. L., Lelievre, V.,

- Lifran, R., Maigne, E., Martin, G., Märtin, R., Martin-Laurent, F., Martinet, V., Mclaughlin, O., Meillet, A., Mignolet, C., Mouchet, M., Nozieres-Petit, M.-O., Ostermann, O. P., Paracchini, M. L., Pellerin, S., Peyraud, J.-L., Michaut, S. P., Picaud, C., Plantureux, S., Poméon, T., Porcher, E., Puech, T., Puillet, L., Rambonilaza, T., Raynal, H., Resmond, R., Ripoche, D., Ruget, F., Rulleau, B., Rush, A., Salles, J.-M., Sauvart, D., Schott, C., and Tardieu, L. (2017). Volet "écosystèmes agricoles" de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques. report, INRA. 189
- Thomine, E., Rusch, A., Supplisson, C., Monticelli, L. S., Amiens-Desneux, E., Lavoit, A.-V., and Desneux, N. (2020). Highly diversified crop systems can promote the dispersal and foraging activity of the generalist predator *Harmonia axyridis*. *Entomologia Generalis*, 40(2) :133–145. 188
- Timberlake, T. P., Vaughan, I. P., and Memmott, J. (2019). Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, pages 1365–2664.13403. 5. 183
- Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E. A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T. D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J. A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T. C., Wratten, S., and Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*. 186
- 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? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166(Supplement C) :3–14. 185
- Vialatte, A., Barnaud, C., Blanco, J., Ouin, A., Choisis, J.-P., Andrieu, E., Sheeren, D., Ladet, S., Deconchat, M., Clément, F., Esquerré, D., and Sirami, C. (2019). A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*. 192
- Yang, L., Zeng, Y., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., and Lu, Y. (2018). Change in ladybeetle abundance and biological control of wheat aphids over time in agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 255 :102–110. 5. 186
- Zhang, W. and Swinton, S. M. (2009). Incorporating natural enemies in an economic threshold for dynamically optimal pest management. *Ecological Modelling*, 220(9-10) :1315–1324. 184
- Zhao, Z.-H., Hui, C., Ouyang, F., Liu, J.-H., Guan, X.-Q., He, D.-H., and Ge, F. (2013). Effects of inter-annual landscape change on interactions between cereal aphids and their natural enemies. *Basic and Applied Ecology*, 14(6) :472–479. 187

Conclusion

Les services de contrôle biologique des ravageurs et de pollinisation délivrés par les arthropodes sont deux services importants pour le rendement de nombreuses cultures. Il y a donc pour l'activité de production agricole, confrontée au défi de la transition agroécologique à mener, un enjeu de pilotage de ces services.

Nous avons au travers de cette thèse abordé plusieurs questions agroécologiques :

- Comment analyser et comprendre les relations entre la structure des paysages agricoles et la provision de ces deux services ?
- Quelles sont les relations, voire interactions, qu'ils entretiennent et en quoi cela peut-il modifier leurs réponses conjointes à la structure paysagère ?
- Que nous disent ces connaissances pour la conception de structures paysagères favorisant les deux services ?

Pour y répondre, nous avons eu une approche croisée entre analyse de la littérature et plusieurs démarches de modélisation. Cette approche nous a permis d'éclairer certains facteurs susceptibles d'expliquer en partie l'hétérogénéité issue des observations de terrain concernant les relations entre structure paysagère et réponses des services. Elle a également été utile pour réfléchir à des règles de conception paysagère, vis-à-vis en particulier des leviers de la proportion et de la configuration des habitats semi-naturels, ou encore de la configuration des cultures.

Nos résultats suggèrent qu'il pourrait y avoir un enjeu pratique important à envisager une perspective multi-services et leurs interactions lors de la conception de paysages agricoles pour piloter les services. La question de l'optimisation en uni-service apparaît en effet bien éloignée de celle en multi-services, en particulier lorsque les interactions entre services sont prises en compte.

Du point de vue des démarches de modélisation, nos résultats montrent l'intérêt d'une démarche intégrée, où les interactions interspécifiques sous-jacentes de plusieurs services sont considérées simultanément dans un réseau dynamique. Cela pose la question de la nature des modèles utiles à appuyer une réflexion et une démarche agrécologique, qui nécessite de saisir la complexité de la biodiversité et de son fonctionnement.

Sur les plans biologiques et écologiques, nos modèles pourraient bénéficier de nombreux raffinements, pour tenir mieux compte de la complexité fonctionnelle des paysages agricoles, de la diversité des traits d'histoire de vie des auxiliaires, ainsi que des traits fonctionnels déterminant les conséquences des interactions interspécifiques à la source des services.

Néanmoins, nous espérons qu'ils puissent déjà être utiles y compris pour l'action, par exemple comme support des praticiens pour appuyer des réflexions ou des démarches de reconception des paysages agricoles, compatibles avec la transition agroécologique.

Annexes

A.1 Documents annexes

Les codes Netlogo et R des différents modèles sont disponibles sur demande.

A.2 Figures annexes

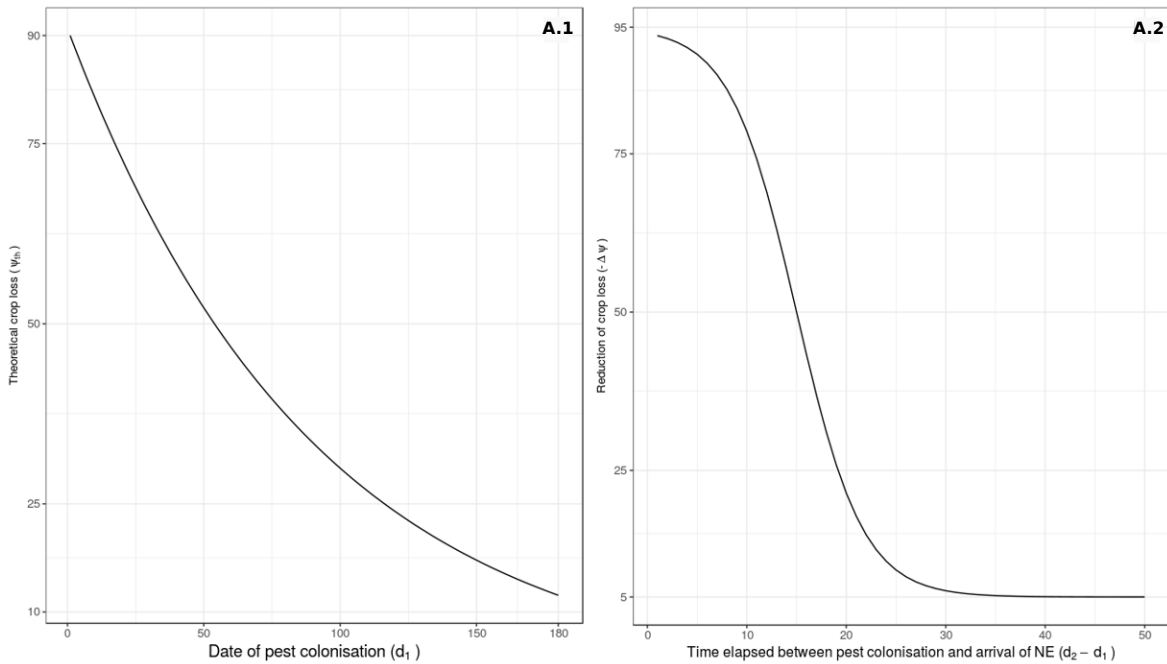


FIGURE A.1 – Figure S1A and S1B depict respectively the relationships on a crop cell between the pest colonisation date (d_1) and the theoretical crop loss (Ψ_{th}), and between the time elapsed between the pest colonisation date and the arrival date of NE ($d_2 - d_1$) and the reduction of crop loss ($-\Delta * \Psi$) by NE. These two relationships make possible to compute the crop yield on every crop cell, according to the two events, the pest colonisation and the arrival of NE.

Titre : Favoriser les services de contrôle biologique et de pollinisation dans les paysages agricoles : une modélisation agro-écologique.

Mots clés : contrôle biologique, pollinisation, services écosystémiques, paysages agricoles, modélisation

Résumé : La pollinisation et le contrôle biologique sont deux services délivrés par la biodiversité jouant un rôle majeur dans la production agricole. Un pilotage de ces derniers, au travers de stratégies basées sur la structure des paysages agricoles, semble envisageable. Il demeure néanmoins de nombreuses inconnues quant aux relations entre ces structures et les réponses des services. Ces derniers sont de plus considérés le plus souvent isolément, sans perspective multi-services. Notre approche dans cette thèse a consisté à réaliser une revue de la littérature pour analyser les différentes relations que les deux services du contrôle biologique et de la pollinisation sont susceptibles d'entretenir. Nous avons ensuite eu une approche de modélisation mécaniste, pour comprendre la

réponse du service de contrôle biologique à la structure du paysage, en particulier au travers de la proportion d'habitats semi-naturels et la configuration des cultures. Dans un dernier modèle, nous avons envisagé la réponse conjointe des deux services à la structure paysagère, en tenant compte des relations entre ces deux services, identifiées dans le premier chapitre. Ces deux approches nous ont permis d'interroger le rôle de différents facteurs d'influence de la relation structure paysagère-réponses des services, de discuter des règles de conception des paysages favorables conjointement aux deux services, ainsi que de l'apport de modèles tenant compte de la complexité des interactions dans les agroécosystèmes.

Title : Managing biological control and pollination services in agricultural landscapes : an agroecological modelling approach

Keywords : biological control, pollination, ecosystem services, agricultural landscapes, modelling

Abstract : Pollination and biological control are two services provided by biodiversity that play a major role in agricultural production. It seems possible to manage them through strategies based on the structure of agricultural landscapes. However, there are still many unknowns regarding the relationships between these structures and the responses of the services. Moreover, the latter are often considered in isolation, without a multi-service perspective. Our approach in this thesis was to conduct a literature review to analyse the different relationships that the two services of biological control and pollination may sustain. We then used a mechanistic modelling approach to understand the response of the biological control ser-

vice to landscape structure, in particular through the proportion of semi-natural habitats and crop configuration. In a final model, we considered the joint response of the two services to landscape structure, taking into account the relationships between these two services identified in the first chapter. These two approaches allowed us to question the role of different factors influencing the relationship between the landscape structure and the response of the two services, to discuss the rules for designing landscapes that are favourable to both services, and to consider the contribution of models that take into account the complexity of interactions in agroecosystems.