



HAL
open science

Impact de l'arrangement spatial des cultures associées sur la distribution des ressources trophiques pour les parasitoïdes et le contrôle biologique des pucerons

Louise Lérault

► **To cite this version:**

Louise Lérault. Impact de l'arrangement spatial des cultures associées sur la distribution des ressources trophiques pour les parasitoïdes et le contrôle biologique des pucerons. Sciences agricoles. Agrocampus Ouest; Universidad de Talca, 2022. Français. NNT : 2022NSARA090 . tel-03948858

HAL Id: tel-03948858

<https://theses.hal.science/tel-03948858v1>

Submitted on 20 Jan 2023

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

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

THESE DE DOCTORAT DE

L'Institut Agro Rennes-Angers

et

La Universidad de Talca

ÉCOLE DOCTORALE N° 600

École doctorale *Écologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation*

Spécialité : *Écologie & Évolution*

Par

Louise LÉRAULT

Impact de l'arrangement spatial des cultures associées sur la distribution des ressources trophiques pour les parasitoïdes et le contrôle biologique des pucerons

Thèse présentée et soutenue à Angers, le vendredi 24 juin 2022

N° 2022-12 A-90

Unités de recherche : UMR 1349 IGEPP - Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes

Rapporteurs avant soutenance :

Marlène GOUBAULT
Jean-Noël AUBERTOT

Professeure, Université de Tours
Directeur de recherche, INRAE

Composition du Jury :

Présidente : Anne LE RALEC
Examineurs : Marlène GOUBAULT
Jean-Noël AUBERTOT
Mauricio GONZÁLEZ CHANG
Aude VIALATTE
Direction : Manuel PLANTEGENEST
Blas LAVANDERO
Bruno JALOUX

Professeure, l'Institut Agro Rennes-Angers / *Référente établissement*
Professeure, Université de Tours / *Rapporteuse*
Directeur de recherche, INRAE / *Rapporteur*
Professeur Assistant, Universidad Austral de Chile / *Examineur*
Directrice de recherche, INRAE / *Examinatrice*
Professeur, l'Institut Agro Rennes-Angers / *Directeur*
Professeur, Universidad de Talca / *Co-directeur*
Maître de conférences, l'Institut Agro Rennes Angers / *Co-encadrant*



Association blé – féverole, disposition spatiale en bandes ©Lérault, 2021



Libération de nectar extrafloral par la féverole, *Vicia faba* L.,
©Lérault, 2019



Pucerons verts du pois, *Acystosiphon pisum* (Harris),
observés à la loupe binoculaire ©Lérault, 2018



TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GENERALE	7
1. Les ressources trophiques : distribution, hétérogénéité et exploitation par les organismes	7
2. Distribution des ressources trophiques et leur exploitation par les parasitoïdes	14
3. La distribution des ressources trophiques des parasitoïdes dans les cultures associées et le contrôle biologique des pucerons	25
4. Objectifs de la thèse	35
CHAPITRE 1 Article 1 – Habitudes alimentaires d'un parasitoïde de pucerons : influence de la distance entre hôtes et nectar	41
CHAPITRE 2 Article 2 – Apport d'hôtes alternatifs et de nectar aux parasitoïdes dans un verger de pruniers pour la détermination de l'effet et de la portée spatiale de la complémentarité des ressources sur le contrôle biologique des pucerons	77
CHAPITRE 3 Article 3 – Impact de l'arrangement spatial de l'association blé-féverole sur la distribution des ressources trophiques des parasitoïdes : conséquences sur le contrôle biologique des pucerons	99
DISCUSSION GENERALE	141
1. Influence de la disponibilité des ressources complémentaires sur les comportements alimentaires des parasitoïdes	142
2. Caractère limitant des ressources glucidiques dans l'environnement des parasitoïdes	143
3. Influence de la distance entre les ressources trophiques sur les stratégies d'exploitation des parasitoïdes	145
4. Complémentarité de l'apport en hôtes alternatifs et en nectar	148
5. Conséquences et perspectives pour les systèmes agroécologiques	149
6. Conclusion	152
BIBLIOGRAPHIE	153
ANNEXES	174
Liste des contributions scientifiques	174
Remerciements/Acknowledgements/Agradecimientos	176

INTRODUCTION GENERALE

1. Les ressources trophiques : distribution, hétérogénéité et exploitation par les organismes

Tous les organismes ont besoin de ressources pour assurer leurs fonctions biologiques, qu'il s'agisse de leur développement, de leur survie ou de leur reproduction [Van Langevelde & Prins 2008]. Ces ressources peuvent être liées au territoire, comme les abris contre les prédateurs ou les sites de reproduction [Bell 1990a]. Par exemple, un rongeur a généralement besoin d'un nid où se réfugier pour se protéger de prédateurs qui partagent son habitat naturel ou d'événements climatiques comme des incendies, ainsi que pour y élever sa progéniture [Banks et al. 2011 ; Milstead et al. 2007]. Les ressources sont aussi d'ordre nutritionnel et consistent en éléments chimiques et leurs dérivés (i.e. des substances) nécessaires à la réalisation de leur métabolisme et qui sont consommés, comme l'eau, le potassium, les protéines, les lipides, les acides aminés, les glucides, et ce sous toutes leurs formes. Ces substances consommées constituent la catégorie des ressources trophiques, plus communément appelée nourriture des organismes.

Certaines ressources trophiques sont continûment présentes dans l'environnement des organismes, et définissent leur milieu de vie : c'est le cas du dioxygène gazeux de l'atmosphère pour les organismes terrestres, ou de l'eau liquide pour les organismes aquatiques, ou encore des deux pour les organismes changeant de milieu de vie durant leur développement [Ricklefs & Miller 2000]. Cependant, la plupart des ressources trophiques sont distribuées de manière discrète et présentent des patrons de distribution spatio-temporelle particuliers : les organismes doivent les découvrir et les exploiter dans leur environnement [Van Langevelde & Prins 2008].

1.1. Les ressources trophiques des organismes : types de ressources et variation spatio-temporelle

Les êtres vivants dépendent des ressources trophiques présentes dans leur environnement. Un type de ressource trophique donné peut exister sous différentes formes, ce qui peut avoir pour effet d'en accroître la quantité ou la période de disponibilité. Lorsque certaines ressources sont disponibles sous des formes alternatives, on parle de ressources supplémentaires ou substituables. Pour un écureuil roux (*Sciurus vulgaris* L. [Sciuridae]), manger une noix ou une noisette lui permet d'acquérir des lipides : ce sont des ressources supplémentaires [Krauze-Gryz & Gryz 2015]. Cependant, les ressources trophiques n'apportent généralement pas la totalité des nutriments nécessaires à la réalisation de l'ensemble des fonctions biologiques des organismes. Ceux-ci doivent alors en consommer de différents types pour couvrir tous leurs besoins. Ces ressources sont dites complémentaires ou non substituables. L'écureuil roux a besoin de manger des noix pour leur contenu en lipides, mais il doit également trouver des points d'eau pour s'abreuver : l'eau et les noix sont des ressources complémentaires, l'une ne pouvant se substituer à l'autre [Dunning et al. 1992 ; Brooker Klugh 1927].

Les distributions spatiale et temporelle de la plupart des ressources trophiques varient [Van Langevelde & Prins 2008]. À l'échelle de la durée de vie d'un organisme, la variation temporelle dans la disponibilité des ressources trophiques est majoritairement liée aux changements dans les

conditions climatiques, dont la plupart découlent des variations saisonnières de son environnement. Certaines ressources ne sont disponibles qu'une partie de l'année, notamment en climat tempéré. Par exemple, l'alimentation des mésanges charbonnières (*Parus major* L. [Paridae]) varie considérablement entre l'été, période au cours de laquelle leur régime est composé majoritairement de chenilles et d'autres insectes, et l'hiver, pendant lequel elles mangent principalement des graines [Isaksson et al. 2015 ; Palokangas & Vihko 1972]. Certaines ressources sont pulsées, c'est-à-dire qu'elles sont présentes en grande quantité mais durant une courte période. C'est le cas des saumons migrateurs consommés par les ours uniquement lors du retour des poissons vers leur lieu de naissance : cette prédation permet aux ours d'accumuler une grande quantité de graisse pour survivre à l'hiver [Quinn et al. 2017].

En plus de sa variation temporelle, la distribution des ressources trophiques peut être grandement variable dans l'espace et à différentes échelles. La diversité et l'abondance des ressources varient d'un habitat à un autre. Par exemple, une population de chimpanzés de la région de Bossou, en Guinée, dispose de bien plus de diversité d'espèces d'arbres fruitiers sur lesquels ils se nourrissent dans une forêt primaire que dans une plantation de caféiers, alors que ces deux habitats sont spatialement proches et alternent régulièrement dans cette région [Bryson-Morrison et al. 2016]. La ségrégation spatiale des ressources est donc directement liée aux caractéristiques particulières des différents habitats fréquentés par un organisme donné (ou micro-habitats, selon la taille de l'organisme considéré).

L'efficacité de l'exploitation des ressources trophiques présentes dans les différents habitats fréquentés conditionne fortement la quantité de substances qu'un individu peut allouer à sa survie, à sa reproduction et à sa dispersion, qui déterminent le succès reproducteur, ou valeur sélective, ou *fitness*, de l'individu [Hunt & Hodgson 2010 ; Van Langevelde & Prins 2008]. La sélection naturelle façonne les comportements et la biologie des organismes pour accroître l'efficacité d'exploitation des ressources trophiques. Parmi ces adaptations, on peut observer des modifications du régime alimentaire selon le stade de vie ou la saison (exemple de la mésange charbonnière entre l'été et l'hiver), ou la capacité à s'alimenter sur plusieurs formes substituables d'une même ressource (exemple des noix ou noisettes pour l'écureuil roux).

La capacité d'un organisme à exploiter les ressources d'un habitat peut ne pas suffire pour satisfaire l'ensemble de ses besoins : cet organisme peut alors être amené à exploiter plusieurs habitats différents. En effet, lorsqu'elle ne permet pas d'adaptation *in situ*, la variation temporelle et spatiale des ressources conduit un grand nombre d'organismes à des mouvements, d'ampleur variable, que ce soit à petite échelle d'une zone à une autre adjacente, un mouvement quotidien entre la nourriture et le refuge, ou encore une migration saisonnière [Prins & Van Langevelde 2008]. Cette dernière peut aller jusqu'à 180 km pour des criquets migrateurs *Locusta migratoria* L. [Orthoptera : Acrididae], ou encore jusqu'à plus de mille kilomètres pour certaines espèces de colibris [Trochilidae], dans le but de trouver la nourriture la plus appropriée [Prins & Van Langevelde 2008 ; Rappole & Schuchmann 2003 ; Dunning et al. 1992 ; Rankin & Burchsted 1992 ; Davey 1956].

La distribution spatio-temporelle hétérogène des ressources est une caractéristique majeure de l'environnement pour de nombreux organismes à laquelle ils répondent notamment en ajustant leur régime alimentaire ou leurs stratégies de déplacement. Cependant, se déplacer a un coût.

1.2. Stratégies d'exploitation des ressources par les organismes et 'optimal foraging'

Les organismes doivent s'adapter à la disponibilité en ressources et à sa variation dans le temps et l'espace. Par exemple, un herbivore est dépendant des ressources que lui fournissent les pâtures. À mesure que les pâtures sont consommées, l'herbivore doit se déplacer pour en trouver d'autres, parfois sur de très longues distances, ce qui lui fait dépenser de l'énergie [Prins & Van Langevelde 2008 ; Bailey et al. 1996]. Au coût direct résultant de la dépense énergétique et en temps qu'occasionne tout déplacement, s'ajoutent de nombreux autres coûts indirects : risque de mortalité lié à la prédation, à la compétition territoriale, à la rencontre de conditions climatiques défavorables, à l'échec dans la recherche de nouvelles ressources avant l'épuisement total de son stock énergétique [Hopcraft et al. 2010 ; Senft et al. 1987]. Des facteurs anthropiques agissent sur ces risques engendrés par les mouvements et peut en accentuer l'ampleur, avec notamment la fragmentation du paysage et le dérèglement climatique [Hopcraft et al. 2010 ; Saunders et al. 1991]. Selon ses connaissances et sa mémorisation de la répartition spatiale des zones de pâturage, l'herbivore peut optimiser sa dépense énergétique, et limiter le coût qu'implique son déplacement [Pyke 2015 ; Bailey & Provenza 2008 ; Niv et al. 2002]. Il en va de même avec la recherche de points d'eau.

Le compromis entre acquisition des ressources et coûts liés à leur accès que doivent assumer les organismes pour exploiter des ressources soumises à une ségrégation spatiale et/ou temporelle exerce une pression de sélection sur les stratégies d'approvisionnement. Par ailleurs, ils doivent établir un équilibre entre allouer les ressources dont ils disposent à l'exploitation des ressources alimentaires et les allouer aux autres fonctions biologiques telles que la reproduction, la recherche ou construction d'un abri, la migration, etc. Par exemple, l'acquisition des ressources trophiques et leur investissement dans la fonction reproductive peuvent être séquentiels ou simultanés en lien avec leur capacité à stocker des réserves : les « capital breeders » investissent dans la reproduction le stock d'énergie qu'ils ont accumulé auparavant, à l'inverse des « income breeders » qui investissent dans la reproduction les ressources au fur et à mesure de leur prélèvement dans l'environnement [Stephens et al. 2009 ; Houston et al. 2007]. Dans un contexte d'insécurité des ressources, dont la disponibilité est hautement variable, la stratégie des « capital breeders » est la plus adéquate pour assurer la reproduction [Jönsson 1997].

Les stratégies d'exploitation peuvent dépendre de caractéristiques physiologiques. De nombreux exemples d'adaptations physiologiques permettant d'accroître l'efficacité d'exploitation des ressources trophiques ont été mis en évidence : par exemple, l'architecture du système racinaire des plantes s'adapte à la disponibilité en eau et en éléments du sol [White et al. 2013]. C'est pourquoi les racines de certaines espèces s'étendent principalement sur la partie superficielle du sol et portent de longs poils afin de mieux exploiter la ressource en phosphore qui y est plus riche qu'en profondeur [White et al. 2013 ; Lynch & Brown 2001]. L'adaptation aux variations dans la disponibilité des ressources trophiques peut être physiologique mais les stratégies d'approvisionnement ont aussi évolué à travers des adaptations comportementales, qui peuvent être fixées génétiquement ou bien présenter une forte plasticité. Une population de grands dauphins (*Tursiops truncatus* (Montagu) [Delphinidae]) vivant dans les eaux peu profondes de la Baie de Floride, aux Etats-Unis, a développé un comportement d'approvisionnement de groupe observé nulle part ailleurs jusque très récemment, le « Mud Ring Feeding » : l'un des individus d'un petit groupe trace un cercle en tapant le sol avec sa queue pour brouiller l'eau, ce qui déclenche la fuite des proies (en l'occurrence des mulots) par des sauts aériens : les dauphins n'ont alors qu'à ouvrir la gueule pour attraper les poissons [Ramos et al. 2022 ; Torres & Read 2009].

L'interprétation des stratégies d'exploitation en termes de réponses adaptatives a été formalisée dans le cadre conceptuel de la théorie de l'approvisionnement optimal (*optimal foraging theory*). Initialement établie sur la relation proie-prédateur puis élargie à l'ensemble des complexes nourriture-consommateur, cette théorie stipule que les organismes présentant les phénotypes d'exploitation des ressources les plus efficaces possèdent un taux de reproduction plus élevé que les autres et qu'ils sont par conséquent favorisés par la sélection naturelle [Schoener 1987 ; Rapport 1980 ; Pyke et al. 1977 ; Pianka 1976 ; Mac Arthur & Pianka 1966 ; Emlen 1966]. Cette théorie attribue à toute activité un coût et un gain en énergie et en temps [Rapport 1980]. Les modèles issus de cette théorie permettent de prédire les décisions d'exploitation des ressources par les organismes qui maximisent le bilan coût/bénéfice [Hengeveld et al. 2009]. Dans le cas d'exploitation de ressources supplémentaires, pour des coûts identiques, un organisme a tout intérêt à exploiter la ressource qui lui apporte le plus de gain par unité de temps [Hengeveld et al. 2009 ; Pyke et al. 1977]. Dans le cas où un organisme a besoin d'exploiter plusieurs types de ressources, ce qui est le cas pour la grande majorité des êtres vivants (ressources complémentaires), il devra exploiter les différentes ressources en choisissant la combinaison qui maximise son succès reproducteur (Figure 1) [Rapport 1980].

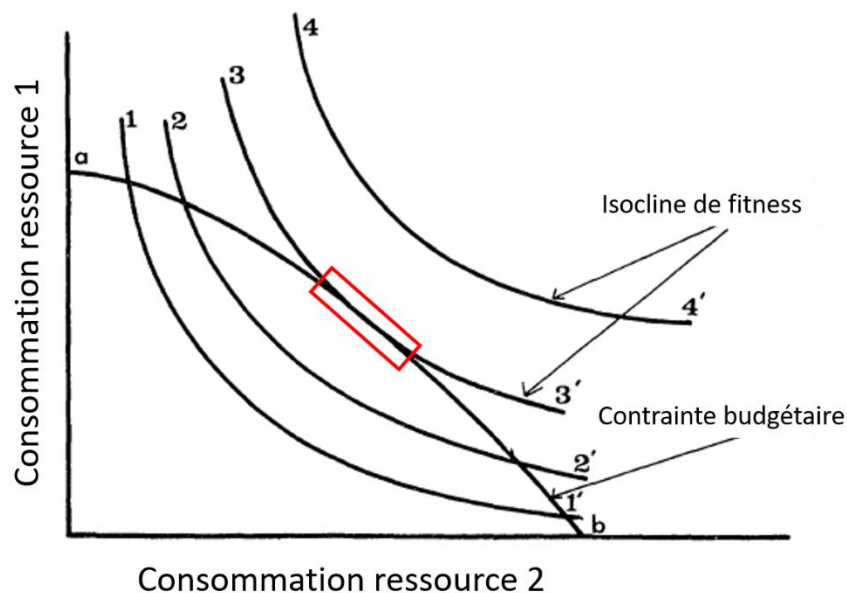


Figure 1. Détermination de l'exploitation optimale de deux ressources 1 et 2 par un organisme. Le régime optimal que l'organisme devrait adopter pour équilibrer sa prise de ressources est déterminé par la tangente (encadrée en rouge) entre la contrainte liée au coût d'exploitation (contrainte budgétaire a-b) et la plus haute isocline de fitness réalisable par l'organisme (le meilleur gain possible, ici en l'occurrence 3-3') [Figure adaptée depuis Rapport 1980].

La théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging Theory*, OFT) fournit un cadre conceptuel permettant d'analyser l'influence des caractéristiques des ressources trophiques présentes dans l'environnement des organismes, et notamment leurs diversité, abondance, qualité et distribution spatiale sur les stratégies d'exploitation des organismes.

1.3. Effet de la diversité, de l'abondance et de la distribution spatiale des ressources sur les comportements d'exploitation et les traits d'histoire de vie des organismes

L'exploitation des ressources est essentielle à la réalisation des fonctions biologiques des organismes. La matière et l'énergie prélevées dans l'environnement sous diverses formes sont allouées aux différents traits d'histoire de vie des organismes qui déterminent leur succès reproducteur comme la survie de l'individu, sa croissance et sa reproduction [Boggs 1992]. La théorie de l'approvisionnement optimal s'intéresse notamment à l'influence de plusieurs paramètres inhérents aux habitats, plus précisément aux différentes ressources trophiques qui les constituent : leur diversité, leur abondance, leur qualité et leur distribution relative [Marcarelli et al. 2011 ; Rainho & Palmeirim 2011 ; Hengeveld et al. 2009].

Un organisme a généralement besoin d'exploiter plusieurs types de ressources complémentaires [Hengeveld et al. 2009]. Dans un milieu, une diversité de ressources élevée se traduit par un nombre de combinaisons d'exploitation possibles élevé, et donc une combinaison optimale probablement plus intéressante que pour une diversité plus faible. À densité égale en ressources, il est donc théoriquement plus avantageux pour un individu d'exploiter des habitats dont la diversité en ressources est la plus élevée plutôt que des habitats uniformes [Jha et al. 2013 ; Prins & Van Langevelde 2008 ; Siemann et al. 1998]. Cette idée s'applique à l'individu comme à une population ou à une communauté. Si l'on considère par exemple une communauté dans un habitat de type prairie, la richesse spécifique des plantes est étroitement liée au nombre d'espèces d'insectes pollinisateurs qui s'y trouvent : une prairie riche est plus attractive en termes de ressources florales exploitables, et donne toutes les chances à des insectes pollinisateurs de trouver les ressources florales qui leur conviennent le mieux [Fründ et al. 2010 ; Ebeling et al. 2008 ; Steffan-Dewenter & Tscharntke 2001]. À l'inverse, l'effet de la diminution de la diversité spécifique des plantes liée à l'intensification des cultures agricoles à l'échelle des paysages s'est avéré avoir un effet fortement négatif sur la survie des populations de pollinisateurs, en particulier les populations de bourdons et d'abeilles [Sutter et al. 2017 ; Biesmeijer et al. 2006]. Cependant, la plasticité comportementale a un coût, notamment dans le cas d'organismes dits généralistes exploitant plusieurs ressources supplémentaires. Ainsi, lorsque la diversité d'un milieu est faible, la plasticité dans l'exploitation des ressources s'avère peu rentable, et une stratégie d'exploitation spécifique innée est alors plus avantageuse, car les organismes spécifiques à une ressource ont une plus grande efficacité d'exploitation de la ressource, comparés aux généralistes [Murren et al. 2015 ; Callahan et al. 2008 ; Ma & Levin 2006]. Une stratégie généraliste, devrait être sélectionnée lorsque le coût de la plasticité devient inférieur au coût d'accès à une ressource particulière, par exemple quand elle devient difficile à localiser du fait de la variabilité spatio-temporelle des ressources [Ma & Levin 2006].

La qualité d'une ressource peut se définir comme sa capacité à apporter un gain énergétique élevé à un organisme par rapport à une autre ressource substituable, autrement dit sa composition. Au sens large, sa qualité dépend également de ses propriétés en termes de disponibilité, de détectabilité, d'accessibilité et de risque associé à son exploitation [Wäckers 2005 ; Mysterud et al. 1999]. Ce caractère multidimensionnel rend généralement impossible de quantifier la qualité d'une ressource, mais il est souvent possible de classer les différentes ressources exploitables par un organisme selon leur qualité [Marcarelli et al. 2011]. Par exemple, les abeilles domestiques [*Apis mellifera* L. [Hymenoptera : Apidae] consomment du nectar floral et du pollen. La qualité du nectar floral est définie par sa composition glucidique, sa concentration en sucres et le volume mis à disposition par la fleur, même si les autres composants du nectar, notamment des acides aminés, sont également utilisés par les abeilles [Vaudo et al. 2015 ; Nicolson et al. 2007]. Ainsi, un nectar

floral de meilleure qualité est un nectar qui apporte plus de bénéfices sur les traits d'histoire de vie de l'abeille (ou de sa colonie) qu'un autre : ce nectar aura tendance à être privilégié par l'abeille [Vaudo et al. 2015]. La qualité d'une ressource peut influencer le comportement d'approvisionnement d'un organisme, en augmentant par exemple le temps alloué à sa recherche, ou à son exploitation (retardant ainsi le départ de l'organisme de la zone d'approvisionnement). Par exemple, le blob *Physarum polycephalum* Schwein [Physaraceae] est un myxomycète unicellulaire dont le plasmode passe plus de temps à exploiter un disque alimentaire lorsque la qualité de celui-ci est supérieure à celle des autres qui lui sont présentés [Latty & Beekman 2009].

Outre la qualité des ressources qu'il contient, la valeur d'un habitat pour un organisme particulier est caractérisée par leur quantité. L'abondance (i.e. la densité) des ressources présentes dans un habitat détermine sa capacité à satisfaire les besoins (i.e. satiété) des organismes qui les consomment, et donc la capacité de charge (nombre d'individus qu'il peut héberger) de l'habitat dans lequel elles se trouvent [Prins & Van Langevelde 2008]. Une densité de ressources élevée permet la coexistence entre plusieurs individus d'une même espèce ou d'espèces partageant les mêmes ressources. Une densité plus faible génère de la compétition [Tschapka 2004]. Cette densité a donc une influence considérable sur le comportement d'exploitation des ressources des organismes et sur leurs interactions. Si l'une des ressources essentielles à la fitness d'un organisme est absente ou s'épuise dans un environnement donné, cet organisme ne pourra pas s'y établir dans le premier cas ou y rester dans le second [Van Rijn et al. 2005 ; Tilman 1980]. Si une ressource est limitante, les traits d'histoire de vie d'un individu, notamment sa longévité et sa capacité à se reproduire, en sont affectés. De même que pour sa qualité, l'abondance d'une ressource influence la durée que passe un organisme à exploiter la zone où elle se trouve ainsi que la nécessité, lorsque la ressource s'épuise, d'en trouver une nouvelle [Van Rijn et al. 2005 ; Stewart et al. 2002]. La disponibilité d'une ressource trophique peut notamment affecter les habitudes alimentaires d'un individu : lorsque la nourriture est abondante, un organisme peut interrompre sa prise de nourriture pour remplir une autre de ses fonctions biologiques, par exemple la recherche d'un partenaire. En revanche, lorsqu'une ressource est limitante, un organisme doit s'efforcer de saturer sa capacité de stockage énergétique dès ses premières prises alimentaires afin de mettre toutes les chances du côté de sa survie et d'avoir assez d'énergie pour passer à nouveau du temps à rechercher et à exploiter une nouvelle ressource trophique. Sa fréquence alimentaire et sa valeur reproductive sont donc affectées par la densité de ressources [Ferrari & Weber 1995 ; Boggs 1992].

Un organisme a le plus souvent besoin d'exploiter plusieurs ressources complémentaires, notamment plusieurs ressources trophiques, pour satisfaire l'intégralité de ses besoins nutritifs [Hengeveld et al. 2009 ; Rapport 1980]. En conséquence, la distance entre ces différentes ressources influence fortement son comportement d'exploitation [Rainho & Palmeirim 2011 ; Bailey & Provenza 2008]. Cette distance dépend du degré d'hétérogénéité spatiale de la distribution des ressources. La recherche de ressources, tout comme leur exploitation, demande du temps et de l'énergie. Plus la distance entre deux ressources essentielles est grande, plus le temps passé à rechercher chacune d'elle et à se déplacer entre les zones abritant les ressources est important. D'autre part, un organisme peut tout à fait être capable de se déplacer sur une longue distance (par rapport à sa taille), sans pour autant parcourir cette distance habituellement lors de sa recherche et de son exploitation de ressources, comme c'est le cas de plusieurs espèces d'abeilles [Zurbuchen et al. 2010 ; Lavandero et al. 2005 ; Gathmann & Tschardt 2002 ; Schoener 1979]. Les organismes tiennent compte des risques de mortalité liés à tout déplacement (voir 1.1.) [Prins & Van Langevelde 2008]. La distance entre les ressources trophiques est à mettre en relation avec leur diversité, leur qualité et leur abondance pour comprendre les comportements d'exploitation des organismes. Certains organismes réduisent la contrainte liée au déplacement par des adaptations

physiologiques : c'est le cas d'espèces d'ongulés vivant dans des milieux arides comme les gazelles de Grant *Nanger granti* (Brooke) [Bovidae] qui ont développé des adaptations à la difficulté d'accès à l'eau. En effet, elles assimilent l'eau dans les plantes qu'elles ingèrent et en limitent les pertes, notamment par une urine concentrée et des selles sèches [Kihwele et al. 2020]. Elles sont ainsi uniquement dépendantes de la qualité et de l'abondance des pâtures, pas de leur distance au point d'eau. Mais la plupart des espèces, comme par exemple le zèbre des plaines *Equus quagga* Boddaert [Equidae], ne possèdent pas d'adaptations physiologiques aussi performantes, et sont hautement dépendantes de la localisation de leurs ressources comme des points d'eau. Les zèbres, ne pouvant vivre continûment à proximité des points d'eau du fait de leur vulnérabilité face aux prédateurs et de leur besoin en plantes, sont soumis à des déplacements réguliers, mais à une distance maximale de la source d'eau au-delà de laquelle ils ne s'éloignent pas tant que celle-ci est disponible [Kihwele et al. 2020 ; Bailey & Provenza 2008]. Ces espèces sont donc soumises à la ségrégation spatiale de leurs ressources et doivent trouver un compromis entre distanciation, qualité, abondance et diversité des ressources pour s'alimenter.

Dans les milieux arides, l'action anthropique liée au changement climatique, à l'élevage d'espèces domestiques et aux pratiques agricoles (les deux dernières étant très consommatrices d'eau) génère une réduction des eaux de surface et des pâturages, ressources habituellement exploitées par les espèces sauvages, qui sont contraintes d'augmenter leur déplacement parfois sur de longues distances [Kihwele et al. 2020 ; Hopcraft et al. 2010]. Ce genre de phénomène se retrouve dans d'autres milieux : le remplacement, la réduction ou la monopolisation de certaines ressources par l'action anthropique soumettent les espèces à des pressions naturelles accrues, et les organismes n'ont parfois pas le temps de s'adapter. On assiste alors à des déclin des populations et à des extinctions d'espèces des organismes n'ayant pas pu adapter leur comportement d'exploitation des ressources [Ferrer & Negro 2004 ; Kerr & Currie 1995].

“From the least to the greatest in the zoological progression, the stomach sways the world; the data supplied by food are chief among all the documents in life” [Fabre 1913 in O'Brien et al. 1990]. La diversité, la densité et la distribution spatiale des ressources trophiques déterminent les comportements d'exploitation des organismes au sein de leur environnement qui ne peuvent être compris sans considérer ces caractéristiques. Cette constatation générale peut se décliner en plusieurs questions de recherches spécifiques et notamment :

Comment la disponibilité des différentes ressources complémentaires et leur distance relative affectent-elles les comportements d'exploitation des organismes ?

Quelles en sont les conséquences en termes de mouvement, de densité locale des populations et de succès reproducteur sur les individus ?

Quel est l'impact de l'action anthropique, notamment à travers les pratiques agricoles, sur la distribution spatiale des ressources trophiques dans l'environnement, et comment limiter les conséquences non intentionnelles de cette action sur la biodiversité naturelle ?

Comment mobiliser les connaissances acquises sur les comportements d'exploitation de ressources des organismes pour gérer l'environnement de manière à accroître les services écosystémiques rendus par la biodiversité ?

2. Distribution des ressources trophiques et leur exploitation par les parasitoïdes

Le succès reproducteur des organismes dépend fortement de leur capacité à exploiter efficacement des ressources particulières, dispersées dans l'environnement, dans un temps limité. Leurs stratégies d'exploitation subissent alors une forte pression de sélection, pouvant aboutir à des solutions très élaborées. Parmi ces organismes, les parasitoïdes occupent une place particulière [Godfray 1994 ; Van Alphen & Vet 1986].

2.1. Les hyménoptères parasitoïdes : un modèle pour l'étude des comportements d'exploitation des ressources trophiques

Un parasitoïde est un organisme qui accomplit son développement sur ou dans un autre organisme (individuel), qualifié d'hôte, duquel il tire sa nourriture au stade larvaire (Figure 2) [Godfray 1994]. Les parasitoïdes ont un mode de vie intermédiaire entre la prédation et le parasitisme. Ils se distinguent des prédateurs par le fait qu'ils ne consomment qu'une proie durant leur vie, et des parasites par leur développement qui conduit systématiquement à la mort de l'hôte [Godfray 1994 ; Eggleton & Gaston 1990]. Taxonomiquement, les parasitoïdes sont des insectes holométaboles, la plupart appartenant aux ordres des Hyménoptères et des Diptères [Eggleton & Bershaw 1993].

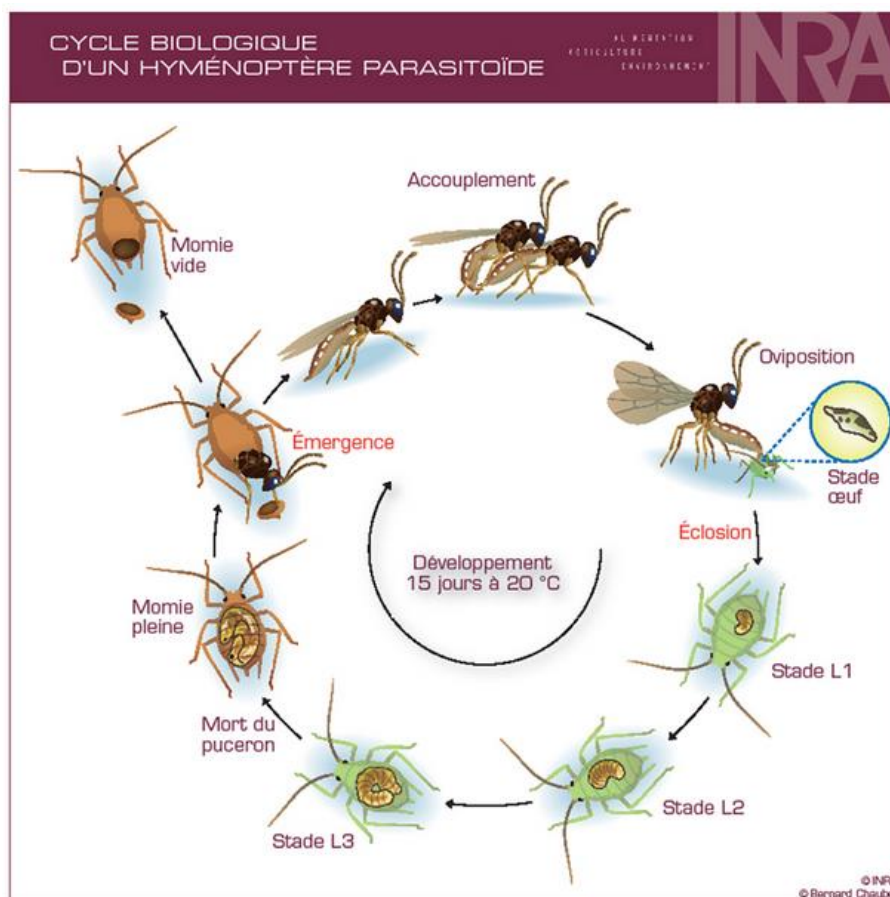


Figure 2. Cycle biologique d'un hyménoptère parasitoïde de pucerons [Encyclop'Aphid, disponible au lien suivant : <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons/Pucerons-et-milieu/Antagonistes/Parasitoïdes/Cycle-biologique>]. Le temps de développement larvaire varie entre les espèces et selon l'espèce hôte choisie, le temps passé à l'âge adulte varie principalement en fonction de l'alimentation.

Les parasitoïdes sont des êtres de petite taille, ils ne dépassent généralement pas quelques millimètres à l'âge adulte. Leur reproduction est plutôt rapide, et dépend d'autres organismes, les hôtes, pour leur développement larvaire. Les parasitoïdes sont des omnivores d'histoire de vie (*lifetime omnivores*) : la larve est carnivore et se nourrit exclusivement de son hôte, tandis que l'adulte, lui, privilégie d'autres sources de nourriture, notamment des ressources issues des plantes riches en sucres afin de privilégier l'utilisation des hôtes à des fins reproductrices, même s'il peut aussi consommer l'hémolymphe de son hôte [Polis & Strong 1996]. Leur capacité de stockage de nutriments est limitée, et ce qu'ils mangent à l'état adulte est alloué au métabolisme de l'individu, pour entretenir le métabolisme basal et la survie, le vol, la recherche de ressources et les autres activités de l'adulte. Chez les femelles, selon leur type d'ovogenèse les nutriments acquis au stade adulte peuvent être soit alloués au métabolisme uniquement (proovigénie) soit alloués en partie à la reproduction, et plus particulièrement à la maturation des œufs (synovigénie), même si, pour certaines espèces synovigéniques, cette allocation est partiellement réversible, les œufs peuvent être résorbés pour fournir davantage d'énergie pour le métabolisme en cas de besoin [Wanner et al. 2006 ; Jervis et al. 2001 ; Rosenheim et al. 2000 ; Rivero & Casas 1999]. Les larves apodes n'étant pas capable de se déplacer pour trouver leur nourriture, la découverte des hôtes est réalisée par la femelle adulte. Par conséquent, les femelles doivent à la fois rechercher des hôtes pour y pondre et assurer leur reproduction et des sources de nourriture pour leur survie : hôtes et nourriture constituent des ressources trophiques complémentaires [Olson et al. 2005].

Les hyménoptères parasitoïdes ont des capacités de dispersion relativement faibles en comparaison d'autres groupes d'insectes ailés comme les Coléoptères, les Diptères ou les Lépidoptères [Amat et al. 2012 ; Lavandero et al. 2005]. Leur forte dépendance aux ressources de leur environnement proche et leur nécessité d'exploiter efficacement plusieurs types de ressources en font des modèles biologiques intéressants pour étudier les stratégies d'exploitation des ressources, et notamment l'impact de la ségrégation spatiale de leurs ressources sur leur comportement d'approvisionnement.

A l'échelle du paysage comme à celle de la plante, la recherche des ressources n'est pas aléatoire. La recherche des hôtes est un processus séquentiel, depuis la découverte de l'habitat de l'hôte, la découverte de l'hôte dans son habitat, jusqu'à l'évaluation de l'hôte et son acceptation. Chacune de ces étapes repose sur de nombreux signaux que les parasitoïdes captent dans leur environnement et qui leur permettent de s'orienter (voir 2.3.) [Vet et al. 1995 ; Godfray 1994 ; Van Alphen & Vet 1986]. En plus de cette capacité de détection et d'une attraction innées, ils présentent une certaine plasticité comportementale. L'expérience des individus, leur état interne, leur perception des ressources disponibles dans l'environnement modulent la réponse comportementale (voir 2.3.2.). Leurs stratégies d'exploitation ont été fortement sélectionnées en coévolution avec leurs hôtes [Harvey et al. 1994]. En effet, la localisation et l'exploitation des hôtes sont soumises à une forte pression de sélection, du fait notamment de leur spécificité d'hôtes qui peut être d'ampleur variable selon les espèces (voire les populations d'espèces), mais qui est généralement élevée : la plupart ont un spectre d'hôtes limité à une espèce principale et quelques espèces secondaires moins favorables au développement de leur descendance, et seules quelques espèces ont un spectre d'hôtes large [Hopper et al. 2019 ; Forbes et al. 2009 ; Henry et al. 2008 ; Godfray 1994]. Ainsi, selon leur degré de spécialisation, les parasitoïdes peuvent exploiter le même type de ressource sous diverses formes : les différentes espèces d'hôtes représentent des ressources supplémentaires.

Plusieurs espèces de parasitoïdes ont été introduites en même temps que de multiples complexes plantes-hôtes dans de nombreuses zones de la planète. Certaines espèces sont cosmopolites comme *Aphidius colemani* Haliday [Hymenoptera : Braconidae], dont l'aire de

répartition s'étend à plusieurs continents dont l'Europe (e.g. très courant en France) et l'Amérique du Sud (notamment au Chili) [Starý 1993 & 1974]. Ces espèces constituent des modèles biologiques de grand intérêt pour la compréhension de certains phénomènes de coévolution et de spéciation [König et al. 2015 ; Vinson 1975]. Enfin, de nombreuses espèces de parasitoïdes s'attaquent à des insectes phytophages, dont certains sont considérés comme des ravageurs des cultures agricoles. Les parasitoïdes ont un rôle prépondérant dans la régulation *top-down* de ces populations de phytophages et sont fréquemment considérés comme leurs ennemis naturels pour la protection des cultures dans le cadre de la lutte biologique (voir partie 3) [Heimpel & Mills 2017].

Pour étudier le comportement d'exploitation des ressources des parasitoïdes, il est nécessaire de connaître les différents types de ressources qu'ils exploitent dans leur environnement (ressources complémentaires), de même que la diversité des ressources qu'ils peuvent exploiter (ressources supplémentaires), ainsi que les préférences innées ou qu'ils sont susceptibles d'acquérir au cours de leur développement et de leur vie adulte par apprentissage. Leurs besoins en ressources trophiques et leurs habitudes alimentaires sont des paramètres déterminants dans la compréhension des différents choix que les parasitoïdes sont amenés à faire et de l'influence des ressources trophiques sur leurs différents traits d'histoire de vie, en particulier sur leur succès reproducteur [Rivero & Casas 1999].

2.2. Les ressources trophiques exploitées par les parasitoïdes

2.2.1. Types de ressources exploitées

Les ressources nécessaires pour répondre aux besoins des parasitoïdes adultes sont des sources de nourriture, des partenaires sexuels (ressource au sens large), des zones de refuges et des hôtes [Godfray 1994 ; Bell 1990b]. Bien que chaque espèce de parasitoïde ait un spectre d'hôtes propre, les espèces étant plus ou moins spécifiques, la plupart des espèces nécessitent les mêmes types de ressources trophiques : des glucides, des lipides, des acides aminés et de l'eau [Godfray 1994]. Si beaucoup de lipides sont acquis principalement aux dépens de l'hôte durant le développement larvaire, les autres nutriments, en grande majorité des glucides, doivent être recherchés et consommés à l'âge adulte, sous des formes présentes dans l'environnement [Heimpel & Jervis 2005 ; Casas et al. 2003 ; Jervis et al. 1993]. L'hémolymphe d'insectes hôtes peut être consommée par certaines espèces, ce qui est communément appelé le *host-feeding*, mais ce comportement ne concerne pas la majorité des espèces connues [Jervis & Kidd 1986]. Le nourrissage sur l'hôte le rendant le plus souvent impropre au développement de la larve, lorsqu'elles découvrent un hôte, les femelles pratiquant le *host-feeding* doivent décider de l'utiliser soit pour s'alimenter soit pour pondre [Heimpel & Collier 1996 ; Jervis & Kidd 1986].

Plusieurs sources de nourriture sucrée présentes dans l'environnement conviennent aux parasitoïdes, les principales étant le miellat et le nectar, floral ou extrafloral (ressources supplémentaires) [Wäckers 2005 ; Bugg et al. 1989]. Quelques taxons peu nombreux de parasitoïdes sont aussi capables de manger du pollen [Jervis et al. 1993].

Le miellat est la déjection de plusieurs groupes d'insectes hémiptères, principalement les pucerons, les psylles et les cochenilles : il peut être sécrété par les hôtes des parasitoïdes aphidiphages ou coccidiphages, mais représente aussi une source efficace de nourriture pour des parasitoïdes ayant pour hôtes des insectes non producteurs de miellat. L'un des avantages de

consommer du miellat pour les parasitoïdes d'hémiptères producteurs de miellat est qu'il est disponible à proximité des hôtes : le parasitoïde peut exploiter un unique habitat et ainsi réduire ses déplacements [Luquet et al. 2021a ; Tena et al. 2016 ; Gilbert & Jervis 1998]. Le miellat constitue même pour certains un signal visuel ou olfactif associé à la présence d'hôtes, et est utilisé pour localiser l'hôte dans son habitat [Du et al. 1997 ; Budenberg et al. 1992]. Le nectar floral est produit par les nectaires floraux, par conséquent uniquement disponible pendant la floraison des plantes. L'un des avantages du nectar floral est qu'il est facilement détectable par les parasitoïdes, grâce aux signaux visuels et olfactifs spécifiques exhibés par les fleurs [Heil 2011 ; Wäckers 2005 ; Idris & Grafius 1995]. Le nectar extrafloral, lui, est produit par des glandes, les nectaires extrafloraux, de formes et de couleurs diverses, localisés sur des organes non reproductifs des plantes [Koptur 1992]. La période de libération du nectar extrafloral par les plantes est généralement plus longue que la période de floraison. Elle dure pendant toute la période de croissance végétative, qui peut se limiter à une seule saison pour des plantes annuelles, ou à toute la vie pour des plantes pérennes mais interrompue pendant une partie de l'année dans les milieux tempérés [Heil 2015 & 2011 ; Koptur 1992]. Les parasitoïdes ne peuvent cependant pas utiliser le nectar de toutes les plantes. Les composés de certains nectars leur sont toxiques, et certaines fleurs ont des morphologies particulières rendant leur nectar inaccessible aux pièces buccales non adaptées des parasitoïdes [Zhu et al. 2020 ; Wäckers 2005 ; Jervis 1998 ; Patt et al. 1997].

En termes de densité de ressources, le miellat est dépendant de l'abondance en hôtes, tandis que la libération de nectar floral ou extrafloral par les plantes est fortement influencée par des facteurs environnementaux tels que la température, l'intensité lumineuse et l'humidité [Heil 2011]. La libération du nectar extrafloral peut même être induite, dans certains cas, par une attaque d'herbivores pour attirer des consommateurs prédateurs ou parasitoïdes [Mondor & Addicott 2003 ; Koptur 1989]. Les ressources d'un même type sont souvent agrégées en « patches » (ou agrégats ou placettes) isolés : c'est le cas par exemple d'une colonie de pucerons pour les hôtes, ou du nectar floral sur une plante en fleur ou un groupe de plantes d'une même espèce [Tentelier et al. 2006 ; Bernstein et al. 1991]. La composition glucidique du miellat et du nectar sont assez proches, mais les proportions en différents glucides varient selon la source [voir Table 1 dans Wäckers 2001]. Le nectar est néanmoins considéré comme une ressource de meilleure qualité que le miellat : les multiples études de nourrissage contrôlé en laboratoire comparant les effets de l'eau, du miellat et du nectar floral ou extrafloral, ont révélé une plus grande longévité des parasitoïdes alimentés par du nectar, suivi du miellat, et de l'eau [Wäckers 2005 ; Lee et al. 2004 ; Stapel et al. 1997]. Par exemple, *Diadegma insulare* (Cresson) [Hymenoptera : Ichneumonidae], un parasitoïde de lépidoptère, survit en moyenne 2 jours avec de l'eau, contre 6 à 7 jours et plus de deux semaines après avoir mangé respectivement du miellat de puceron ou du nectar floral de sarrasin [Lee et al. 2004].

2.2.2. Habitudes alimentaires des adultes parasitoïdes

Les femelles parasitoïdes ont la charge de la découverte de l'alimentation de leur progéniture : elles choisissent l'hôte sur lequel leurs larves s'alimenteront afin d'accomplir leur développement.

L'alimentation des adultes parasitoïdes n'a pas les mêmes enjeux. La prise de nourriture n'est pas obligatoire pour qu'un parasitoïde adulte puisse accomplir son cycle biologique et parvienne notamment à se reproduire, mais le fait de s'alimenter apporte un effet bénéfique sur la longévité, l'activité de parasitisme (e.g. agressivité de la femelle, nombre d'attaques), la fécondité

(e.g. maturation des œufs, charge totale en œufs) et la capacité de dispersion [Lee et al. 2006 ; Heimpel & Jervis 2005 ; Stapel et al. 1997].

Diverses méthodes ont été développées pour déterminer si un parasitoïde adulte s'est nourri récemment ou non dans son environnement. L'une des méthodes les plus simples utilisée est le test à l'anthrone (à froid pour quantifier fructose –et saccharose, à chaud pour l'ensemble des molécules glucidiques hormis le glycogène) [Olson et al. 2020 ; Lee et al. 2006 ; Heimpel et al. 2004 ; Fadamiro & Heimpel 2001]. Plus récemment, la chromatographie liquide à haute performance (HPLC : *High Performance Liquid Chromatography*) a permis d'obtenir des profils et concentrations glucidiques plus détaillés que l'anthrone [Luquet et al. 2021a ; Hogervorst et al. 2007 ; Steppuhn & Wäckers 2004]. Or, les compositions glucidiques des miellats et nectars pouvant être très similaires et très variables selon l'espèce qui les produit, il est complexe de distinguer si un parasitoïde a exploité l'une ou l'autre des ressources : ce n'est que très récemment que les scientifiques commencent à proposer des méthodes pour analyser finement le profil glucidique de parasitoïdes et en déduire quelle ressource a été utilisée [Luquet et al. 2021b ; Tena et al. 2013 ; Wyckhuys et al. 2008].

Si la diversité des sources de nourriture prélevées dans l'environnement par les parasitoïdes sont connues, leurs habitudes alimentaires le sont moins. Des études ont montré que la proportion de parasitoïdes alimentés lorsque des sources de nectar sont proches était supérieure que lorsqu'ils évoluent à distance de ces sources (voir 2.3.) [Lee et al. 2006 ; Tylianakis et al. 2004]. Ce résultat suggère une attirance forte des parasitoïdes pour le nectar, ressource de qualité élevée ayant un fort impact sur leur succès reproducteur. Mais les études ayant tenté d'observer leur comportement alimentaire dans leur environnement, de même que des études ayant exploré leurs préférences alimentaires en conditions contrôlées, ne montrent pas toujours une consommation importante du nectar [Luquet et al. 2021a ; Lenaerts et al. 2016 ; Vollhardt et al. 2010a]. De récentes études stipulent qu'au contraire, le miellat serait la ressource la plus consommée par les parasitoïdes de pucerons comme les *Aphidius* [Luquet et al. 2021a ; Lenaerts et al. 2016 ; Tena et al. 2016].

Lorsqu'ils émergent au stade imaginal, les parasitoïdes vivent plus ou moins longtemps, selon leur comportement alimentaire. La plupart des espèces de parasitoïdes sont limitées en temps, et une femelle parasitoïde doit choisir entre rechercher des hôtes et rechercher de la nourriture. Cependant, les besoins alimentaires quotidiens des parasitoïdes, en particulier la fréquence à laquelle ils ont besoin de s'alimenter, sont mal connus. Pourtant, puisqu'ils ne survivent que quelques jours sans nourriture et que leur capacité de stockage est limitée, les parasitoïdes ont probablement besoin de trouver régulièrement des glucides [Azzouz et al. 2004 ; Lee et al. 2004]. D'autre part, leurs comportements alimentaires sont influencés par des paramètres internes, comme leur état de satiété, et par des paramètres environnementaux déterminant l'accessibilité des ressources, comme la distance entre les différentes ressources disponibles et détectables, ou la qualité et l'abondance de la ressource sur laquelle ils choisissent de se nourrir, ou encore la présence d'hôtes ou de congénères à proximité, ces derniers pouvant induire de la compétition [Bianchi & Wäckers 2008 ; Tenhumberg et al. 2006 ; Sirot & Bernstein 1996]. Certaines études ont tenté d'éclaircir le comportement alimentaire de parasitoïdes en conditions naturelles ou en laboratoire, et ont montré que les parasitoïdes cherchaient activement leur nourriture et s'alimentaient rapidement (Figure 3), et que leur succès reproducteur était plus élevé lorsqu'ils mangent deux fois par jour au lieu d'une fois tous les deux jours [Benelli et al. 2017 ; Desouhant et al. 2010 ; Lee & Heimpel 2008 ; Azzouz et al. 2004]. Etant donné leur petite taille, il est difficile de suivre les mouvements et donc les prises alimentaires des parasitoïdes en conditions naturelles. C'est pourquoi, bien que des modèles mathématiques théoriques aient généré des prédictions sur le

comportement que devrait adopter un parasitoïde dans différentes situations afin d'exploiter de manière optimale les ressources en hôtes et en nourriture, les données de terrain permettant de valider leurs prédictions sont encore fragmentaires (voir 2.3.) [Tenhumberg et al. 2006 ; Sirot & Bernstein 1996].

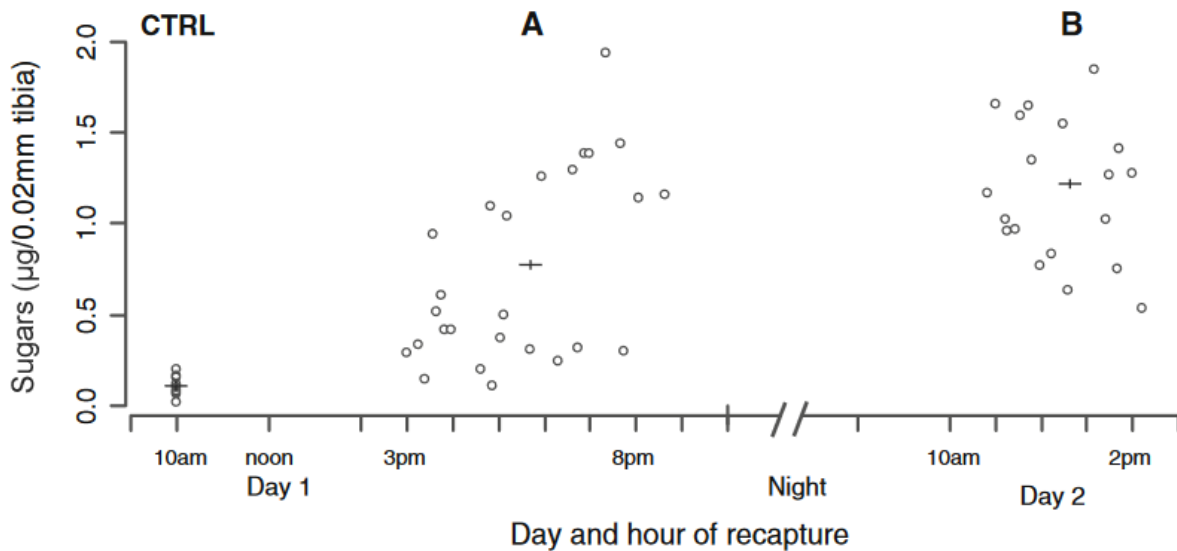


Figure 3. Concentration en sucres de parasitoïdes ayant été libérés dans un environnement avec des sources glucidiques puis recapturés au bout de quelques heures (groupe A) ou plus de 24h (groupe B) en comparaison avec des parasitoïdes témoins ne s'étant pas alimentés (CTRL) [Desouhant et al. 2010]. Les individus du groupe B semblent tous s'être alimentés, ce qui indique un besoin de source glucidique probablement quotidien pour l'espèce étudiée ici *Venturia canescens* (Gravenhorst) [Hymenoptera : Ichneumonidae].

Le comportement alimentaire des parasitoïdes a des répercussions sur leurs traits d'histoire de vie. Les stratégies d'exploitation des ressources par les parasitoïdes résultent en particulier d'un compromis entre recherche de nourriture et recherche d'hôtes afin d'optimiser leur succès reproducteur, tout en intégrant divers paramètres internes ou environnementaux à leur prise de décision.

2.3. Comportements d'approvisionnement en ressources trophiques des parasitoïdes

Pour optimiser leur succès reproducteur, les parasitoïdes doivent inclure l'exploitation d'hôtes et l'exploitation de sources glucidiques dans leur stratégie comportementale d'approvisionnement, et tenir compte des différentes ressources supplémentaires disponibles et de leurs caractéristiques (qualité, abondance, éloignement) dans leur prise de décision, et ce en un temps limité [Lewis et al. 1998]. Les ressources complémentaires sont presque toujours distribuées de manière hétérogène dans les milieux où vivent les parasitoïdes, et trouver un hôte ou une goutte de nectar dans un habitat à la structure parfois très complexe peut constituer un défi pour des organismes aussi petits que les parasitoïdes [Aarstma et al. 2019 ; Godfray 1994]. En effet, ceux-ci doivent être capables de chercher et de trouver efficacement leurs ressources, et doivent pouvoir répondre à des questions comme : quel type de ressource chercher ? Quelle ressource visiter/choisir ? Pendant combien de temps exploiter la ressource ? Quel autre type de ressource visiter ensuite ? [Fellowes et al. 2007]. Pour y répondre, les parasitoïdes doivent non seulement

avoir une représentation précise de ce qui les entoure mais également prendre en compte leur état physiologique à un instant donné, et utiliser leur apprentissage et leur expérience passés pour déterminer la ressource à exploiter et pour combien de temps [Giunti et al. 2015 ; Patt et al. 1999 ; Lewis & Takasu 1990]. Dans une optique d’approvisionnement optimal, des modèles mathématiques théoriques ont tenté de prédire les différents comportements d’approvisionnement qu’une femelle parasitoïde devrait adopter en tenant compte à la fois de facteurs physiologiques comme l’état de ses réserves énergétiques, son âge ou sa charge en œufs, et de paramètres environnementaux comme l’abondance de nourriture, afin d’obtenir le meilleur succès reproducteur possible (Figure 4) [Tenhumberg et al. 2006 ; Sirot & Bernstein 1996]. Les résultats du modèle d’optimalité de Sirot & Bernstein [1996] dans le cadre de l’approvisionnement optimal, suggèrent que les parasitoïdes n’ont pas intérêt à chercher de la nourriture si celle-ci est peu abondante et devraient au contraire se concentrer sur l’exploitation d’hôtes. Lorsque la nourriture est abondante, ils devraient se mettre à l’exploiter uniquement lorsque leurs réserves atteignent un niveau très bas [Sirot & Bernstein 1996]. Or, les auteurs ont considéré dans leur modèle des parasitoïdes qui se déplacent entre un patch d’hôtes et un patch de nourriture séparés dans l’espace, mais n’ont pas vraiment tenu compte de la distance entre les deux patchs, uniquement de l’abondance de la nourriture au sein du patch. Tenhumberg et al. [2006] ont en revanche ajouté un paramètre tenant compte du coût qu’implique la ségrégation spatiale des ressources, en ce sens qu’ils ont intégré une probabilité de rencontre de la nourriture par le parasitoïde, en plus de son abondance. Leur modèle prédit que les parasitoïdes devraient toujours chercher de la nourriture si leurs réserves atteignent des niveaux bas, même si la probabilité d’en trouver est faible (ce qui pourrait correspondre à une distance hôtes-nourriture plus élevée) et si la nourriture est peu abondante.

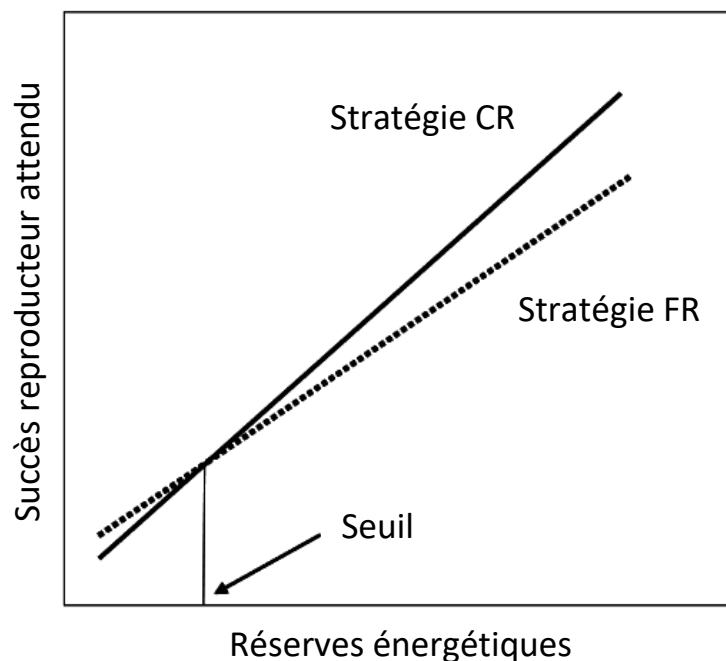


Figure 4. Représentation schématique du compromis entre la reproduction immédiate (Stratégie CR) et la reproduction future (Stratégie FR) [Figure adaptée depuis Tenhumberg et al. 2006]. Dans une optique d’optimal foraging, en-dessous d’un certain seuil de leurs réserves énergétiques, les femelles parasitoïdes ont plus intérêt à rechercher de la nourriture et maximiser leur chance de survie en augmentant leurs réserves (stratégie FR) qu’à pondre des œufs immédiatement et possiblement mourir jeunes. En revanche, lorsque leurs réserves énergétiques sont assez élevées (i.e. au-dessus d’un certain seuil), les femelles devraient favoriser la recherche d’hôtes pour la ponte afin de maximiser leur succès reproducteur (stratégie CR).

Même s'ils ne prennent pas en compte tous les paramètres pouvant influencer la prise de décision d'un parasitoïde de rechercher un type de ressource, ces modèles aident à formuler des prédictions. Ils ont néanmoins besoin d'être confrontés à des données réelles sur les décisions prises par les parasitoïdes pour l'exploitation des ressources en conditions naturelles [Vollhardt et al. 2010]. D'autre part, toute prise de décision implique que les parasitoïdes possèdent des attributs leur permettant de localiser les différentes ressources de leur environnement et de les distinguer.

2.3.1. Recherche et distinction des ressources trophiques

La recherche et la sélection d'hôtes par les parasitoïdes sont des processus assez bien connus ; la recherche et la sélection de sources glucidiques le sont aussi mais dans une moindre mesure.

Pour appréhender la ségrégation spatiale de leurs ressources trophiques, les parasitoïdes possèdent des propriétés innées qui leur permettent d'estimer le potentiel en ressources de leur environnement proche [Aarstma et al. 2019 ; Wäschke et al. 2013 ; Wäckers 2004 ; Gu & Dorn 2000]. Pour cela, ils mobilisent plusieurs sens : leur olfaction joue un rôle prépondérant, mais ils se servent également de la vision, du toucher et de la gustation, généralement à des échelles plus fines, pour l'acceptation d'un hôte [Aarstma et al. 2017 ; Ichiki et al. 2011 ; Kugimiya et al. 2010 ; Vinson 1976]. Les complexes d'odeurs émis par les différentes ressources sont généralement spécifiques : les parasitoïdes sont capables de les détecter et de différencier les ressources par leur bouquet d'odeurs, et ce jusqu'à des distances pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres [Andersson et al. 2013 ; De Moraes et al. 1998]. Un parasitoïde peut détecter des signaux olfactifs d'origines différentes qui témoignent de la présence d'hôtes, comme par exemple une odeur associée à l'habitat dans lequel se trouve la plante attaquée par l'un de ses hôtes, ou une odeur émise par cette plante ou, mieux encore, le complexe d'odeurs émises lorsqu'une plante est infestée par les hôtes communément appelées HIPVs (*Herbivore-Induced Plant Volatiles*) [Van Poecke et al. 2001 ; Van Alphen & Vet 1986 ; Vinson 1976]. Les HIPVs ont un pouvoir d'attraction sur les parasitoïdes : en les détectant, un parasitoïde n'a qu'à remonter le panache d'odeurs pour localiser l'habitat de l'hôte et, probablement, les hôtes eux-mêmes. Les HIPVs sont aussi fortement impliqués dans la discrimination des ressources en hôtes, notamment entre plantes infestées et non infestées, entre espèce hôte et espèce non hôte, ou entre différents complexes plantes-hôtes [De Moraes 1998 ; Vet & Dicke 1992]. Les approches d'*optimal foraging* stipulent que le parasitoïde devrait répondre au signal le plus fortement associé à l'hôte [Lewis et al. 2002 ; Vet et al. 1995]. Le parasitoïde a effectivement plus de chances de trouver un hôte et donc de pouvoir se reproduire s'il se focalise sur des signaux témoignant de sa présence directe.

De même que pour la recherche d'hôtes, les parasitoïdes se basent sur des signaux à la fois olfactifs et visuels pour trouver des sources de nourriture sucrée [Olson et al. 2005 ; Lewis & Takasu 1990]. Le miellat est transparent à l'état brut mais peut être encapsulé ou altéré par la fumagine et constituer un signal visuel. Il peut aussi être odorant, notamment via l'action des levures et des microorganismes qui le dégradent [Ayelo et al. 2022 ; Leroy et al. 2011 ; Choi et al. 2004]. Sa localisation est en principe indissociable de la présence d'insectes le produisant, et donc des bouquets d'odeurs que ces insectes émettent, mais il peut aussi « tomber » par gravité à une certaine distance de son producteur, rendant sa localisation plus difficile [Bouchard & Cloutier 1985]. Le nectar floral, lui, est associé à des signaux visuels et olfactifs produits par les organes floraux pour attirer les pollinisateurs : sa découverte est donc plus aisée. Le parfum et la couleur de la fleur influencent son attractivité pour les parasitoïdes [Heil 2011 ; Winkler et al. 2009 ; Nicolson

2007]. En outre, les parasitoïdes sont capables de distinguer différentes plantes fleuries entre elles, et préfèrent le nectar floral de certaines fleurs plutôt que d'autres [Wäckers 2004]. Quant au nectar extrafloral, il est libéré par des nectaires qui peuvent être de formes et de couleurs variées, qui contrastent généralement avec la partie de la plante de laquelle ils font partie [Heil 2011 ; Röse et al. 2006 ; Koptur 1992]. Une étude récente a même observé que les levures spécifiques contenues dans le nectar émettraient des complexes d'odeurs particuliers attirant les parasitoïdes [Sobhy et al. 2018].

Les parasitoïdes possèdent les aptitudes sensorielles nécessaires pour percevoir différents signaux émis dans leur environnement et localiser leurs ressources dans leur environnement proche. Ils doivent cependant être capables d'adapter leurs stratégies en fonction des risques et des coûts associés à l'exploitation des différentes ressources disponibles et de leur distance relative, car leur décision aura un impact sur leur fitness.

2.3.2. Exploitation des ressources trophiques et influence des paramètres physiologiques et environnementaux sur la prise de décision des parasitoïdes

Un coût ou un risque engendré par l'exploitation d'une ressource par un parasitoïde peut être intrinsèque (lié à son état) ou extrinsèque (lié aux caractéristiques de leur environnement). Ainsi, lorsqu'il détecte une ou plusieurs ressources dans son environnement, par exemple un patch d'hôtes, un parasitoïde tient compte de plusieurs paramètres pour prendre la décision de l'exploiter ou non ou, lorsqu'il exploite un patch, de décider de continuer à l'exploiter ou de partir. La prise de décision se fait souvent à l'échelle du patch pour les parasitoïdes, et n'est pas aléatoire : les parasitoïdes font preuve d'une importante plasticité comportementale, ce qui rend d'autant plus intéressante l'étude de l'influence des différents paramètres internes et environnementaux sur leurs stratégies d'approvisionnement [Van Alphen & Jervis 1996 ; Vet & Dicke 1992].

L'un des compromis majeurs auquel doivent faire face les femelles parasitoïdes, qu'elles exploitent des ressources en hôtes et en nourriture séparées dans l'espace ou qu'elles pratiquent le *host-feeding*, est d'équilibrer l'exploitation d'hôtes et de nourriture sucrée. Les premières doivent choisir entre augmenter leurs réserves énergétiques en cherchant de la nourriture ou bien investir dans leur reproduction immédiate en allant exploiter des hôtes, les secondes doivent choisir de s'alimenter sur l'hôte ou d'y pondre un œuf (ou de s'alimenter avant d'y pondre au risque d'induire l'échec de développement de la larve) [Bernstein & Jervis 2008 ; Desouhant et al. 2005 ; Burger et al. 2004 ; Lewis et al 1998 ; Jervis & Kidd 1986]. L'état de satiété détermine chez tous les animaux la motivation à rechercher de la nourriture. Les parasitoïdes ne font pas exception à la règle, et prennent des décisions en fonction de leur statut nutritionnel. Ainsi, confrontées au choix entre exploiter un hôte ou de la nourriture sucrée, la plupart des femelles adultes émergées depuis 48 heures sans aucune source de glucides se dirigent vers des odeurs associées à de la nourriture sucrée (tel qu'un mélange miel/eau mimant le nectar) tandis que des femelles alimentées sans limite depuis leur émergence se dirigent presque systématiquement vers des odeurs associées à leurs hôtes [Desouhant et al. 2005 ; Jacob & Evans 2001]. La décision d'aller chercher de la nourriture plutôt que des hôtes lorsque les femelles parasitoïdes sont affamées semble cependant moins systématique que sa réciproque [Lightle et al. 2010 ; Siekmann et al. 2004]. L'état nutritionnel n'est pas le seul facteur dont elles tiennent compte. Lorsque des femelles ont le choix entre hôtes et nourriture, leur statut reproducteur (accouplée/non accouplée) état d'accouplement peut être déterminant dans leur prise de décision [Damien et al. 2019 ; Kugimiya et al. 2010]. Damien et al. [2019] ont

récemment montré que la majorité des femelles *Aphidius rhopalosiphi* de Stefani-Perez [Hymenoptera : Braconidae] accouplées choisissaient d'exploiter des hôtes indépendamment de leur état nutritionnel alors que, pour un état nutritionnel donné, les femelles vierges préféraient s'alimenter de nectar floral.

Pour les femelles parasitoïdes qui ne possèdent pas de capacité de discrimination des hôtes selon leur statut parasité ou non, il semble que la durée de vie, plus que la charge en œufs ou la densité d'hôtes, soit le facteur limitant le nombre d'hôtes qu'elles parasitent dans la plupart des cas [Rosenheim et al. 2000]. Augmenter leur durée de vie par l'alimentation pourrait alors accroître le nombre d'hôtes parasités, ainsi que le nombre de patches d'hôtes visités dans les endroits abondants en hôtes [Reznik et al. 1997].

Le fait de s'alimenter et de reconstituer leurs réserves énergétiques peut engendrer une période de baisse d'activité de parasitisme voire d'inactivité des parasitoïdes [Lightle et al. 2010 ; Lee & Heimpel 2007]. Reznik et al. [1997] ont ainsi constaté que la consommation de miel réduisait le pourcentage de femelles *Trichogramma principium* Sugonjaev & Sorokina [Hymenoptera : Trichogrammatidae] montrant un comportement de ponte ainsi que le nombre d'œufs qu'elles pondaient sur une période de 2 jours. L'interprétation de ce comportement est que les femelles ayant mangé vivent plus longtemps, et gardent ainsi leurs œufs en rétention pour aller exploiter d'autres zones riches en hôtes et/ou d'éventuels hôtes de meilleure qualité [Lee & Heimpel 2007]. Cette hypothèse a été partiellement validée par Takano & Takasu [2019] qui ont montré que des femelles *Paratelenomus saccharalis* (Dodd) [Hymenoptera : Platygasteridae] affamées pondaient la majorité de leurs œufs au cours du ou des premiers jours de leur vie adulte, alors que des femelles nourries avec du miel pondaient plus d'œufs au total mais sur une période de temps plus longue. Les études ayant constaté une réduction de l'activité immédiate (de déplacement/recherche ou de ponte) suite à la prise de nourriture ont rarement pris en compte la ségrégation spatiale des ressources [mais voir Reznik et al. 1997].

Une récente hypothèse émise par Heimpel [2019] suggère que s'alimenter provoque un comportement de dispersion des parasitoïdes : en effet, les sources de nourriture concentrent les individus conspécifiques et hétérospécifiques, augmentant localement le risque de compétition, d'hyperparasitisme et de prédation. La dispersion permettrait donc de réduire le superparasitisme, l'hyperparasitisme, la consanguinité et les risques de mortalité [Reznik & Umarova 1991]. Ce comportement maximiserait la probabilité de survie de la progéniture et serait donc sélectionné. En outre, l'alimentation fournit l'énergie nécessaire à la dispersion. Néanmoins, de nombreuses études de terrain ont montré un taux de parasitisme plus élevé à proximité de sources de nourriture [Tougeron et al. 2022 ; Jamont et al. 2014 ; Balmer et al. 2013 ; Heimpel & Jervis 2005 ; Tylianakis et al. 2004]. La distance relative entre les ressources trophiques a des conséquences importantes pour la conception et l'implantation d'aménagements ayant pour but de favoriser le service de régulation par les parasitoïdes dans l'agroécosystème (voir partie 3) : l'impact de cette distance sur la prise de décision par les parasitoïdes reste donc en grande partie à élucider.

En plus d'être dispersées dans l'environnement, les ressources varient en diversité. Les parasitoïdes perçoivent des informations sur les caractéristiques des ressources qui les entourent et, lorsqu'ils sont confrontés à plusieurs ressources supplémentaires, élaborent leur décision selon des préférences innées, mais aussi acquises par apprentissage et en fonction de leurs expériences passées. Concernant les ressources en hôtes, l'expérience précoce (i.e. pendant le développement larvaire et à l'émergence), génère une préférence innée pour le complexe plante-hôte d'origine d'un parasitoïde naïf. Cependant, certaines études ont montré que le fait de pondre pouvait modifier

cette préférence [Giunti et al. 2015 ; Takemoto et al. 2009 ; Van Emden et al. 2008 ; Gu & Dorn 2000]. Il en va de même pour les ressources en glucides. Un parasitoïde peut faire preuve d'une attirance olfactive pour certaines fleurs produisant du nectar floral plutôt que d'autres, même si le nectar produit par les fleurs qu'il préfère n'est pas de la meilleure qualité nutritive [Wäckers 2004 & 1994]. Une expérience de prise de nourriture peut, ici aussi, influencer son choix du type de nourriture à exploiter par la suite, qu'il s'agisse de miellat ou de nectar, donc indépendamment de la qualité de la ressource [Kugimiya et al. 2010 ; Vollhardt et al. 2010 ; Takasu & Lewis 1993]. La diversité locale des ressources peut donc influencer les choix d'exploitation des parasitoïdes. Dans un environnement diversifié, l'attraction forte pour une ressource par rapport à une autre peut cependant coûter au parasitoïde de l'énergie si elle est plus éloignée que la ressource pour laquelle il a moins d'affinité. Ainsi, les parasitoïdes doivent faire un compromis entre exploiter une ressource plus proche ou plus abondante ou même plus attirante mais de moins bonne qualité, ou bien exploiter une ressource de meilleure qualité énergétique mais plus éloignée et s'exposer à un coût en énergie, en temps et associé à un risque plus important. Une stratégie basée sur une plasticité comportementale et une adaptation aux ressources est plus bénéfique qu'une attraction innée pour une ressource (même de qualité supérieure) [Luquet et al. 2021a].

Ainsi, la distance d'un parasitoïde à la ressource qu'il décide d'exploiter et la distance entre deux ressources semble elle aussi influencer la prise de décision des parasitoïdes. Liu et al. [2009] ont montré que les parasitoïdes de l'espèce *Venturia canescens* sont capables d'estimer les dépenses énergétiques de leur vol, car la distance parcourue en volant influence leur temps de résidence dans une zone riche en hôtes. Cette observation a été confirmée par l'étude de Corley et al. [2010], qui ont montré que la distance parcourue pour atteindre des patches d'hôtes de densités variables avait également un impact sur le temps d'exploitation des hôtes par l'espèce *Ibalia leucospoides* Hochenwarth [Hymenoptera : Ibalidae] : lorsque les hôtes étaient proches (<5m), le temps de résidence des parasitoïdes étaient positivement corrélé à la densité en hôtes. Lorsque les hôtes étaient éloignés (>10m), en revanche, les parasitoïdes avaient tendance à passer plus de temps sur les zones à faible densité en hôtes, et moins de temps sur les zones à forte densité en hôtes [Corley et al. 2010].

Les parasitoïdes semblent donc capables d'estimer la distance qui les sépare d'une ressource, en captant des signaux émis par cette ressource à distance, ou en estimant les dépenses d'énergie utilisées pour l'atteindre. Or, l'effet de la distance entre des ressources complémentaires ou supplémentaires lorsque les parasitoïdes sont confrontés au choix d'exploiter des hôtes ou de la nourriture sucrée, voire d'exploiter ces deux types de ressources mais sous différentes formes dans leur environnement, est mal connu. Dans un environnement complexe, il peut s'avérer difficile pour un parasitoïde de différencier toutes les ressources par olfaction et de faire des allées et venues entre ressources de différents types parfois trop distantes ou dont la disponibilité varie [Wäschke et al. 2013 ; Sirot & Bernstein 1996].

Etant donné que leur prise de décision influence directement leur succès reproducteur, il est important de mieux comprendre comment les parasitoïdes intègrent la distance séparant leurs ressources trophiques à leur comportement d'approvisionnement. Cependant, étudier la prise de décision des parasitoïdes en conditions naturelles, dans des environnements souvent complexes pour lesquels la caractérisation des ressources présentes et de leur distribution spatiale est difficile, présente de nombreuses difficultés.

3. La distribution des ressources trophiques des parasitoïdes dans les cultures associées et le contrôle biologique des pucerons

Un agroécosystème peut être considéré comme un écosystème « simplifié » en termes de disponibilité en ressources et de leur structuration spatio-temporelle. En tant que modèle simplifié d'un habitat « naturel », un agroécosystème possède un nombre de ressources trophiques identifiables, dont la diversité, la qualité, la densité et la structuration spatiale (ou arrangement spatial) sont en partie contrôlées (Figure 5) [Landis et al. 2005 ; Wilkinson & Landis 2005]. Le contrôle de la diversité et de la répartition des ressources est plus ou moins précis selon le niveau d'intensité des pratiques de chaque agriculteur, et dépend aussi des conditions météorologiques et du temps qui structure les différentes étapes de la culture [Eoche-Bosy et al. 2016]. L'action anthropique sur les ressources trophiques des parasitoïdes est particulièrement marquée au sein des parcelles agricoles, bien qu'elle ait aussi des répercussions sur leur pourtour voire à l'échelle du territoire [Wilkinson & Landis 2005].

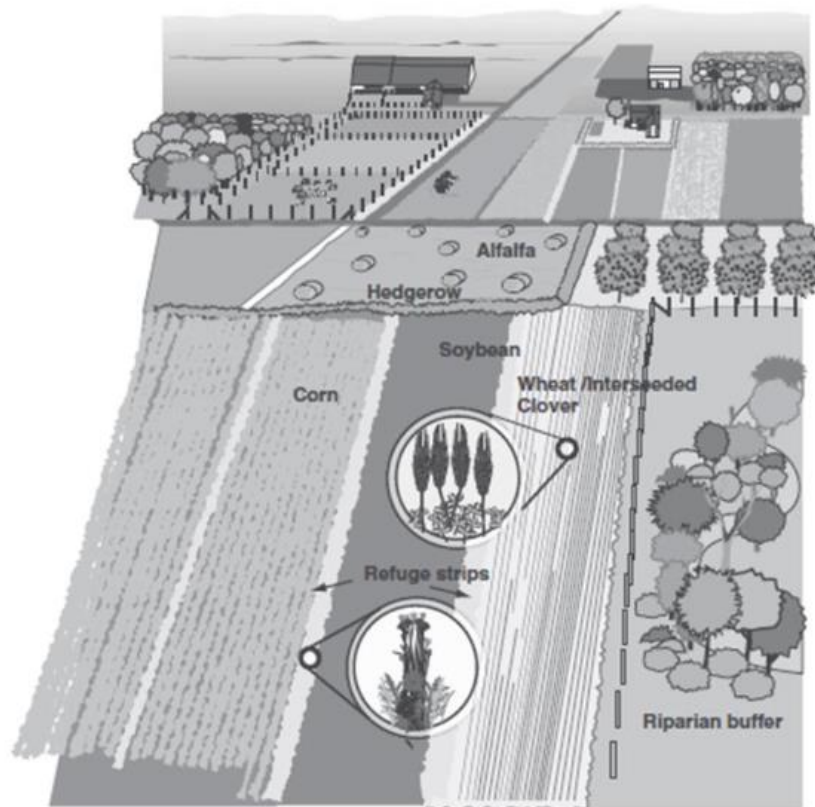


Figure 5. Exemple d'agroécosystème structuré spatialement [Wilkinson & Landis 2005]. Les différentes composantes de cet agroécosystème diffèrent en termes de nature, d'abondance et de distribution spatiale des ressources utilisables par les parasitoïdes. Les cultures de maïs et de soja (*Corn* et *Soybean*) proposent diverses espèces d'hôtes ; le blé et son couvert de trèfle proposent non seulement des hôtes différents mais aussi du nectar ; la haie (*hedgerow*) ou la zone tampon (*riparian buffer*) sont des sources d'abris et offrent possiblement d'autres sources de nourriture.

Étudier les adaptations des parasitoïdes à leur milieu, en particulier le lien entre la distribution de leurs ressources trophiques et leur comportement d'approvisionnement dans les agroécosystèmes présente plusieurs intérêts. En premier lieu, l'intérêt est pratique. En effet, les parasitoïdes fournissent un service de régulation : avec les prédateurs, ils font partie des ennemis naturels, acteurs essentiels de la régulation dite *top-down*, des herbivores considérés comme

ravageurs dans les cultures [Schmidt et al. 2003 ; Mills 2001 ; Walker & Jones 2001]. Ce service écosystémique est communément appelé contrôle ou régulation biologique. Une grande proportion des arthropodes considérés comme ravageurs des cultures sont les hôtes d'au-moins une espèce de parasitoïde, et leur potentiel d'efficacité en tant qu'agents de lutte biologique a été maintes fois démontré [Boivin et al. 2012 ; Mills & Getz 1996].

Les agroécosystèmes peuvent être considérés comme des environnements simplifiés en termes de distributions spatiale et temporelle des ressources trophiques, et sont des espaces modèles pour mieux comprendre comment les parasitoïdes intègrent la distance séparant leurs ressources trophiques dans le choix de leurs stratégies comportementales et l'optimisation de leur fitness.

3.1. Conséquences de l'intensification des pratiques agricoles sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels

L'intensification de l'agriculture à partir des années 1950 s'est traduite par une tendance à la culture pure (i.e. la culture d'une seule espèce végétale sur une parcelle pouvant atteindre une très grande surface, et parfois même plusieurs années de suite), une forte mécanisation des pratiques, et la dépendance à certaines pratiques comme l'application d'engrais chimiques et de produits phytosanitaires (ou produits phytopharmaceutiques, les principaux étant les herbicides, les insecticides et les fongicides) pour réguler les adventices, les ravageurs ou les pathogènes dans les cultures et ainsi augmenter le rendement par unité de surface [Rudel et al. 2009]. Or, les populations de pollinisateurs et d'ennemis naturels ont été directement impactés par la toxicité de certains produits ou de certains modes d'application des produits souvent peu spécifiques, et indirectement par la suppression de leurs ressources, notamment en proies/hôtes dans les parcelles [Walker & Wu 2017 ; Hall & Nguyen 2010 ; Johansen 1977]. En termes de ségrégation spatiale des ressources, l'usage d'herbicides généralisés exclue les plantes messicoles productrices de nectar de l'intérieur des parcelles et par conséquent les ressources en nectar pour les ennemis naturels. Ces ressources se retrouvent cantonnées aux espaces interstitiels semi-cultivés qui eux-mêmes sont gérés de manière à éviter la floraison et la dispersion de graines d'adventices. En outre, indépendamment de l'effet direct de ces produits, les cultures pures présentent généralement une abondance accrue des populations de ravageurs en comparaison de cultures diversifiées ou d'habitats plus complexes, de même qu'une réduction de la diversité et de l'abondance des ennemis naturels et des pollinisateurs [Varah et al. 2020 ; Letourneau et al. 2011 ; Gurr et al. 2000 ; Andow 1983 ; Risch 1981]. La structuration temporelle des ressources dans les espaces agricoles est aussi davantage marquée par l'intensification des pratiques. En effet, la mécanisation et la synchronisation des différentes phases de culture dans les cultures pures restreignent la période de disponibilité des ressources au sein des parcelles, avec notamment l'exportation ou la destruction de l'ensemble de la culture après la récolte pour les plantes annuelles.

Le lien entre diversité végétale et diversité des consommateurs a été étudié à plusieurs reprises [Haddad et al. 2009]. Deux mécanismes ont été proposés par Root pour le caractère favorable aux insectes herbivores des cultures pures : l'hypothèse des ennemis ('enemies hypothesis') et l'hypothèse de la concentration en ressources ('resource concentration hypothesis') [Heimpel & Mills 2017 ; Root 1976]. La première stipule que dans des habitats complexes, l'équilibre entre herbivores et ennemis naturels est plus stable grâce à la grande diversité de ressources disponibles (du point de vue des ennemis naturels : microclimat favorable, refuges,

sources en nectar et en pollen, diversité d'herbivores) induisant un risque de pullulations des herbivores faible. La seconde part du principe que dans un écosystème, la recherche de la plante hôte engendre un coût en temps et en énergie important, alors que dans les cultures pures, ces coûts sont négligeables et la ressource est non limitante pour les herbivores. Autrement dit, une culture pure est une concentration abondante de la plante-hôte, ce qui la rend plus facile à localiser et plus favorable à l'attraction et au maintien des populations d'herbivores que dans des habitats plus complexes et diversifiés. Depuis, de nombreuses études ont cherché à tester l'une et l'autre hypothèse, qui peuvent se compléter ou s'exclure selon l'échelle spatiale considérée [Heimpel & Mills 2017 ; Khan 1997 ; Russell 1989]. Par exemple, Altieri & Whitcomb [1980] ont montré une influence positive de la diversité en végétation spontanée dans des parcelles de maïs sur le contrôle biologique de *Spodoptera frugiperda* (Smith) [Lepidoptera : Noctuidae] par les ennemis naturels, lequel était encore plus intense lorsque les parcelles étaient dispersées au sein d'un environnement complexe que lorsqu'elles étaient proches et à proximité d'autres cultures pures.

3.2. Des pratiques agricoles pour renforcer le contrôle biologique par conservation des parasitoïdes : la diversification des ressources par la diversification culturale

On distingue classiquement trois types de lutte biologique pour lesquelles les parasitoïdes peuvent être utilisés : (1) Une espèce peut être introduite dans une nouvelle zone géographique pour opérer la régulation d'un ravageur exotique n'ayant pas d'ennemis naturels autochtones (i.e. lutte biologique par introduction) ; (2) des parasitoïdes peuvent être élevés en nombres et relâchés pendant une période précise de la saison pour opérer un contrôle temporaire sur les ravageurs (i.e. lutte biologique par inondation) ; (3) l'environnement des cultures peut être modifié pour favoriser les populations de parasitoïdes locales et spontanées (i.e. lutte biologique par conservation) [Van Driesche & Bellows 2012 ; Bellows & Fisher 1999].

Dans le cas de la régulation biologique par conservation, une manipulation judicieuse et efficace des ressources trophiques présentes dans l'environnement des cultures peut être un levier pour accroître l'abondance des populations de parasitoïdes. Parmi les différentes approches et mesures explorées, la fourniture de ressources trophiques complémentaires et supplémentaires aux parasitoïdes via la diversification végétale est l'une des principales voies [Heimpel & Mills 2017 ; Heimpel & Jervis 2005 ; Wäckers 2005]. L'apport des deux ressources complémentaires essentielles à ces agents de lutte contre les ravageurs est particulièrement visé : de la nourriture sucrée pour leur alimentation et des hôtes pour leur reproduction. Cela implique une connaissance fine des paramètres influençant leur comportement d'exploitation de ces ressources, l'exploitation maximale de la ressource en hôtes-ravageurs étant l'objectif visé pour un contrôle biologique efficace. À l'échelle parcellaire, la diversification culturale peut se manifester par diverses pratiques : association culturale, agroforesterie, couverts végétaux, cultures d'inter-rang, banques de coléoptères (*beetle banks*), etc. [Beillouin et al. 2021 ; Hufnagel et al. 2020 ; MacLeod et al. 2004].

3.2.1. Hypothèse d'approvisionnement en nectar et contrôle biologique

En ce qui concerne les parasitoïdes, l'un des mécanismes se rattachant à l'hypothèse des ennemis de Root est que leur abondance, longévité et activité sont favorisées par l'abondance accrue en ressources glucidiques comme le nectar (les insectes phytophages ne produisent pas tous du miellat) dans les habitats complexes [Heimpel & Jervis 2005 ; Wratten et al. 2003 ; Root 1976]. La nourriture sucrée prolonge effectivement la durée de vie et tend à augmenter la fécondité des

parasitoïdes : autrement dit, manger améliore leur fitness (voir Partie 2). C'est pourquoi Heimpel & Jervis [2005] proposent « l'hypothèse d'approvisionnement en nectar pour les parasitoïdes » ('parasitoid nectar provision hypothesis') comme une déclinaison de l'hypothèse des ennemis de Root. Cette hypothèse suppose que la présence de plantes libérant du nectar peut améliorer l'efficacité du contrôle biologique des ravageurs par les parasitoïdes en leur apportant du nectar. Ils listent ainsi quatre présupposés principaux pour que cette hypothèse soit validée (voir aussi [Gurr et al. 2003]):

- (1) la majorité des cultures pures cultivées de manière conventionnelle sont dépourvues de sources de nectar, ou elles sont en très faibles quantités et constituées de la végétation spontanée qui résistent aux traitements chimiques ou qui se développe en bordures des parcelles ;
- (2) les parasitoïdes vivent plus longtemps et attaquent plus d'hôtes après avoir mangé des sources glucidiques ;
- (3) beaucoup d'espèces de parasitoïdes mangent du nectar dans leur environnement ;
- (4) la consommation de nectar par les parasitoïdes ne compromet pas l'attaque des hôtes (à l'inverse de l'apport en hôtes alternatifs, voir 3.1.2.).

Pour être appliqué en agronomie et aboutir à un succès du contrôle biologique opéré par les parasitoïdes, l'apport de plantes nectarifères doit déclencher la succession d'événements suivant : (1) les parasitoïdes localisent et s'approchent de la source en nectar → (2) le nectar est disponible et les parasitoïdes peuvent s'alimenter selon leurs besoins → (3) la prise de nectar augmente le succès reproducteur des parasitoïdes → (4) le taux de parasitisme augmente → (5) la population d'hôtes est réduite → (6) la population d'hôtes baisse en dessous du seuil économique souhaité [Wratten et al. 2003]. Tout effet provoquant l'interruption d'un de ces processus compromet la réussite complète de cette approche, qui est également soumise à la variation temporelle de la disponibilité en nectar et des paramètres influençant sa libération par les plantes (voir 2.2.1.).

Ainsi, de nombreux modes (programmes d'aménagement) de diversification végétale ont été proposés pour apporter du nectar floral ou extrafloral aux parasitoïdes dans ou à proximité des parcelles cultivées, à l'aide de plantes cultivées (récoltées ou pas) ou non [Heimpel & Jervis 2005]. L'un des arrangements les plus étudiés est la bande fleurie, implantée soit en bordure de parcelles, soit en couverture ou culture en inter-rang dans les vergers ou vignobles, ou encore au sein d'une culture pure. Plusieurs études ont montré que la présence de bandes fleuries (composées d'une seule espèce de plante ou de plusieurs) ou de plantes produisant du nectar extrafloral dans un agroécosystème augmente l'abondance des ennemis naturels, notamment les parasitoïdes [de Pedro et al. 2020 ; Pollier et al. 2018 ; Jamont et al. 2014 ; Balmer et al. 2013 ; Berndt et al. 2002]. D'autres pratiques que les bandes fleuries ont été testées et sont aujourd'hui appliquées, comme les associations de culture entre une plante non nectarifère (exemple : une céréale) et une plante produisant du nectar floral ou extrafloral (voir 3.3.), ou encore, dans des cultures sous serres ou en hors-sol, l'introduction de plantes de service [Payton Miller & Rebek 2018 ; Ben-Issa et al. 2017 ; Kishinevsky et al. 2017 ; Frank 2010]. D'autres formes d'application ont été développées, comme l'application directe de solutions sucrées [Rogers & Potter 2004]. Certaines études ont montré un effet bénéfique de l'approvisionnement en nectar sur la réduction des populations de ravageurs [Tougeron et al. 2022 ; Pollier et al. 2018 ; Bischoff et al. 2016]. D'autres n'ont en revanche pas montré d'effet positif de l'apport de nectar sur les populations d'ennemis naturels [Jeavons et al. 2022 ; Heimpel & Jervis 2005 ; Baggen & Gurr 1998 ; Bigger & Chaney 1998]. Cette variabilité des résultats conduit à s'interroger sur les facteurs du succès de cet aménagement. L'effet du contexte est souvent mis en avant : dans les paysages diversifiés, les ressources pourraient être non limitantes

et l'apport de ressources inutile pour augmenter la régulation des ravageurs [Jones et al. 2017 ; Tschamntke et al. 2016]. À l'inverse, l'apport de ressources via la diversification à l'échelle locale pourrait ne pas être décelable parce que les populations d'ennemis naturels seraient trop faibles [Concepción et al. 2012 ; Rusch et al. 2011 & 2010]. D'autres facteurs, comme par exemple le choix des espèces de plantes nectarifères implantées ou leur distance à la culture à protéger et leur répartition spatiale, peuvent être impliqués dans la réussite de cette approche [Lu et al. 2014].

La portée spatiale de l'approvisionnement en nectar sur l'activité de ponte des parasitoïdes en cultures céréalières a été évaluée, notamment par Tylianakis et al. [2004]. Ces auteurs ont montré que la proportion de pucerons *Metopolophium dirhodum* (Walker) [Hemiptera : Aphididae] parasités par *Aphidius rhopalosiphii* de Stefani-Perez [Hymenoptera : Braconidae] diminue drastiquement dès que la distance séparant les pucerons de la bande florale la plus proche atteint une dizaine de mètres (Figure 6).

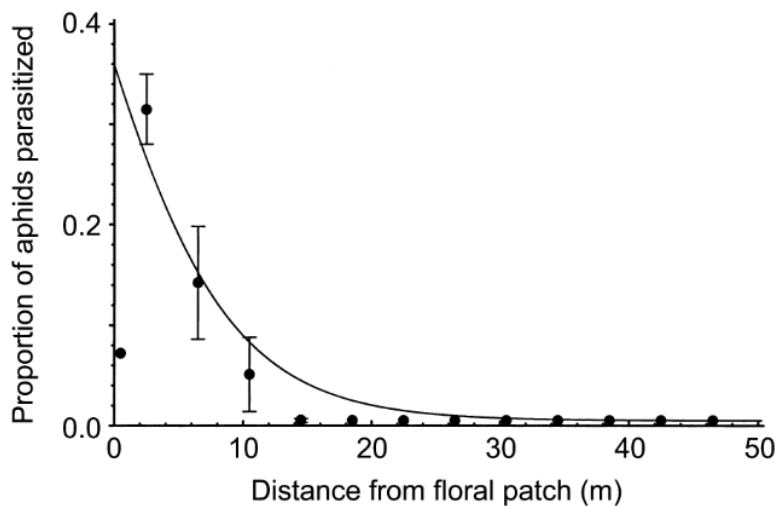


Figure 6. Proportion de pucerons parasités en fonction de la distance à la bande fleurie [Tylianakis et al. 2004]

Peu d'études se sont intéressées à la portée spatiale de l'apport en nectar en vergers. Brown & Mathews [2008] ont constaté en verger de pommiers un effet positif de la présence de pêcheurs libérant du nectar extrafloral sur le contrôle biologique des pucerons *Aphis spiraeicola* Patch [Hemiptera : Aphididae] par les prédateurs et les parasitoïdes mais sur une portée de 3 mètres seulement.

L'apport de ressources glucidiques pour les parasitoïdes peut parfois se traduire par un accroissement du taux de parasitisme des ravageurs ciblés mais dans une mesure insuffisante pour répondre aux attentes économique des agriculteurs. Cette approche repose en effet sur le présupposé que les parasitoïdes consomment du nectar et que les sources de nectar manquent dans les cultures. Cependant, des études récentes ont montré que les parasitoïdes s'alimentaient beaucoup de miellat en présence de ravageurs en produisant comme les pucerons [Luquet et al. 2021a ; Tena et al. 2016 ; Vollhardt et al. 2010].

Une meilleure connaissance des comportements alimentaires des parasitoïdes, dont les mouvements ne sont pas faciles à suivre sur le terrain du fait de leur petite taille, semble nécessaire pour concevoir des aménagements efficaces pour la fourniture de

ressources aux parasitoïdes fondés sur la diversification végétale. Déterminer s'ils consomment du nectar et à quelle fréquence nous permettrait d'anticiper l'intérêt de fournir des plantes nectarifères pour stimuler leur activité de ponte. Toutefois, il n'y a pas que la ressource en nectar qui peut être limitante pour les parasitoïdes dans les parcelles agricoles.

3.2.2. L'apport d'hôtes alternatifs

Beaucoup de parasitoïdes passent l'hiver sous forme de diapause. Dans le cas des parasitoïdes de pucerons, on parle de momies de pucerons diapausantes : l'exosquelette du puceron-hôte mort contient le parasitoïde en diapause [Leather et al. 1995 ; Tauber et al. 1986]. La présence d'hôtes, ravageurs ou non, leur est indispensable pour réaliser leur cycle annuel, leur permettre d'hiverner à proximité des parcelles et d'arriver suffisamment tôt en début de saison afin d'augmenter leur densité et d'obtenir un potentiel de régulation suffisamment élevé pour le contrôle biologique [Neuville et al. 2016]. Cependant, dans les cultures pures, la diversité d'hôtes exploitables est souvent réduite à une seule espèce, l'espèce considérée comme nuisible. En début de saison, la présence précoce de nectar peut certes s'avérer utile pour prolonger la durée de vie des parasitoïdes, mais sans hôtes pour se reproduire il sera difficile d'augmenter leur population. L'une des pratiques proposées pour faire face à cette contrainte en culture pure est l'apport d'hôtes alternatifs, c'est à dire des hôtes appartenant à des espèces exploitées par les mêmes espèces de parasitoïdes que celles attaquant les ravageurs cibles [Starý 1986 & 1983]. Cette possibilité est suggérée par plusieurs études en laboratoire ayant montré qu'élever un parasitoïde sur un hôte n'affecte pas sa capacité à parasiter une autre espèce (en l'occurrence, le ravageur ciblé) de manière efficace [Vafaie et al. 2013 ; Zepeda-Paulo et al. 2013 ; Ohta & Honda 2010 ; Messing & Rabasse 1995]. D'autres études, en revanche, mettent en garde quant au succès de cette pratique : il existe souvent une structuration génétique intraspécifique liée à l'hôte chez les espèces de parasitoïdes décrites comme capables de se développer sur plusieurs espèces d'hôtes [Derocles et al. 2019 ; Messing & Rabasse 1995 ; Cameron et al. 1984]. Une espèce est parfois composée d'un ensemble de populations spécialisées pour une espèce d'hôte, ce qui limite fortement les capacités de transfert [Derocles et al. 2016]. D'autre part, le phénomène de fidélité à l'hôte, c'est-à-dire l'apprentissage précoce de stimuli associés à l'hôte et la préférence acquise pour le complexe plante-hôte d'origine, limite les échanges entre les hôtes alternatifs et les hôtes à réguler même chez les espèces généralistes pour lesquelles une structuration génétique n'a pas été identifiée [Luquet et al. 2020 ; Powell & Wright 1988]. Il faut donc choisir judicieusement la ou les espèce(s) de parasitoïdes ciblée(s) pour agir sur les populations de l'hôte ravageur, de même que la ou les espèce(s) d'hôtes alternatifs, l'idéal étant de sélectionner une espèce hôte pour laquelle les parasitoïdes ont moins d'affinité que pour le ravageur mais qui permet leur développement avec succès [Heimpel & Mills 2017]. Dans la majorité des cas, l'apport d'hôtes alternatifs n'est pas réalisé directement, mais repose sur l'introduction d'une plante hôte de l'espèce d'hôtes alternatifs sélectionnée. Ainsi le choix de l'hôte alternatif se double du choix de la plante sur laquelle il va se développer, de préférence plus précocement que le ravageur, et qui ne doit pas attirer d'autres ravageurs de la culture à protéger [Heimpel & Mills 2017 ; Saeed et al. 2015 ; Corbett & Plant 1993].

L'apport en hôtes alternatifs est réalisé au moyen de bandes de végétation, de plantes de service ou d'une culture associée [Saeed et al. 2015 ; Naveed et al. 2007 ; Van Lenteren & Woets

1988]. Un exemple de succès du recours à un hôte alternatif pour le contrôle biologique par conservation est fourni par celui du parasitoïde *Anagrus epos* (Osborn) [Hymenoptera : Mymaridae] dans les vignobles attaqués par la cicadelle *Erythroneura elegantula* (Osborn) [Homoptera: Cicadellidae]. La plantation de pruniers (*Prunus domestica* L.) à proximité des vignobles permet aux parasitoïdes de passer l'hiver dans les œufs de cicadelles d'une espèce d'hôte alternative, *Edwardsiana prunicola* (Edwards) [Homoptera : Cicadellidae], et donc d'être en densités suffisantes tôt dans la saison pour réguler efficacement les populations de la cicadelle ravageuse [Murphy et al. 1998]. La portée spatiale de l'effet positif des pruniers comme réservoirs d'hôtes alternatifs a été estimée à plus de 125m, qui est la distance maximale testée dans cette étude [Murphy et al. 1998]. Cependant, à part dans cette étude, la portée spatiale de l'effet de l'apport d'hôtes alternatifs sur les taux de parasitisme du ravageur ciblé a été peu étudiée.

Que ce soit par l'apport de nectar ou d'hôtes alternatifs, l'objectif de ces pratiques est d'améliorer le contrôle biologique par les parasitoïdes en diversifiant la végétation pour y apporter les ressources limitantes. Si l'effet de la diversification végétale sur les sources de nectar et d'hôtes alternatifs a été étudiée à de nombreuses reprises, à plusieurs échelles, la complémentarité entre ces deux pratiques et leur possible effet synergique sur le contrôle biologique par conservation, surtout lorsque ces deux ressources sont combinées dans un même espace, n'a pas encore été beaucoup explorée [Thies & Tschardt 1999].

Hormis leur effet bénéfique sur la régulation des ravageurs, les bandes fleuries ou plantes de service en bordures de parcelle représentent un coût pour un agriculteur, que ce soit en serres, en maraîchage, en vergers ou en cultures de plein champ, et n'apportent pas d'avantages autres à la culture (excepté éventuellement un service de pollinisation renforcé). L'association culturale, en revanche, fait intervenir une culture en simultané avec la culture ciblée par un ravageur, et présente de nombreux avantages en termes agronomiques, en plus de permettre d'apporter les ressources trophiques essentielles aux parasitoïdes par une diversification culturale judicieusement maîtrisée.

3.3. Les cultures associées : un agroécosystème diversifié présentant de multiples intérêts écologiques

L'association culturale consiste en la culture de deux espèces végétales ou plus sur une même parcelle agricole pendant tout ou partie de la saison (i.e. de l'année) [Vandermeer 1989 ; Andrews & Kassam 1976]. Bien qu'utilisée depuis des siècles, l'association culturale n'est un sujet de recherche important en agronomie que depuis les années 1980/1990 [Stomph et al. 2020]. Initialement, elle a d'abord été conçue comme une mesure pour augmenter les rendements des cultures des petits producteurs n'ayant pas les moyens de traiter ni d'amender chimiquement leurs parcelles, et ainsi de permettre une agriculture écologiquement intensive [Himmelstein et al. 2017 ; Waddington et al. 2007]. En effet, utilisée communément dans les pays en voie de développement, l'association culturale dans les pays développés avait fortement régressé suite à l'intensification de l'agriculture et la tendance à la culture pure, pour plusieurs raisons : simplicité de gestion et de mécanisation, meilleure adaptation à la fourniture de produits purs pour l'industrie agroalimentaire, meilleure définition de la réglementation pour l'usage des produits phytosanitaires, meilleure prise en compte des politiques d'aides financières [Malézieux et al. 2009]. Dans les cultures associées, l'augmentation de rendement est la conséquence de plusieurs processus qu'engendre la combinaison de deux ou plusieurs cultures, qui peuvent être complémentaires : l'amélioration de l'exploitation de la ressource hydrique, des nutriments ou de la radiation solaire par les plantes, la réduction de l'érosion du sol, la réduction de la pression en ravageurs (par effet *bottom-up* et *top-*

down) et, dans le cas des associations avec les légumineuses, l'augmentation de la disponibilité en azote du sol [Himmelstein et al. 2017 ; Bedoussac et al. 2015 ; Hauggaard-Nielsen & Jensen 2005 ; Vandermeer 1989]. Ces processus sont aujourd'hui très recherchés par les pays développés, en particulier en agriculture biologique dans le cadre de la transition agroécologique [Bedoussac et al. 2015]. Ainsi, il existe une grande diversité d'associations possibles, impliquant tous les types de cultures : cultures maraîchères, vergers, cultures céréalières, agroforesterie, ... [Malézieux et al. 2009]. Un exemple classique et très étudié d'association en agroforesterie est la culture de caféiers à l'ombre d'arbres destinés à la production de bois de construction, qui permet une meilleure synchronisation du remplissage et de la maturation des grains de cafés, améliorant ainsi leur qualité et le rendement total [Muschler 2001].

Le contrôle des adventices, des pathogènes et des ravageurs qui s'établit dans les cultures associées est l'un des processus principaux permettant d'augmenter leur rendement par rapport aux cultures pures. Cette régulation résulte, d'une part, d'un effet *bottom-up* direct de l'association (e.g. : gêne liée à l'architecture du couvert végétal, difficulté d'accès à la plante hôte, répulsion olfactive pour les ravageurs; compétition, allélopathie dans le cas des adventices) ou d'un effet *top-down* indirect résultant de l'attraction d'ennemis naturels (lutte contre les ravageurs, voire contre certains pathogènes) ou d'herbivores (dans le cas du contrôle des adventices) [Brooker et al. 2015 ; Finch & Collier 2012 ; Letourneau et al. 2011]. Par exemple, l'association en bandes alternées de pomme de terre avec du blé ou du trèfle permet de retarder l'infection par le champignon (oomycète) phytopathogène *Phytophthora infestans*, responsable du mildiou de la pomme de terre, l'une des principales maladies de cette culture dans le monde [Bouws & Finckh 2008].

L'émergence de l'association culturale dans les pays développés s'inscrit dans le contexte actuel de réduction des intrants, fertilisants ou produits phytosanitaires. Les associations entre céréales et légumineuses sont les plus répandues à l'échelle mondiale, tout particulièrement en agriculture biologique [Bedoussac et al. 2015 ; Yu et al. 2015 ; Malézieux et al. 2009]. Les légumineuses présentent de nombreux intérêts écologiques (efficacité du captage de la lumière et de l'eau, amendement en azote organique assimilable par fixation) qui permettent, notamment, d'augmenter la concentration protéique et le nombre total de grains des céréales cultivées en association [Bedoussac et al. 2015 ; Brooker et al. 2015 ; Altieri et al. 2012]. S'ajoute à ces bénéfices le potentiel de régulation des herbivores (*bottom-up* et *top-down*) en culture de céréales et qui intéresse davantage aujourd'hui les agriculteurs du fait de l'interdiction croissante du recours à certains produits phytosanitaires [Malézieux et al. 2009]. Le contrôle biologique des populations de pucerons, insectes hémiptères hétérométaboles dont une centaine d'espèces sont considérées comme nuisibles et vectrices de phytopathogènes (virus, phytoplasmes et autres), est recherché notamment à travers les associations céréales-légumineuses pour réguler les pucerons des céréales [Boivin et al. 2012 ; Brewer & Elliott 2004]. D'une part, parce que l'association peut perturber la colonisation de la parcelle par les pucerons, ces derniers se reposant sur des signaux visuels et olfactifs pour trouver leur plante-hôte. À l'échelle du territoire, les pucerons identifient les plantes par contraste du vert sur le fond brun du sol : l'association peut perturber cette reconnaissance [Hook & Johnson 2003]. À l'échelle de la parcelle, une récente étude en laboratoire a montré que la découverte du blé par le puceron *Sitobion avenae* Fabricius [Hemiptera : Aphididae] était significativement compromise par son association avec du trèfle (effet *bottom-up*) [Mansion-Vaquié et al. 2019]. D'autre part, les pucerons ont de nombreux ennemis naturels, dont des prédateurs spécialisés ou polyphages comme les coccinelles ou les carabes, et de nombreuses espèces de parasitoïdes pouvant être favorisés dans les cultures associées. Par exemple, l'espèce *S. avenae* s'attaquant aux épis de céréales est parasitée par au moins 11 espèces de parasitoïdes connues [Traugott et al. 2008].

L'effet *top-down* de l'association culturale a donc le potentiel de réduire la pression des pucerons ravageurs, notamment en cultures de céréales, par l'apport de cultures fleuries ou nectarifères comme certaines légumineuses et, par conséquent, l'augmentation du nombre et de la diversité des ressources trophiques disponibles pour les ennemis naturels des pucerons [Brennan 2013 ; Ma et al. 2007]. Pourtant, une diminution dans l'abondance des pucerons des céréales n'est pas toujours observée dans les associations céréales-légumineuses, de même que dans d'autres types d'associations culturales [Jeavons et al. 2022].

3.4. L'arrangement spatial des associations céréales/légumineuses : optimisation de la distance hôte-nourriture et maximisation du parasitisme pour une régulation efficace des pucerons

Mathews et al. [2007] ont montré que la sécrétion de nectar extrafloral parvenait à elle-seule à réguler efficacement la population de ravageurs du pêcher grâce à son pouvoir d'attraction sur des fourmis et parasitoïdes. Cependant, on observe régulièrement une insuffisance du contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes dans les cultures associées. L'explication peut se trouver dans le rapport des parasitoïdes aux différentes ressources disponibles dans ces associations et à leurs propriétés. Par exemple, à l'aide d'une légumineuse nectarifère comme la vesce *Vicia sativa* L., la fève *Vicia faba* L. ou la féverole (*V. faba var. minor*), on peut apporter du nectar extrafloral supposé de qualité dans une culture céréalière : le nectar extrafloral de légumineuses est connu pour être consommé par les parasitoïdes et améliorer leur fitness [Jamont et al. 2013 ; Bugg et al. 1989 ; Koptur & Lawton 1988]. Or, cette association n'est pas suffisante pour augmenter le contrôle biologique des pucerons : il est possible que, dans une association céréale-légumineuse, la disponibilité du nectar varie selon la répartition spatiale de la légumineuse, et que les parasitoïdes rencontrent des difficultés pour localiser le nectar extrafloral [Géneau et al. 2013]. Cela expliquerait en partie qu'une étude ait récemment constaté qu'ils se nourrissaient en plus grande proportion de miellat que de nectar dans une association blé-féverole en mélange total [Luquet et al. 2021a]. Le mélange total entre les plants de blé et les plants de féveroles ont pu perturber ou masquer les signaux olfactifs des parasitoïdes. On peut supposer qu'une structuration spatiale plus ordonnée entre les blés et les féveroles pourrait simplifier la localisation des sources de nectar et augmenter la prise alimentaire afin de faciliter les échanges entre ressources par les parasitoïdes. L'arrangement spatial fait varier la distance minimale entre les ressources : cette distance peut être prise en compte par les parasitoïdes dans leur choix d'exploiter du nectar ou du miellat ou des hôtes.

Quelle influence a l'arrangement spatial des cultures associées sur le choix de la ressource trophique à exploiter et sur l'efficacité d'exploitation par les parasitoïdes, et par conséquent sur leur efficacité à contrôler la population d'un ravageur ? Plus précisément, existe-t-il un arrangement spatial dans les cultures associées permettant d'optimiser le comportement d'approvisionnement des parasitoïdes et ainsi obtenir un meilleur contrôle biologique ?

Les principaux types d'arrangements spatiaux des cultures associées sont les bandes alternées (*strip intercropping*, plusieurs rangs constituent une bande), les rangs alternés (*row intercropping / alternate row*), et le mélange total (*mixed / total mixture*). La fréquence d'adoption de ces différents types d'arrangements dans les cultures associées varie entre autres selon les pays, les plantes cultivées et le niveau de mécanisation de l'exploitation, ce qui pourrait permettre de comparer les effets de la distribution spatiale des cultures associées sur différents services écosystémiques, dont le contrôle biologique (Figure 7) [Yu et al. 2015].

L'effet de l'arrangement spatial des cultures associées a été étudié à plusieurs reprises, mais avec comme principales variables d'intérêt le rendement ou la régulation *bottom-up*, et comme mécanismes étudiés l'efficacité d'exploitation de la ressource hydrique et en nutriments, ou l'architecture du couvert et son rôle sur la protection de la culture principalement ciblée par des ravageurs [Mansion-Vaquié et al. 2019 ; Brennan 2016 ; Muoneke & Asiegbu 1997 ; Ogenga-Latigo et al. 1992 ; Singh 1981].

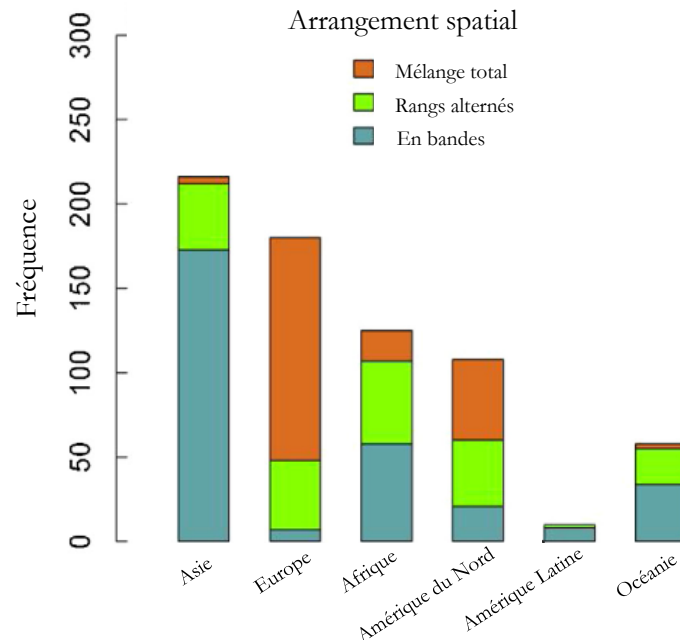


Figure 7. Proportion des types d'arrangements spatiaux adoptés pour la distribution spatiale des cultures associées selon les continents (sur un échantillon prélevé parmi 3313 études entre 1978 et 2012) [Figure adaptée depuis Yu et al. 2015].

Dans le cas de la régulation *top-down* des ravageurs de culture, peu d'études se sont penchées sur la question de l'influence de l'arrangement spatial sur le comportement d'alimentation des parasitoïdes et le contrôle biologique. Brennan [2016] a comparé deux densités et deux arrangements spatiaux entre alysse *Lobularia maritima* (L.) Desv. et brocoli *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck, toutes deux des Brassicacées. Bien qu'il n'ait pas dénombré les populations de syrphes, parasitoïdes et pucerons dans les cultures, il a observé un léger effet positif sur le rendement en brocoli de l'arrangement disposé en plantes alternées sur le rang par rapport à une disposition en rangs alternés, qu'il a attribué à un meilleur contrôle des pucerons du brocoli par les ennemis naturels. En revanche, Vollhardt et al. [2010] ont modélisé et comparé l'effet de trois dispositions de bandes fleuries différentes au niveau d'une culture céréalière (en bordure de parcelle, en bandes ou en répartition aléatoire dans la parcelle) et n'ont trouvé un effet de la distribution spatiale des fleurs sur la régulation des pucerons des céréales par les parasitoïdes qu'à faible densité de pucerons, qui était plus élevé dans le cas de la répartition aléatoire des fleurs par rapport aux deux autres arrangements. À densité de pucerons élevée, leur modèle suggère que les parasitoïdes consomment principalement le miellat des pucerons [Vollhardt et al. 2010]. De plus, leur étude de terrain comparant la proportion de couverture par des fleurs en bordures de parcelles de blé sur la densité de pucerons du blé corroborait les prédictions de leur modèle et n'ont montré aucun effet positif de la couverture fleurie sur la régulation des pucerons de blé à proximité [Vollhardt et al. 2010]. Pourtant, des études ont bien révélé un effet positif de la proximité des ressources en nectar

floral ou extrafloral sur l'attraction des parasitoïdes et sur la régulation de ravageurs en champ [Tougeron et al. 2022 ; Banks & Gagic 2016 ; Song et al. 2010 ; Lee & Heimpel 2008 ; Tylianakis et al. 2004].

Par son effet sur les comportements de dispersion et d'exploitation de l'habitat par les parasitoïdes, l'arrangement spatial des ressources trophiques devrait influencer l'efficacité du contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes dans un système d'association culturale. Cette question n'a cependant encore reçu qu'une attention réduite et reste à élucider.

4. Objectifs de la thèse

Cette thèse propose d'explorer l'influence de la distance entre les hôtes et la nourriture sur le comportement d'exploitation des ressources par des parasitoïdes de pucerons et ses conséquences en termes de régulation des pucerons dans des agroécosystèmes où les ressources sont distribuées de manière hétérogène dans le temps et dans l'espace. Elle se concentre sur l'association culturale, une pratique encore peu appliquée par les grandes exploitations, en particulier sur des grandes surfaces comme les cultures de plein champ et les vergers. En plus d'apporter des bénéfices en termes agronomiques, les cultures associées ont le potentiel de réduire le recours aux produits phytosanitaires ou aux engrais chimiques, deux usages aujourd'hui très critiqués pour leurs conséquences environnementales et dont les bénéfices à long terme sont remis en question. Ces associations peuvent notamment permettre via la diversification végétale d'apporter des ressources trophiques complémentaires ou supplémentaires limitantes dans les cultures pures pour les ennemis naturels. En effet, les cultures céréalières sont en général dépourvues d'une ressource trophique très bénéfiques pour les parasitoïdes : le nectar. Dans les vergers, c'est la période de production du nectar (floral ou extrafloral) par les arbres fruitiers qui est soit trop précoce soit trop tardive pour les parasitoïdes. La conception d'associations de culture avec des plantes productrices de nectar peut permettre l'apport de ces ressources trophiques directement au sein des cultures, pour favoriser les populations de parasitoïdes et leur service de régulation des ravageurs (contrôle biologique par conservation). Parmi les différentes options à prendre en considération pour la création de tels systèmes de culture, le choix de l'implantation spatiale des deux cultures est déterminant, mais assez peu étudié. Il est donc nécessaire de déterminer les motifs ou arrangements spatiaux permettant d'optimiser le service de régulation des ravageurs.

Financée par le CPER de la région Pays de la Loire intitulé « PARASPACE », cette thèse a participé à chercher des arrangements spatiaux permettant de promouvoir l'association culturale en Europe et dans le monde, l'objectif principal du programme européen H2020 ReMIX (Redesigning European cropping systems based on species MIXtures : <https://www.remix-intercrops.eu/>) dans lequel elle s'inscrit. Le projet ReMIX vise en effet à s'extraire de la dépendance aux intrants par le développement de systèmes de culture plus résilients et diversifiés, basés sur des principes agroécologiques mettant à profit les bénéfices liés au mélange d'espèces végétales. Pour cela, il propose d'explorer plusieurs approches telles que la mobilisation de connaissances sur les interactions entre plantes pour augmenter la productivité, l'identification de traits déterminants pour la sélection variétale et pour améliorer la résistance à différents stress, le développement d'outils pour l'aide à la gestion d'exploitation par les agriculteurs, et la démonstration des avantages conférés par les mélanges végétaux par l'amélioration de différents services écosystémiques qu'ils induisent (descriptif complet : <https://cordis.europa.eu/project/id/727217/fr>). C'est dans ce

dernier axe que s'inscrivent ces travaux de thèse, centrés sur le service de régulation des ravageurs (pucerons) par les ennemis naturels (parasitoïdes).

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse proposent d'acquérir et mobiliser des connaissances fondamentales sur les stratégies d'exploitation des ressources trophiques par des organismes tels que les parasitoïdes pour identifier des leviers d'amélioration du service écosystémique de contrôle biologique pour la protection des cultures. Dans un premier temps, à l'échelle individuelle, nous avons cherché à mieux connaître les besoins alimentaires des parasitoïdes, en observant leur fréquence d'utilisation quotidienne de deux ressources complémentaires essentielles pour leur fitness, à savoir des hôtes et du nectar. Nous avons également voulu améliorer notre compréhension de l'intégration des facteurs environnementaux dans les stratégies d'approvisionnement des parasitoïdes, et ce à travers l'étude de la manière dont la distance entre les ressources trophiques influence les choix de celles à exploiter par les parasitoïdes et le temps qu'ils passent à les exploiter. Dans un second temps, à une échelle plus large, nous avons étudié les conséquences de la structuration spatiale des ressources trophiques des parasitoïdes sur leur densité et activité à l'échelle locale. En termes d'application, nous avons testé l'hypothèse d'approvisionnement en nectar pour les parasitoïdes (et son alternative) en observant si la présence de plantes nectarifères au sein des cultures dépourvues de sources de nourriture sucrée générerait une augmentation du parasitisme des pucerons, dans deux systèmes différents : un verger de pruniers avec implantation d'un inter-rang herbacé, et différents arrangements spatiaux d'une association entre une culture céréalière et une légumineuse. D'autre part, ces deux systèmes culturaux ont permis de tester l'hypothèse d'une concentration des individus et de l'activité de parasitisme à l'interface entre les cultures associées, qui constituerait un habitat favorable permettant aux parasitoïdes de minimiser le coût lié au mouvement entre patchs de ressources trophiques. L'objectif final de ces études était de traduire ces connaissances en recommandations pour la conception de systèmes de cultures associées maximisant le service de régulation.

En résumé, nous avons abordé les questions suivantes :

- **Quelles sont les habitudes alimentaires d'un parasitoïde de pucerons, *Aphidius ervi*, et quelle est l'influence de la présence/absence d'hôtes et de la distance entre ses deux ressources complémentaires, les hôtes et le nectar, sur ses comportements d'alimentation et de parasitisme à petite échelle spatiale ?**

CHAPITRE 1

- **L'apport de ressources trophiques complémentaires comme des hôtes alternatifs et du nectar extrafloral attire-t-il les parasitoïdes et permet-il une augmentation de la population et du service de régulation à proximité ? Quelle est la portée spatiale de cet effet en verger ?** CHAPITRE 2

- **Quel est l'impact de l'arrangement spatial de l'association blé-féverole sur la distribution spatiale des ressources trophiques pour les parasitoïdes et ses conséquences en terme de régulation biologique des pucerons ?** CHAPITRE 3

4.1. Influence de la présence d'hôtes et de la distance hôtes-nectar sur les comportements d'alimentation et de parasitisme d'*Aphidius ervi* (chapitre 1)

L'étude du chapitre 1 avait pour objectif de mieux connaître les besoins en alimentation des parasitoïdes, de déterminer l'influence de la présence d'hôtes sur les patrons d'alimentation et l'influence de la distance entre hôtes et nourriture sucrée sur le comportement individuel d'une femelle. Pour cela, nous avons étudié les habitudes alimentaires de femelles *Aphidius ervi*, un parasitoïde de pucerons fréquemment rencontré dans les cultures céréalières, en conditions contrôlées. Nous avons comparé leur comportement alimentaire et leur comportement de parasitisme en fonction de la distance hôtes – nectar, à une échelle spatiale fine inférieure au mètre, pour reproduire le contexte d'une association culturale entre orge (source d'hôtes) et féverole (source de nectar) en rangs alternés ou en bandes fines (deux arrangements spatiaux que nous avons reproduits en mini-parcelles dans l'expérience du chapitre 3). Deux arrangements spatiaux tels que des rangs alternés ou des bandes n'ont pas le même degré de distance entre les ressources trophiques pour les parasitoïdes : dans le premier cas, les deux types de culture, et par conséquent les deux types de ressources trophiques disponibles pour les parasitoïdes, sont toujours très proches ; dans une configuration en bandes, les deux types de culture sont moins connectés et les ressources trophiques des parasitoïdes plus ou moins éloignées selon la largeur des bandes. Une technique d'enregistrement vidéo par détection de mouvement nous a permis de déterminer la fréquence alimentaire des femelles parasitoïdes, en présence (deux distances hôtes-nectar testées) et en absence de pucerons hôtes dans leur environnement. Le comportement de parasitisme a également été filmé, et le nombre de momies final compté, selon les deux distances hôtes-nectar testées.

Ces observations nous ont permis de prédire leurs besoins réels en nectar dans des parcelles de cultures associées, et d'étudier l'influence de la proximité entre nectar et hôtes sur le succès reproducteur des parasitoïdes.

4.2. Effet de la complémentarité des ressources 'hôtes alternatifs' et 'nectar' apportées aux parasitoïdes et portée spatiale d'un aménagement visant à améliorer le contrôle biologique par conservation des pucerons (chapitre 2)

Dans le chapitre 2, notre objectif était d'étudier l'effet de la ségrégation spatiale des ressources trophiques sur le comportement d'exploitation des parasitoïdes à une échelle plus large, et plus particulièrement d'évaluer si la distance entre les ressources trophiques influence le succès reproducteur des parasitoïdes (*i.e.*, leur service de régulation). À travers cette expérience, nous avons évalué l'effet de la combinaison de deux pratiques visant à augmenter la densité locale des parasitoïdes pour améliorer le contrôle biologique des pucerons : l'apport de nectar extrafloral et l'apport d'hôtes alternatifs. Ces approvisionnements ont été mis en place grâce à l'implantation d'orge pour les hôtes alternatifs, de vesce pour le nectar extrafloral, et du mélange des deux pour tester la complémentarité de ces ressources, en inter-rang dans un verger de pruniers. Parallèlement, nous avons évalué l'efficacité de chaque type d'approvisionnement (ressources séparées et ressources combinées) ainsi que leur portée spatiale sur les populations de pucerons ravageurs des pruniers et sur le parasitisme de ces pucerons ravageurs.

Cette expérimentation en vergers nous a ainsi permis de tester la capacité des parasitoïdes à exploiter plusieurs ressources supplémentaires, autrement dit les différentes espèces de pucerons présentes dans les différents types de végétation (l'orge et la vesce au sol, puis les pruniers), ainsi

que la dynamique temporelle de l'exploitation de ces ressources. Exploiter les pucerons et le nectar sur les plantes herbacées au sol en début de saison, en l'absence des ravageurs, pourrait permettre d'augmenter la densité et le potentiel de régulation, avant l'exploitation des pucerons ravageurs dès leur arrivée sur les arbres fruitiers.

4.3. Améliorer le contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes dans les cultures associées en déterminant l'arrangement spatial optimisant la distribution des ressources trophiques 'hôtes' et 'nectar' (chapitre 3)

L'étude de la combinaison d'un mélange entre une culture apportant des hôtes et une culture apportant du nectar dans le chapitre 2 a permis de faire le lien avec l'expérience suivante, qui consistait à approfondir notre compréhension de l'influence de la distribution spatiale des ressources trophiques disponibles pour les parasitoïdes sur leur capacité à exploiter efficacement ces ressources, en recherchant notamment la distribution spatiale maximisant le succès reproducteur.

Dans l'expérience du chapitre 3, nous avons implanté des petites parcelles au sein d'une vaste parcelle de blé avec quatre arrangements spatiaux différents d'une association blé-féverole représentant chacun un éloignement relatif entre les plantes de blé et les plantes de féveroles et des longueurs de l'interface blé-féverole différentes. Ainsi, ces arrangements spatiaux ont permis d'établir différentes configurations spatiales entre les ressources trophiques des parasitoïdes, plus particulièrement entre le nectar extrafloral libéré par les plantes de féverole et les différentes espèces de pucerons se nourrissant de chaque type de culture. Nous avons suivi et comparé la libération du nectar par les féveroles dans le but de déterminer si un arrangement spatial lui était plus favorable qu'un autre. Afin de déterminer l'effet de l'arrangement spatial sur le contrôle biologique des pucerons, nous avons échantillonné les populations des principaux pucerons ravageurs des deux cultures ainsi que leur taux de parasitisme, ainsi que les parasitoïdes adultes au niveau des deux types de culture. Enfin, pour estimer l'impact de l'arrangement spatial sur la productivité de chaque culture et pour le mettre en lien avec nos observations sur l'abondance des pucerons et des parasitoïdes, nous avons réalisé une estimation de composantes du rendement de chaque type de culture.

CHAPITRE 1

Article 1 – Habitudes alimentaires d'un parasitoïde de pucerons :
influence de la distance entre hôtes et nectar



Femelle *Aphidius ervi* en train de prélever du nectar extrafloral sur une féverole
(©Lérault, Septembre 2019)

(To be submitted to: *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2022)

Title

Daily feeding habits of an aphid parasitoid: influence of the distance between hosts and nectar

Authors

Louise LÉRAULT^{1,2}, Marine WEISHAAR¹, Johanna BRANGER¹, Pierre-Antoine VIEL¹,
Blas LAVANDERO², Manuel PLANTEGENEST³ and Bruno JALOUX¹

Addresses

¹ UMR IGEPP, L'Institut Agro Rennes Angers, 49000 Angers, France;
louise.lerault@agrocampus-ouest.fr (L.L.); marine.weishaar@agroparistech.fr (M.W.);
johannabranger@hotmail.fr (J.B.); pierre-antoine.viel@inrae.fr (PA.V.)

² Laboratorio de Control Biológico, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Talca,
Talca, Chile; blavandero@utalca.cl (B.L.)

³ UMR IGEPP, Université Rennes 1 & L'Institut Agro Rennes Angers, 35000 Rennes, France;
manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr (M.P.)

Correspondence: bruno.jaloux@agrocampus-ouest.fr (B.J.)

UMR IGEPP, L'Institut Agro Rennes Angers, 49000 Angers, France

Short Title: Daily feeding habits of an aphid parasitoid

Key words: *Aphidius ervi*, commuting, nectar provision, movement detection, feeding
behaviour, daily feeding habits, aphid biological control

Abstract

In the environment, aphid parasitoids must forage for two essential resources: aphid hosts for reproduction, and carbohydrates sources such as honeydew or nectar for survival. Nectar is considered a high-quality food for parasitoids because its consumption increases their longevity, their fecundity, and their flying ability. Most of the time, however, hosts and nectar sources are separated in space, and parasitoids must balance their foraging for hosts and for food. Little is known about their daily feeding habits, and more particularly how often parasitoids feed in order to balance the exploitation of both trophic resources. In this study, we used video camera and a motion detection software to record individual *Aphidius ervi* females under controlled conditions, to determine their feeding activity in the presence or absence of aphid hosts. We assessed the effect of the host-nectar distance at small scale by placing an aphid-infested barley plant close or further away from a nectar-providing field bean plant, and recorded parasitoids feeding and parasitism behaviours. Results indicate that parasitoid feeding behaviour depended on the absence or presence of hosts, but at this small experimental scale, the host-nectar distance had no effect. In the absence of aphids, female *A. ervi* tended to feed twice during the daytime, whereas they fed only once in the treatments with aphids no matter the host-nectar distance. No feeding activity was recorded during the night. The number of attacks was affected by the host-nectar distance, but not the resulting parasitism rate. The consequences for the improvement of conservation biological control of aphids by parasitoids are discussed.

Introduction

Many organisms need to forage for different trophic resources dispersed in the environment during their lifetime, to invest in growth, survival, dispersion or reproduction [Prins & Van Langevelde 2008; Vet et al. 1995]. Foraging strategies have been selected through time to balance the acquisition of the different resources to maximize the fitness of organisms [Green 2006; Pyke 1978; MacArthur & Pianka 1966; Emlen 1966]. Hymenopteran parasitoids are life-history omnivores: they are exclusively carnivorous at the larval stage, and switch to a mainly plant-provided sugar diet at adulthood [Olson et al. 2005; Wäckers 2001; Jervis et al. 1993]. The poor movement capacity of the larvae forces the mother to find herself adequate hosts for her offspring. Female adult parasitoids must forage both for hosts to lay eggs and for carbohydrates to maintain their metabolic needs, to expand their lifespan, to fuel their flight, to mature their eggs and to exploit hosts and ensure their reproduction [Bernstein & Jervis 2008; Jervis 1998; Lewis et al. 1998; Leatemia et al. 1995]. Nectar (floral or extrafloral) is one of the main carbohydrates sources for many parasitoid species [Wäckers 2005; Idris & Grafius, 1995; Bugg et al. 1989]. Its uptake benefits parasitoids in multiple ways, increasing longevity, flight capacity and female fecundity [Araj & Wratten 2015; Winkler et al. 2009; Lee et al. 2004; Wäckers 2001]. Compared to other carbohydrate sources available in their environment, such as hemipteran honeydew, floral or extrafloral nectar has higher positive effect on parasitoids life traits [Lee et al. 2004; Stapel et al. 1997]. Because of their diminutive size, their energy storage capacity is limited, and they must regularly forage for carbohydrates to replenish their energy reserves [Amat et al. 2012; Pelosse et al. 2007; Wanner et al. 2006].

Most of the time, hosts and food are distributed in independent patches dispersed in the environment. Because of the spatial segregation and heterogeneity of trophic resources, nectar-consuming parasitoids must choose to search for food or for hosts. This decision reflects a major trade-off in their decision-making: choosing to search for food, increasing their individual

survival and fecundity and so their future reproduction or to search for hosts, allowing their immediate reproduction. This trade-off forces them to alternately search for food or hosts and to determine when they have to change searching for one resource to focus on the other [Bernstein & Jervis 2008; Desouhant et al. 2005; Krivan & Sirot 1997; Sirot & Bernstein 1996]. This choice between searching for hosts or searching for food depends on many parameters. First, the physiological state of the parasitoid, such as the level of reserve depletion, egg load, oviposition and learning experience, can influence female's response to odours associated with the hosts or food [Stapel et al. 1997; Takasu & Lewis 1993; Lewis & Takasu 1990]. In addition, environmental parameters such as the weather conditions, host and food densities, and the parasitoid perception of these densities, availability and relative distance between resources, can influence its foraging choice [Araj et al. 2011; Schwörer & Völkl 2001; Weisser et al. 1997; Sirot & Bernstein 1996]. All these parameters are integrated by the female in order to make the choice that is expected to maximize her fitness. Optimal foraging models were implemented to predict the foraging decision of female parasitoids, based on their physiological state and the availability and distribution of both trophic resources in the environment [Sirot & Bernstein 1996; Tenhumberg et al. 2006]. These two models had contrasted outcomes when food abundance is low, since Sirot & Bernstein [1996] predicted that parasitoids should not search for food whereas Tenhumberg and al. [2006] predicted that they should always search for food when their reserves are low even if the probability to find it is low. However, they both converge when food is easily available or the probability to find it is high (i.e. when food is not a limiting resource), predicting that parasitoids should always search for food when their reserves get low.

In the cost-benefit balance in terms of fitness, the distance between hosts and nectar sources appears to be determinant, as parasitoids need to cover the energetic costs associated with travel time, as well as their foraging, host finding and oviposition behaviour [Olson et al. 2005]. In addition, the further away a parasitoid moves from a host patch, the lower the

possibility of getting back to such patch, increasing the risk of starvation and predation [Wajnberg 2006]. The distance to the patches of hosts and nectar should thus affect the female's decision to search for hosts or food, her reproductive success and her efficiency in parasitizing hosts. Some studies have evidenced greater abundance and parasitism efficiency of parasitoids near floral strips providing nectar [Pollier et al. 2019; Jamont et al. 2014; Lavandero et al. 2005; Tylianakis et al. 2004]. Despite parasitoid movements of up to 80 meters in small species, parasitism rates were highest close to sugar sources, therefore suggesting that parasitoids tend to reduce their foraging costs through focussing on the interfaces [Lavandero et al. 2005; Tylianakis et al. 2004]. To reach high levels of parasitism, female parasitoids require nearby food sources, which implies that they must feed regularly to commute between the host and the food patches.

There is still a lack of knowledge on the feeding habits of parasitoids. Specifically, on the frequency at which parasitoid females need to feed in order to optimize their time allocation between egg laying or replenishment through nectar uptake. Previous studies on the feeding habits of aphid parasitoids have used various indirect cues. For example, studies quantifying sugars contents in parasitoids caught in the fields by hot anthrone tests suggested a feeding frequency from daily to twice a day [Desouhant et al. 2010; Lee & Heimpel 2008a]. Varying feeding frequency applied to *Aphidius ervi* in the lab showed that the twice-a-day frequency was associated to the highest gain in longevity [Azzouz et al. 2004]. But to our knowledge, no direct observation of the frequency at which parasitoid forage for food, of the temporal structure of these behaviours during the day and of the possible influence of the distance between host and nectar sources have been reported [Vollhardt et al. 2010; Sirot & Bernstein 1996].

Intensive agroecosystems are characterized by a highly structured distribution of hosts and nectar resources. Host colonies are patchily distributed within fields or orchards, whereas sugar sources such as nectariferous plants can be scarce and mainly available outside the field,

especially in intensively managed cereal crops where flowering plants are scarce, due to the use of herbicides for example [Kishinevsky & Keasar 2021; Tentelier et al. 2006; van Alphen et al. 2003; Winder et al. 1999]. Multiple agroecological or conservation biological control (CBC) practices aim at providing food resources to natural enemies including parasitoids, through plant diversification. Providing parasitoids with nectar sources can attract and retain them inside the field, and improve their pest regulation service [Pollier et al. 2018; Jamont et al. 2014; Rogers & Potter 2004]. This can be fulfilled under different spatial distributions, through setting floral pots or flower strips at the border or within the crop or orchard or through intercropping with various spatial arrangements, leading to a large possible range of host-food distances. Improving our understanding on the daily feeding habits of parasitoids, including their feeding frequency, as a function of host-food distance, would help designing systems to improve their ecosystem service of pest regulation [Heimpel & Jervis 2005; Olson et al. 2005; Lewis et al. 1998]. For example, at a small spatial scale, intercrops could be spatially arranged in various ways, in alternative strips or rows, alternation on the row, random mixture, making the host-food distance varying in the intercrop (from meters to decimeters or less), which can affect parasitoid foraging patterns [Layek et al. 2018; Yu et al. 2015]. However, aphid parasitoids are generally small sized, and their movements difficult to follow in the field.

Cereal aphids like *Sitobion avenae* (Fabricius) [Hemiptera: Aphididae] are attacked by several parasitoid species, among which the common species *Aphidius ervi* Haliday [Hymenoptera: Braconidae] [Powell 1982]. Intercropping a cereal crop with faba bean (*Vicia faba* L.) or field bean (*V. faba* L. var. *minor*) is promoted for various benefits, including the provision of extrafloral nectar inside the cereal field to feed natural enemies and to boost pest biological control [Zhang et al. 2019; Jones et al. 2017; Jamont et al. 2013; Tosti & Guiducci 2010]. Assessing whether and how *A. ervi*'s daily feeding habits are affected by increased distance between aphid-infested cereal plants and nectariferous plants, as well as its potential

negative effect on the parasitism rate, will help understanding which spatial arrangement should be recommended to promote parasitoids parasitism activity.

In this study, we investigated the influence of host presence and distance to the nectar source on feeding and parasitism events and their temporal distribution during 24h. We hypothesized that (1) the farther the host-nectar distance is, the more negative the effect on parasitism efficiency would be: parasitoids would either feed less times for longer or more often but for shorter times than for a short host-nectar distance, or when hosts are absent, and (2) in the presence of hosts, parasitism rate should be lower for a larger host-nectar distance. We used a motion detection software with video recording to assess parasitoid female *A. ervi*'s feeding frequency in different situations, under controlled conditions: without hosts; with hosts, a barley pot bearing a colony of cereal aphid *S. avenae*, close to the nectar source; with hosts on barley but further away from the nectar source. The distance range chosen was selected to mimic intercropping system where plants are in alternate rows or strips. We recorded the number of feeding events, their duration and temporal distribution of individual female parasitoids on extrafloral nectaries for 24 hours and, when in the presence of hosts, their parasitism activity.

Materials and methods

Insects and plants.

All insects and plants used for the experiment were reared/grown at 21°C, with a relative humidity of 70% and a 16L: 8D photoperiodicity.

Parasitoids: origin and preparation.

Aphidius ervi females used for tests belonged to a population originating from individuals collected in field bean single crops from mummies of *Acyrtosiphon pisum* (Harris) [Hemiptera: Aphididae], in Seiches-sur-le-Loir (Maine-et-Loire, France) in spring 2016. This population has been maintained since then inside rearing cages (4S1515 model by BugDorm©)

with about 5 field bean (*Vicia faba* L.) plants infested by *A. pisum* aphids. The females used in the experiment were reared on *A. pisum* rather than on *Sitobion avenae* because their size at emergence is large and their movements (especially head and mouthparts) easier to detect on videos.

To isolate one-day-old starved females, aerial parts of field bean plants bearing parasitized hosts were collected every 3 days from rearing cages, inspected to avoid transfer of adult parasitoids, and placed in an emergence cage. The emergence cage was checked every morning. Emerged females were put in the in a Petri dish with two *A. ervi* males for mating, until the next morning under experimental room conditions. No food was provided prior to the start of recording.

Plant material.

Field bean plants (*V. faba* L. var. *minor*) was chosen as the nectar source, allowing us to directly observe nectar consumption. Indeed extrafloral nectar of this plant is exposed and easily visually discernable, associated with dark spots on the plant's stipules. The plants chosen for the experiments had only one pair of formed extrafloral nectaries (physiological stage with four leaves unfold, about two weeks old in our growing conditions). Both nectaries were checked for drops on their surface evidencing the extrafloral nectar release, in the morning of the experiment, for the plant to be selected. Plants were attached to a dark green wooden stake to prevent them from moving out of the webcam's frame during the 24 hours of recording (Figure 1a).

Each cereal pot used for the experiment was sown with four seeds of barley (*Hordeum vulgare* L.). Pots were used when seedlings had three to four tillers in addition to the main stem (about two weeks old in our growing conditions). In order to efficiently frame the recording of the webcam focussing on aphids, one to two tillers of the barley plants were attached to a 11 cm x 4 cm white plastic card, which was itself stuck to a 25 cm long dark green wooden support sunk into the barley pot. The white card's recorded side was surrounded with odourless Blu-tack to

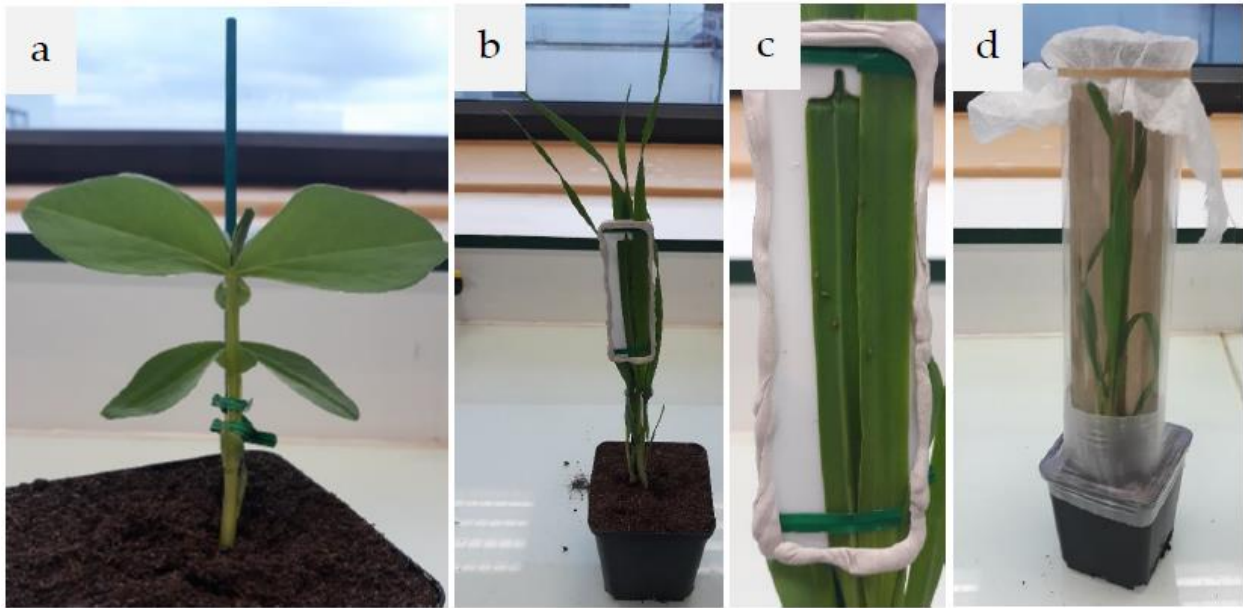


Figure 1. Field bean (a) and barley (b) plants used in the experiments; close-up on the hosts area with *S. avenae* apterous adults (c); and barley plant maintained until mummy formation (d).

prevent aphids from escaping the hosts arena (Figure 1b).

Plants were placed in the cage a few minutes before starting recording. They were renewed for each replicate. After a day's use, cages were softly swiped with a 70° alcoholic solution and left open for a day before being used again.

Aphids: hosts used for parasitoid reproduction and hosts used for the experiment.

A. pisum aphids used for parasitoid multiplication originated from a parental line of the sequenced aphid clone LSR1, which was collected in an alfalfa (*Medicago sativa* L.) field near Ithaca, New York, in 1998 [The International Aphid Genomics Consortium 2010]. *A. pisum* were reared in cages (similar to the ones used for parasitoids) with 5 field bean plants renewed once to twice a week.

Sitobion avenae was used as host for the replicates with aphids. Aphids originated from individuals collected in spring wheat fields in Saint-Quentin-les-Ange (Mayenne, France) in May 2016. They were reared under the same conditions as *A. pisum*, with 5 barley plants in each cage renewed once a week. For treatments including aphids, 100 *S. avenae* adults were

randomly taken from the rearing cages and softly placed on the barley leaves attached to the white card support, in the morning of the experiment (Figure 1c).

Video recording procedure.

Laboratory room conditions.

The laboratory room where experiments were carried out was continuously kept at 20-21°C, with a mean daily relative humidity between 70% and 80%. Light intensity was the same for all cages. The room contained six 90 cm x 45 cm x 45 cm tulle cages (4S4590DH model by BugDorm©). The cage used for each replicate was chosen at random the day before the experiment (between 1 and 6), and treatments were balanced in every cage. When a replicate with aphids was planned, no control replicate was done on the same day, to avoid any bias due to chemical volatiles emitted by aphid-barley combinations.

Host-food distances.

For all treatments, one field bean and two barley plants were placed in the cage as shown on Figure 2. On one side of the cage, a field bean plant releasing extrafloral nectar was placed 25 cm away from a first barley pot. A second barley pot was put at the other side of the cage, 75 cm away from the other pots. Three modalities were used for recordings: a control with no aphid (“Control”), and two host-food distances, with aphids either on the barley plant closest to the field bean (“Near”) or on the barley plant 75 cm apart (“Far”).

Recording.

The free PC software ContaCam (©Contaware; downloadable at: <https://www.contaware.com/download.html>) presents a motion detection function: when a movement, the software begins to record a video sequence with a two seconds buffer memory i.e. the recording starts two seconds before the movement happens), and it lasts until the movement stops for at least two seconds. In our experiment, for every replicate, Microsoft®

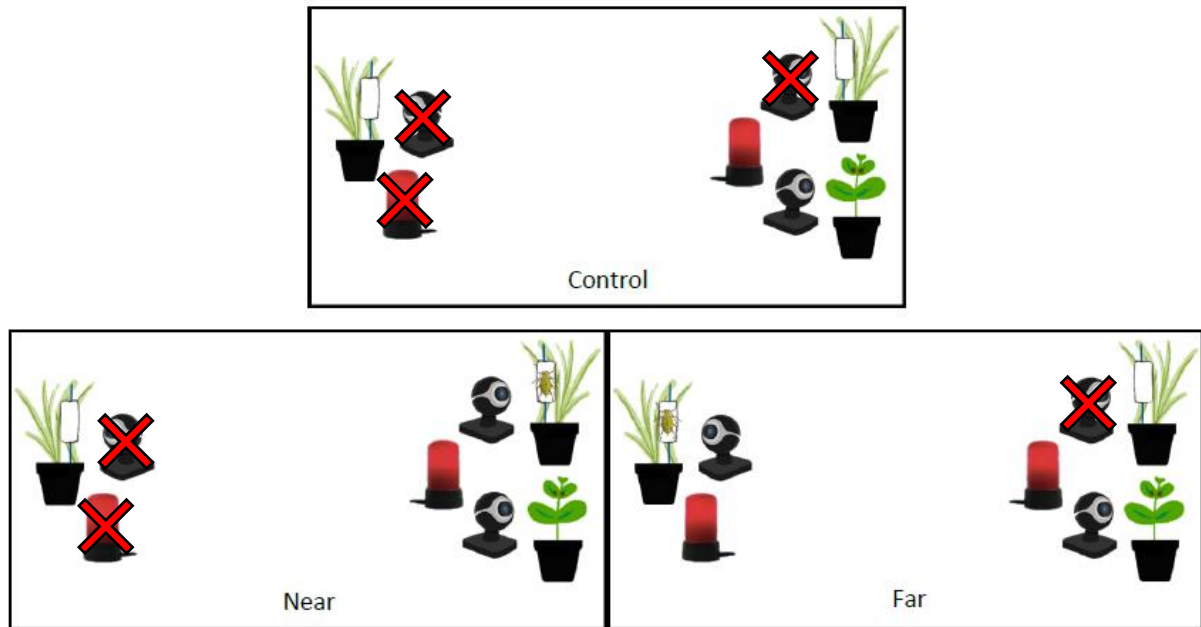


Figure 2. Location of the webcams, inactinic lamps, plants and aphids in the experimental cages for the three treatments. *Inactinic lamps were turned on during the dark phase. A red cross indicates when an item was placed but not used.*

LifeCam HD-3000 webcams were used with the software in order to record the activity of the female parasitoid: respectively one or two webcams were used for treatments without or with aphids (Figure 2). The motion detection sensibility on the webcam interface menu was set at 90% (100% being a continuous recording), with no use of the “zone delimitation” option. Camera Basic Settings were left with default settings (as illustrated in Figure SM1).

The duration of the experiment was 24 hours, with a photoperiodicity of 16L: 8D, starting with the beginning of the light phase. The focus of the first webcam was adjusted on the pair of extrafloral nectaries of the field bean (for all modalities). When aphids were present, a second webcam was used whose focus was adjusted to the aphid colony (the host arena on the white card, Figure 1c). Each time a female parasitoid entered the webcam’s frame, the recording started and a video file was stored in the computer’s memory.

During the dark phase, one (in “Control”) or two (in the “Near” and “Far” modalities) inactinic red-lighted lamps (Inactinic laboratory lamp 220V 10W by AP® Photo Industries; with 15V light bulb by PHILIPS®) were automatically turned on, so that webcams could still detect a parasitoid’s motion (Figure 2). These lights emit a red-wavelength light (625-630 nm) to which the eyes of most insects, including hymenopteran wasps, are almost insensitive [Ashfaq et al. 2005; Briscoe & Chittka 2001; Brown et al. 1998]. We then postulated that this lighting did not alter parasitoids nocturnal behaviour.

A few minutes before the start of the experiment, the female was taken from the Petri dish and introduced in a plastic tube placed at the basis of the field bean plant in the cage. The female was released by opening the tube cap just after the video recording was launched, at the onset of the light period (at 9.30am). Webcam recordings ended after 24 hours, and female parasitoids were retrieved.

Recording observations.

The video files generated during the 24 hours of each replicate were gathered by ContaCam© on a hard disk and extracted by the observer. On videos focussing on the extrafloral nectaries of the field bean, for each feeding event of the female parasitoid, the time of the day, the duration between the start of the experiment and the female bending over the extrafloral nectary (i.e. the EFN drop), the duration between the start of the experiment and the female lifting her head from the nectary (or the EFN drop) were recorded. When the female parasitoid lifted her head less than one second after bending on the nectary, the feeding event was not considered. When the female parasitoid bent again her head on the nectary less than one second after lifting it, the feeding event was considered as ongoing. For videos focusing on aphids, the time of each witnessed attack by the female parasitoid was recorded.

Validity requirements for the recordings.

Not all recordings were considered valid for the analysis. When a female was found dead,

or not found at all, at the end of the 24 hours, replicates were discarded. Replicates were also excluded when the following issues were met: field bean grew so much that it got out of the webcam's focus, barley aphids escaped out of the video frame, or plant moved so much that the webcam's focus blurred the image. Finally, replicates were excluded for whichever software problem incapacitating the observation of the parasitoid's behaviour for a part of the experiment time.

Resulting parasitism.

At the end of the experiment, the barley plants with aphids were retrieved from the cages and covered with a plastic tube, tapped with tulle (Figure 1d). They were then placed in the parasitoid rearing room, and the number of formed mummies was assessed 14 days later.

Statistical analyses.

All statistical tests were performed using RStudio and the R software (version 4.1.1. R Core Team 2021).

Comparison of feeding durations, number of attacks and mummies.

The effect of the modality on the mean daily total time spent feeding or exploiting host arena was assessed using Generalized Linear Mixed Modelling (function "glmer" from package "lme4") assuming "Gamma" distribution and considering replicate as random effect to deal with overdispersion. The effect of the distance between food and host (modalities "near" and "far") on the mean number of attacks per female was assessed using GLM assuming negative binomial distribution. The effect of the distance between food and host (modalities "near" and "far") on the mean number post-experiment formed mummies was assessed using a quasipoisson approach with function "glmmPQL" of package "glmmTMB", considering the replicate as random effect to deal with overdispersion.

Residuals of the two latter models were simulated and their dispersion tested and plotted with package "DHARMA" to check for inconsistencies.

Temporal distribution of events during 24 hours.

Temporal distribution of females feeding events and aphid attacks for every treatment during the 24 hours were obtained by aggregating the total numbers of each type of events in ten minutes time intervals. Then, we used the “segmentation” function from package “segclust2d” to achieve the segmentation of the data by locating rupture in the penalized likelihood of the distribution of females feeding and of attacks in the recorded 24 hours. This function uses Lavielle’s segmentation method with dynamic programming for bivariate time-series [Lavielle 1999; 2005]. This method was chosen to distinguish periods of high or low feeding or parasitizing activity, but it works only on time intervals that do not include too many repetitions of the same value (e.g. in our study, periods with no activity at all, with repeated zeros). During the dark phase, feeding or parasitism activities were too low to be considered, or there was no more activity. This is why the period considered in the segmentation procedure was the first 15 hours of the day (almost all daytime period for the feeding events and for the parasitism events, the 24 hours and the first 18 hours of the day were included in the segmentation for the “Near” and “Far” treatments respectively).

Results

Overall summary of the data: number of valid replicates, proportions of recorded feeding and attacking behaviours, and resulting parasitism.

Overall, 60, 33 and 34 replicates were carried out for the “Control”, “Near” and “Far” treatments respectively. Table SM1 sums up the number of replicates used for analysis for each type of observation (feeding or attack behaviours) in each treatment. In general, and especially for “Control” and “Far” treatments, the majority of replicates were valid, for both the feeding and parasitism behaviours, and resulting parasitism rates were available in most cases. 75% of females were seen collecting nectar at least once in the “Control” and “Near” treatments,

compared with 58% in the “Far” treatment. As for the parasitism activity, 43% of replicates evidenced at least one attack by the female parasitoid in the “Near” treatment, compared with 35% in the “Far” treatment. However, mummies were observed in respectively 67% and 69% for the “Near” and “Far” treatments, including replicates where no attacks had been recorded, indicating a possible recording method bias.

Influence of the presence of hosts and of the host-nectar distance on the daily feeding uptake durations of *A. ervi* females.

On average, females spent 6.9 ± 1.47 minutes feeding on nectar without hosts around, whereas they fed during 4.1 ± 0.71 minutes and 4.0 ± 1.06 in the “Near” and “Far” treatments respectively: the presence of hosts significantly reduced the total time that female parasitoids allocated to feeding on extrafloral nectar (Figure 3; $X^2=7.4494 / Df=2 / P=0.02$). However, the host-nectar distance had no significant effect on the average daily feeding duration of parasitoids.

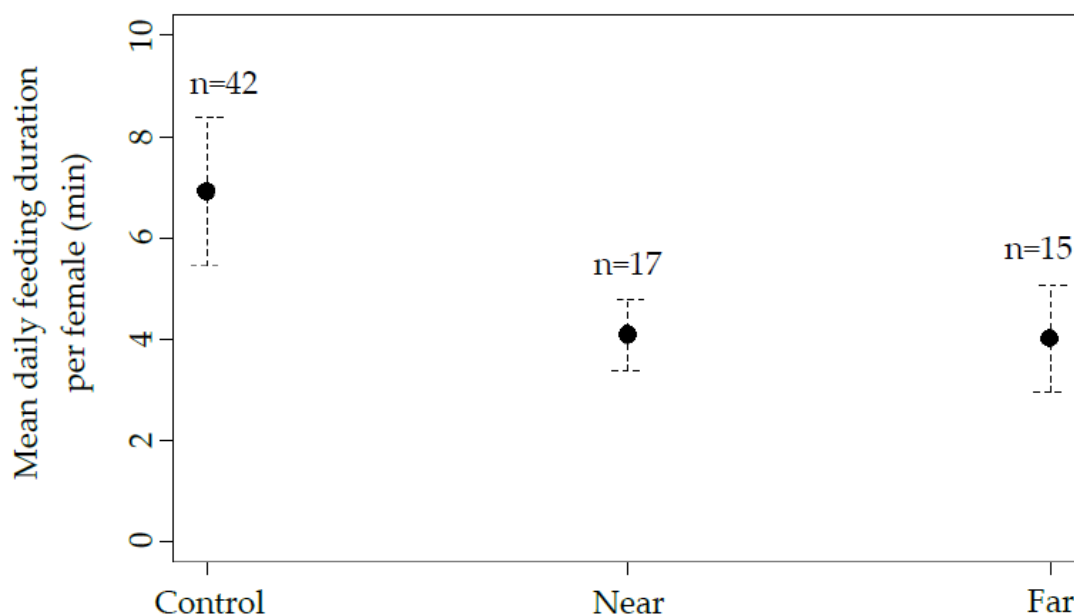


Figure 3. Mean total daily duration of feeding in each treatment (“Control”, “Near”, “Far”). Error bars are standard errors. “n=”: number of observations.

Distribution of the feeding events during the day: effect of the presence of hosts.

Feeding activity was not observed during the dark phase in any replicates (Figure 4). Occasional recordings of parasitoids passing through showed the well-functioning of the video recording in the night. The distribution of the number of parasitoids observed feeding in a ten minutes time interval is highly correlated to the mean feeding uptake duration during the same interval. During the daytime (i.e. the light phase), the distribution of parasitoids observed feeding varied depending on the presence or absence of hosts in the parasitoid's environment (Figures 4 & 5).

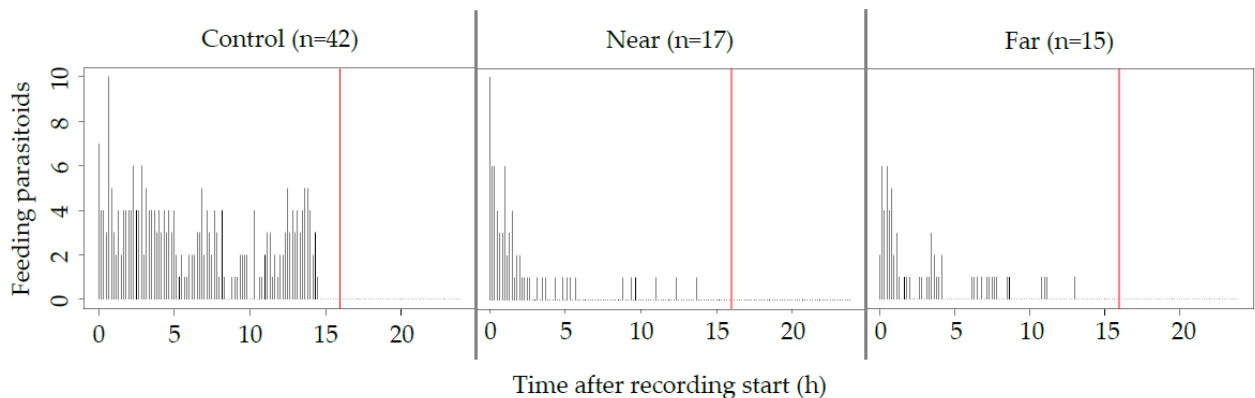


Figure 4. Temporal distribution of the number of female parasitoid feeding events in the three treatments (“Control”, “Near”, “Far”). The red line indicates the onset of nighttime (16/8 photoperiodicity).

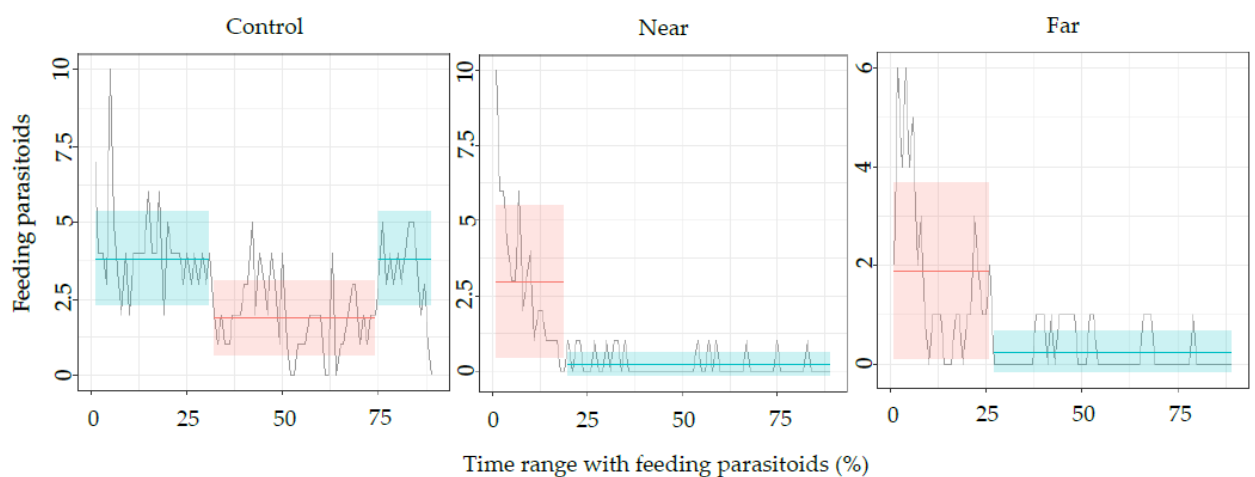


Figure 5. Segmentation of the number of female parasitoid feeding events recorded throughout daytime in the three treatments (“Control”, “Near”, “Far”). Blue and rose highlighted time periods indicate the different intensities in numbers of feeding parasitoids.

In the absence of aphids (control), three distinct periods of feeding activities were identified by the segmentation procedure: most females fed at the beginning of the daytime, then a low feeding activity is observed in the middle of the daytime, followed by a second period of high feeding activity by the end of the daytime. In the presence of aphids, independently of the host-nectar distance, a single period of high feeding activity at the beginning of the day was observed, followed by a period of very low or no feeding activity (Figure 5).

Influence of host-nectar distance on host foraging and attack behaviours, and resulting parasitism by A. ervi females.

Time spent to forage for hosts.

The total duration female parasitoids spent inside the host arena was highly variable (Figure 6). On average, females spent 39.4 ± 15.6 minutes in the arena when the host-nectar distance was short (“Near”), for 102.9 ± 34.0 minutes when the host-nectar distance was long (“Far”). This difference in duration inside the host arena between the two host-nectar distance treatments was only marginally significant ($X^2=3.3483 / Df=1 / p=0.06$).

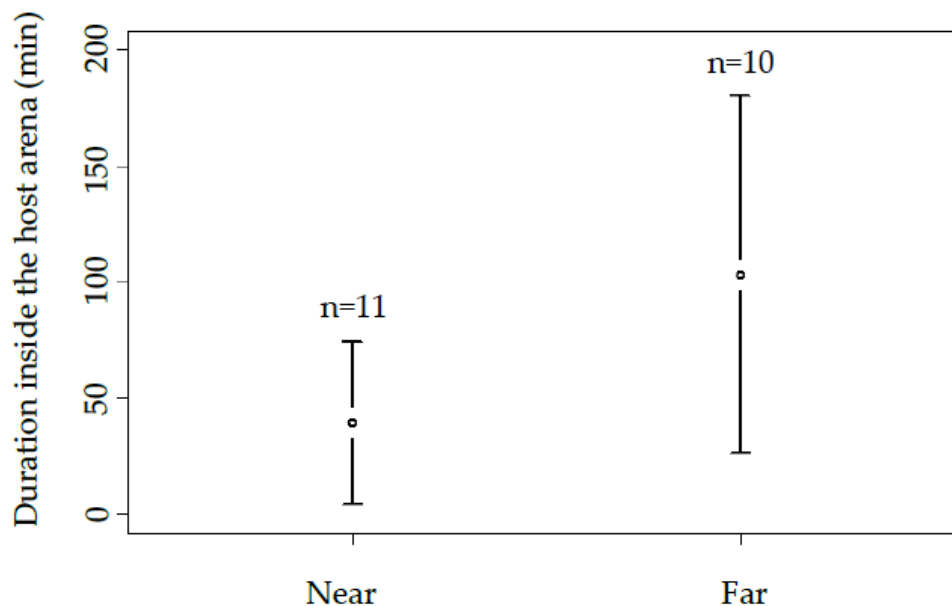


Figure 6. Average total time spent inside the hosts area over 24 hours per female, as a function of the host-nectar distance. Error bars are standard errors. “n=”: number of observations.

Parasitism activity.

Every time but one (a “Near” replicate) a female visited the host arena, at least one attack on hosts was recorded: 11 and 10 replicates for “Far” and “Near” treatments, respectively. Female parasitoids significantly attacked aphids more often when infested barley plants were far than when they were near the nectar-releasing plant ($X^2=9.6102 / Df=1 / p<0.01$). On average, females performed 65 ± 21 attacks per day in the “Far” treatment but only 17 ± 4 attacks in the “Near” treatment (Figure 7).

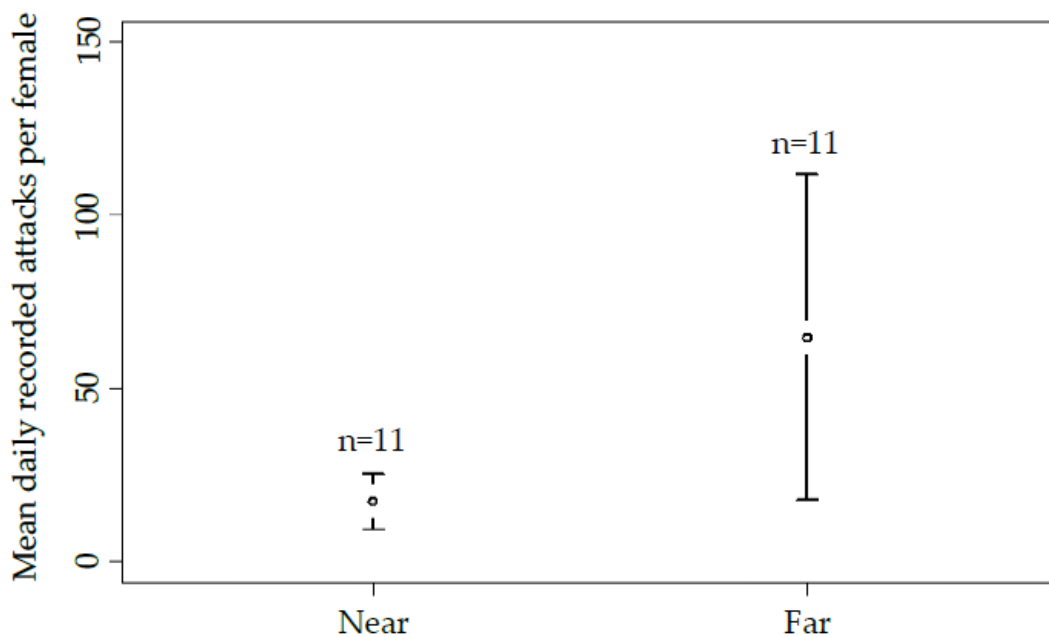


Figure 7. Mean number of attacks on aphids per female parasitoid for 24 hours as a function of the host-nectar distance. *Error bars are standard errors. “n=”: number of observations.*

The number of aphid sting by parasitoids varied between daytime and nighttime: fewer attacks were recorded during the night, the great majority of them during daytime (Figure 8). Despite a high number of sting behaviour by parasitoids recorded in the “Far” treatment, no influence of the treatment was found on the daily distribution of attacks: the segmentation method revealed no temporal trend in the attack behaviour of parasitoids, the number of attacks was evenly distributed throughout the daytime (Figure 8, Figure SM2).

Formed mummies post-recording.

On average, the number of mummies that formed up to 14 days after the end of recording was 9.0 ± 1.7 and 6.9 ± 1.8 per female for the “Near” and “Far” treatments, respectively (Figure 9). Unlike the number of attacks, the effect of the host-nectar distance on the mean number of formed mummies was not significant ($X^2=0.7193 / Df=1 / p=0.3964$).

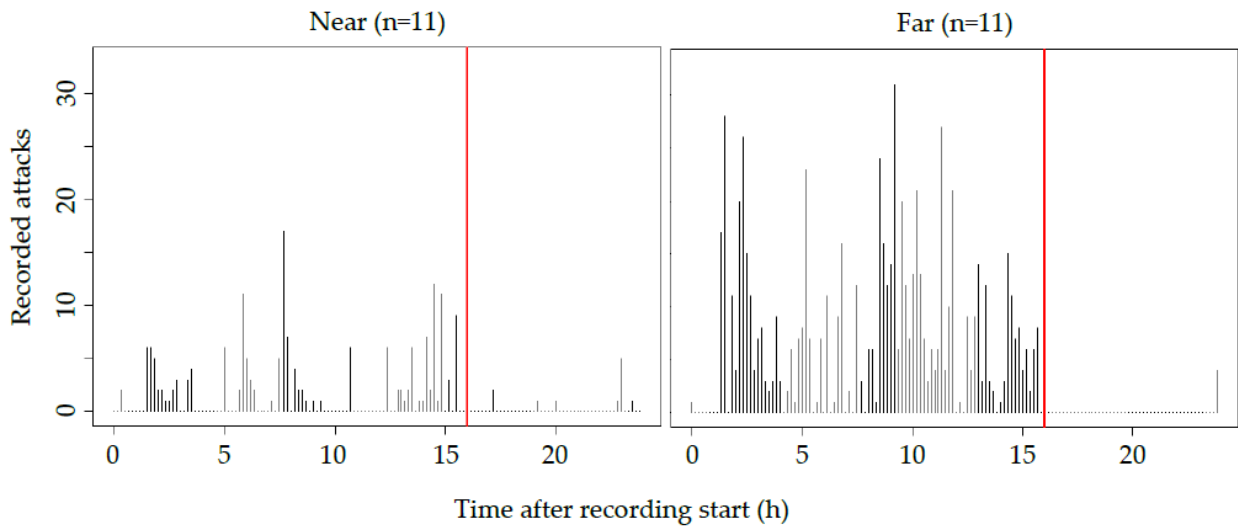


Figure 8. Temporal distribution of the number of attacks on aphids as a function of the host-nectar distance. *The red line indicates the onset of the dark phase (16:8 LD photoperiodicity).*

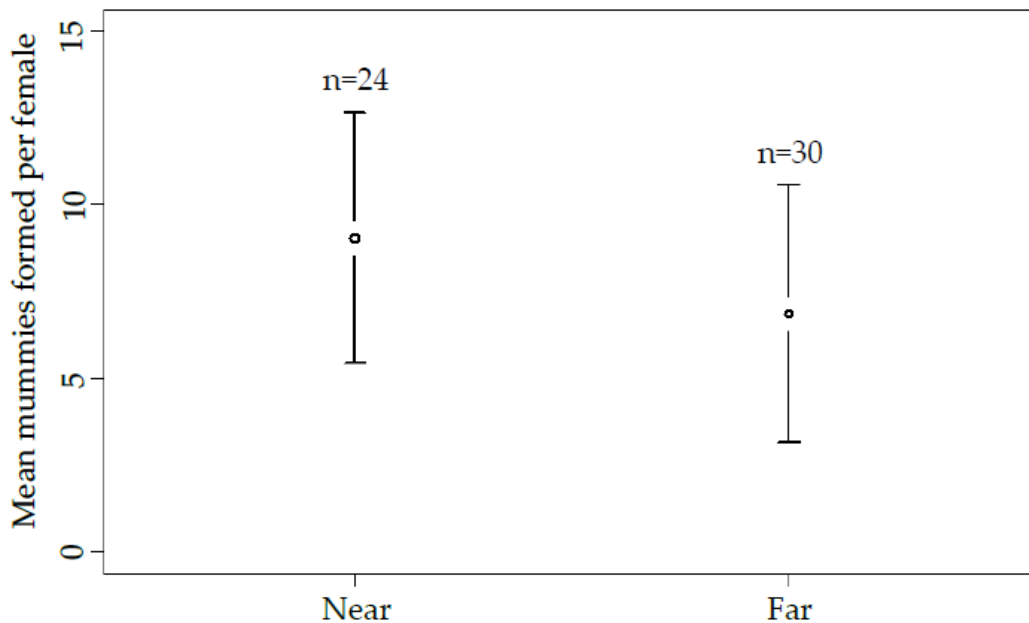


Figure 9. Mean number of mummies formed as a function of host-nectar distances. *Error bars are standard errors. “n= ”: number of observations.*

Discussion

Our results showed that the feeding behaviour of adult female *A. ervi*, in terms of daily nectar feeding duration and daily temporal distribution of feeding events differed depending on the presence or absence of hosts in the environment. They switched from two periods of high feeding activity in the absence of hosts to one period when *Sitobion avenae* aphids were present. However, while a higher number of stinging events was recorded when the host-nectar distance was longer, no significant influence of the host-nectar distance on the time spent by *A. ervi* females in the host arena and on the number of mummies formed was observed.

Feeding activity of A. ervi female parasitoids is strictly diurnal.

At night, the activity of many parasitoid species including aphid parasitoids is reduced. Indeed, species such as *Aphidius ervi* display host foraging behaviour during nighttime [Kehoe & van Veen 2022; Jervis et al. 2007; Fink & Völkl 1995]. Our observations confirmed the scarcity of nocturnal host foraging in *A. ervi*. In addition, we showed that *A. ervi* females also never fed during the nighttime. This lack of activity is not solely attributable to a drop in temperature at night, as described in a study by Zilahi-Balogh et al. [2006], given that temperature was constant in our experiments. To find floral or extrafloral nectar sources, parasitoids do not rely only on olfactory cues [González-Teuber et al. 2019; Belz et al. 2013; Kugimiya et al. 2010], but also on visual cues. Flowers, as well as many extrafloral nectaries, usually display attractive colourful and/or contrasting visual cues that complete olfactory cues to guide the animals to a suitable nectar source [Hatt et al. 2018; Luccheta et al. 2008; Begum et al. 2004; Koptur 1992]. The role of visual cues could explain the lack of feeding events during the night, limiting the foraging period of aphid parasitoids to the light phase, making the trade-off between host and food search even more challenging for them, especially for small parasitoids that do not live for more than one or two days if unfed or only given water

[Wyckhuys et al. 2008]. To our knowledge, this is the first study on the feeding behaviour of aphid parasitoids to show a complete absence of feeding activity during the night.

Daily feeding patterns of A. ervi parasitoids in the absence of hosts.

The total time females spent feeding in the absence of hosts is in the same range as that observed by Siekmann et al. [2001]. In a study on optimal feeding frequency of *A. ervi*, Azzouz et al. gave *A. ervi* parasitoids a sugar-based meal either every other day, twice a day or continuously, and observed that female longevity was highest when fed at least twice a day [Azzouz et al. 2004]. Our study supports the findings of Azzouz et al. in terms of optimal foraging: in the absence of hosts, the feeding strategy assumed by parasitoid females is the one that maximizes their longevity. When hosts are absent, females appear to adapt their food foraging frequency to invest in their survival and long-term reproduction [Desouhant et al. 2005]. The distribution of feeding periods throughout the day could be linked to the pattern of depletion of the energy reserves in rather small aphid parasitoid species, such as *Aphidius ervi* [Tenhumberg et al. 2006; Rivero & West 2002; Sirot & Bernstein 1996]. *A. ervi* females need to uptake carbohydrates more often than a larger Coccinellidae parasitoid like *Dinocampus coccinellae* (Shrank) [Hymenoptera: Braconidae] that can live several days with only water [Maure et al. 2011]. Early in the morning, females should experience starvation as they do not feed during night, while in the evening, they are starved from their daytime host search and flying activities and they may also need to refill their reserve in order to live through the night without feeding [Liu et al. 2009; Pelosse et al. 2007].

Parasitoids base their host search on different clues. At plant scale, as in our study, parasitoids rely on olfactory, visual and tactile cues to locate, select, and accept their hosts [Luquet et al. 2020; Dippel & Hilker 1998; Vinson 1976]. Here, in the absence of hosts, there was no chemical odour complex nor sighted host which could have incited the female to leave the feeding patch in order to find hosts. Especially since field bean is also a potential host plant

for *Acyrtosiphon pisum*, a potential host of this parasitoid species : the females had no interest in flying away, at least in the short term. Since they found no host-related cues, females could invest on their survival. Indeed, in the absence of hosts in their direct environment, females should invest in both their lifespan (see above) and in dispersal, in order to reach new locations with hosts by flight [Corley et al. 2010; Liu et al. 2009; Lucchetta et al. 2007; Bernstein et al. 1991]. Both extending lifespan and dispersal are energy consuming activities, so females must increase their food uptake [Amat et al. 2012]. Due to their size, their nectar storage capacity is limited: the best strategy is to keep their energy reserves high, which means frequent feeding [Tenhumberg et al. 2006; Sirot & Bernstein 1996]. Therefore, it seems that, when deprived of hosts, *A. ervi* females adopt a near optimal strategy, focusing on survival and dispersal, and adapting their feeding frequency to optimize their lifespan, and their chances to find new hosts.

The presence of aphid hosts in the environment modifies the daily feeding activity of A. ervi females.

The presence of hosts and consequently of host-related clues had a strong influence on the daily feeding behaviour of *A. ervi* females. Since females were released near the nectar source, it is not surprising that they found the nectar quite rapidly, and thus fed early in the morning. Our results show that, once fed, most females left the nectar source and never returned in the same day, therefore not supporting other studies showing that nectar proximity attracts and retains parasitoids [Jamont et al., 2014], or that providing food might divert parasitoids from foraging for hosts [Jacob & Evans 2001]. Instead, our results tend to support the hypothesis proposed by Heimpel (2019) stating that parasitoids would disperse from nectar sources, even with hosts nearby, in order to reduce the risks associated to aggregation: superparasitism, hyperparasitism, inbreeding, and other mortality risks [Heimpel 2019; Lee & Heimpel 2008b; Rosenheim & Mangel 1994]. The effect of feeding on the dispersal capacity of parasitoids, and parasitoid flight induction remains to be studied in more details.

No clear effect of host-nectar distance on feeding patterns.

At the spatial scale considered in this study, the host-nectar distance had no effect on the feeding behaviour of parasitoids. Several previous studies have found an effect of host-nectar distance on aphid parasitism rates or on parasitoids feeding status, but these studies were mostly carried out in field experiments and considered a wider spatial range (to the decametre or more, Jamont et al. 2014; Tylianakis et al. 2004; Long et al. 1998). Parasitoids can fly long distance [Lavandero et al. 2005], so it is possible that host-nectar distances in our study (25 or 75cm) are too short to generate significant energy cost [Casas et al. 2003].

Influence of the host-nectar distance on *A. ervi* females' daily parasitism activity.

Tylianakis et al. [2004] have found that parasitoids parasitized more hosts when closer to the nectar source. Yet, our results show that parasitoids spent a highly variable time in the host arena whenever the host-nectar distance was short or long, and that more attacks were registered when aphids were further away from the nectar-providing plants. We expected that females confronted to a larger host-nectar distance would have to travel more, therefore possibly flying and foraging for hosts for a longer time, consequently spending more energy and needing more food. However, no effect of the host-nectar distance on the feeding behaviour of parasitoids was observed. It seems that, once parasitoids leave the nectar-providing plants, they do not return to feed during the same day and focus solely on finding hosts or dispersing [Desouhant et al. 2005]. This supports a study by Casas et al. [2003] which showed that energy reserves of *Venturia canescens* G. [Hymenoptera: Ichneumonidae] were not depleted after flying for 2 hours [see also Amat et al. 2012].

It is also possible that, when their reserves are low while foraging for their hosts, *A. ervi* females choose to feed on aphid honeydew instead of returning to the nectar-providing plant. Several recent studies show that nectar sources in the field are not essential for parasitoids if honeydew

is available, and that even in environments providing nectar, parasitoids tend to feed on honeydew instead [Luquet et al. 2021; Lenaerts et al. 2016; Vollhardt et al. 2010; Hogervorst et al. 2007]. Unfortunately, the resolution image of recordings in our study was not sufficient to determine with certainty whether the female parasitoid was feeding on honeydew while foraging in the host arena.

The number of replicates in which at least one stinging event was recorded was smaller than the number of replicates in which at least one mummy was formed. It indicates either that some aphids escaped from the host arena but stayed on the barley plant and were parasitized, or that parasitoid and/or aphid movements may have confused the detection motion function of the software, in which case the number of attacks may have been slightly underestimated. But no significant difference was found in the final numbers of formed mummies between the two host-nectar distances, which suggests that the effect of the host-nectar distance, if there is any, was not clear to be detected using this method.

At the spatial scale considered, there was no effect of the host-nectar distance on parasitoids feeding activity, nor on the resulting amounts of parasitized aphids. In their article, Tylianakis et al. [2004] suggested a spatiotemporal partitioning between feeding and host-searching behaviours. According to their physiological state, when detecting either host-associated or food-associated types of cues (chemical, visual, or else), female parasitoids ignore cues which are not associated to their current needs, and consequently adapt their foraging strategy. This partitioning would partially explain why we detected more attacks in the larger host-nectar distance.

Limits of the spatial scale studied, and consequences for intercropping design.

In this experiment, flying away from the barley and field bean system was not possible, since cages were not wide enough. It would be interesting to reproduce the experiment on wider spaces.

From an applied perspective, our results suggest little influence of the spatial arrangement of intercrops, whether random sowing, alternate rows or tight strips, on the feeding patterns of aphid parasitoids such as *Aphidius ervi*, at least at short scale similar to those in our study, but the effect at larger scale on large strips or strips at the border should be investigated further. As difficult as it may seem, applying a motion-sensing recording methodology in semi-field conditions with greater distances would provide valuable data for understanding how parasitoids or predators balance their multiple trophic resource requirements, in order to improve their efficiency as natural enemies of pests [Lewis et al. 1998].

Conclusion

This study shows that the presence of hosts in the environment of parasitoids modifies their feeding frequency. A strong temporal structure of feeding activity was observed, whereas host stinging behaviour appears more homogeneously distributed during daytime and without a distinct temporal structure, and may be more related to egg maturation.

The recording method used in this study allowed us to evidence the absence of feeding activity during the night by *Aphidius ervi*. At small scale, *A. ervi* parasitoid behaviour is not strongly affected by the distance between their trophic resources, such as hosts and nectar sources, but by the presence/absence of their hosts (and possibly of the plant infested by their hosts). In the absence of hosts or host-related cues, parasitoids seem to focus on long-term survival and future reproduction by feeding for a longer time, whereas they feed less when hosts are present in the environment and rather invest their time in host foraging and egg-laying behaviour.

The applied outcome of this study is that nectar sources could prove useful to attract and retain parasitoids close to or within crops early in the season, before the colonization of host pests.

References

- Amat I, Besnard S, Foray V, Pelosse P, Bernstein C & Desouhant E (2012) Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecological Entomology* 37:480–489.
- Araj S-E & Wratten SD (2015) Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biological Control* 81:15–20.
- Araj S-E, Wratten S, Lister A, Buckley H & Ghabeish I (2011) Searching behavior of an aphid parasitoid and its hyperparasitoid with and without floral nectar. *Biological Control* 57:79–84.
- Ashfaq M, Khan RA, Khan MA, Rasheed F & Hafeez S (2005) Insect orientation to various color lights in the agricultural biomes of Faisalabad. *Pakistan Entomologist* 27:49–52.
- Azzouz H, Giordanengo P, Wäckers FL & Kaiser L (2004) Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 31:445–452.
- Begum M, Gurr GM, Wratten SD & Nicol HI (2004) Flower color affects tri-trophic-level biocontrol interactions. *Biological Control* 30:584–590.
- Belz E, Kölliker M & Balmer O (2013) Olfactory attractiveness of flowering plants to the parasitoid *Microplitis mediator*: potential implications for biological control. *BioControl* 58:163–173.
- Bernstein C & Jervis M (2008) Food-Searching in Parasitoids: The Dilemma of Choosing between ‘Immediate’ or Future Fitness Gains. *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*. (ed. by E Wajnberg, C Bernstein & J van Alphen) Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp 129–171.
- Bernstein C, Kacelnik A & Krebs JR (1991) Individual Decisions and the Distribution of Predators in a Patchy Environment. II. The Influence of Travel Costs and Structure of the Environment. *The Journal of Animal Ecology* 60:205.
- Briscoe AD & Chittka L (2001) The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46:471–510.
- Brown PE, Frank CP, Groves HL & Anderson M (1998) Spectral sensitivity and visual conditioning in the parasitoid wasp *Trybliographa rapae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Bulletin of Entomological Research* 88:239.
- Bugg RL, Ellis RT & Carlson RW (1989) Ichneumonidae (Hymenoptera) Using Extrafloral Nectar of Faba Bean (*Vicia Faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biological Agriculture & Horticulture* 6:107–114.
- Casas J, Driessen G, Mandon N, Wielaard S, Desouhant E, Christides JP & Bernstein C (2003) Energy dynamics in a parasitoid foraging in the wild. *Journal of Animal Ecology* 72:691–697.

- Corley JC, Villacide JM & van Nouhuys S (2010) Patch Time Allocation by a Parasitoid: The Influence of Con-specifics, Host Abundance and Distance to the Patch. *Journal of Insect Behavior* 23:431–440.
- Desouhant E, Driessen G, Amat I & Bernstein C (2005) Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Animal Behaviour* 70:145–152.
- Desouhant E, Lucchetta P, Giron D & Bernstein C (2010) Feeding activity pattern in a parasitic wasp when foraging in the field. *Ecological Research* 25:419–428.
- Dippel C & Hilker M (1998) Effects of Physical and Chemical Signals on Host Foraging Behavior of *Drino inconspicua* (Diptera: Tachinidae), a Generalist Parasitoid. *Environmental Entomology* 27:682–687.
- Emlen JM (1966) The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist* 100:611–617.
- F. Green R (2006) A simpler, more general method of finding the optimal foraging strategy for Bayesian birds. *Oikos* 112:274–284.
- Fink U & Volkl W (1995) The effect of abiotic factors on foraging and oviposition success of the aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. *Oecologia* 103:371–378.
- González-Teuber M & Heil M (2009) Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signaling & Behavior* 4:809–813.
- Hatt S, Uyttenbroeck R, Lopes T, Chen JL, Piqueray J, Monty A & Francis F (2018) Effect of flower traits and hosts on the abundance of parasitoids in perennial multiple species wildflower strips sown within oilseed rape (*Brassica napus*) crops. *Arthropod-Plant Interactions* 12:787–797.
- Heimpel GE (2019) Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological control. *Biological Control* 132:36–41.
- Heimpel GE & Jervis MA (2005) Does floral nectar improve biological control by parasitoids? Plant-Provided Food for Carnivorous Insects (ed by FL Wäckers, PCJ van Rijn & J Bruin) 1st edn. Cambridge University Press, pp 267–304.
- Hogervorst PAM, Wäckers FL & Romeis J (2007) Detecting nutritional state and food source use in field-collected insects that synthesize honeydew oligosaccharides. *Functional Ecology* 21:936–946.
- Idris AB & Grafius E (1995) Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology* 24:1726–1735.

- Jacob HS & Evans EW (2001) Influence of Food Deprivation on Foraging Decisions of the Parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:605–611.
- Jamont M, Crépellière S & Jaloux B (2013) Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control* 65:271–277.
- Jamont M, Dubois-Pot C & Jaloux B (2014) Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15:151–160.
- Jervis M (1998) Functional and evolutionary aspects of mouthpart structure in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 63:461–493.
- Jervis MA, Copland MJW & Harvey JA (2007) The Life-cycle. Insects As Natural Enemies (ed by MA Jervis) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 73–165.
- Jervis MA, Kidd NAC, Fitton MG, Huddleston T & Dawah HA (1993) Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History* 27:67–105.
- Jones IM, Koptur S & von Wettberg EJ (2017) The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence. *Journal of Applied Ecology* 54:489–499.
- Kehoe R & van Veen F (2022) Longer daylengths associated with poleward range shifts accelerate aphid extinction by parasitoid wasps. *Ecological Entomology*: 1–6.
- Kishinevsky M & Keasar T (2021) Sugar feeding by parasitoids inside and around vineyards varies with season and weed management practice. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 307:107229.
- Koptur S (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Insect-plant Interactions, Vol.IV (ed. by Bernays EA). Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 81–129.
- Křivan V & Sirot E (1997) Searching for Food or Hosts: The Influence of Parasitoids Behavior on Host–Parasitoid Dynamics. *Theoretical Population Biology* 51:201–209.
- Kugimiya S, Uefune M, Shimoda T & Takabayashi J (2010) Orientation of the parasitic wasp, *Cotesia vestalis* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae), to visual and olfactory cues of field mustard flowers, *Brassica rapa* L. (Brassicaceae), to exploit food sources. *Applied Entomology and Zoology* 45:369–375.
- Lavandero B, Wratten S, Shishehbor P & Worner S (2005) Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biological Control* 34:152–158.
- Lavielle M (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications* 83:79–102.

- Lavielle M (2005) Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing* 85:1501–1510.
- Layek J, Das A, Mitran T, Nath C, Meena RS, Yadav GS, Shivakumar BG, Kumar S & Lal R (2018) Cereal+Legume Intercropping: An Option for Improving Productivity and Sustaining Soil Health. *Legumes for Soil Health and Sustainable Management* (ed by RS Meena, A Das, GS Yadav & R Lal). Springer Singapore, Singapore, pp 347–386.
- Leatemia JA, Laing JE & Corrigan JE (1995) Effects of adult nutrition on longevity, fecundity, and offspring sex ratio of *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *The Canadian Entomologist* 127:245–254.
- Lee JC & Heimpel GE (2008) Effect of floral nectar, water, and feeding frequency on *Cotesia glomerata* longevity. *BioControl* 53:289–294.
- Lee JC, Heimpel GE & Leibee GL (2004) Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111:189–199.
- Lenaerts M, Abid L, Paulussen C, Goelen T, Wäckers F, Jacquemyn H & Lievens B (2016) Adult Parasitoids of Honeydew-Producing Insects Prefer Honeydew Sugars to Cover their Energetic Needs. *Journal of Chemical Ecology* 42:1028–1036.
- Lewis WJ, Stapel JO, Cortesero AM & Takasu K (1998) Understanding How Parasitoids Balance Food and Host Needs: Importance to Biological Control. *Biological Control* 11:175–183.
- Lewis WJ & Takasu K (1990) Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Letters to nature* 348:635–636.
- Liu Y-Q, Bernstein C & Thiel A (2009) Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1459–1469.
- Long RF, Corbett A, Lamb C, Reberg-Horton C, Chandler J & Stimmann M (1998) Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *California Agriculture* 52:23–26.
- Lucchetta P, Bernstein C, Théry M, Lazzari C & Desouhant E (2008) Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Animal Cognition* 11:525–533.
- Lucchetta P, Desouhant E, Wajnberg E & Bernstein C (2007) Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1409–1418.
- Luquet M, Moulin C, Cortesero A-M, Anton S & Jaloux B (2020) Early experience influences several steps of the host selection process differentially in *Aphidius ervi* (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 23:1235–1240.

- Luquet M, Peñalver-Cruz A, Satour P, Anton S, Cortesero A-M, Lavandero B & Jaloux B (2021) Aphid honeydew may be the predominant sugar source for *Aphidius* parasitoids even in nectar-providing intercrops. *Biological Control* 158:104596.
- MacArthur RH & Pianka ER (1966) An optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603–609.
- Maure F, Brodeur J, Ponlet N, Doyon J, Firlej A, Elguero É & Thomas F (2011) The cost of a bodyguard. *Biology Letters* 7:843–846.
- Olson DM, Takasu K & Lewis WJ (2005) Food needs of adult parasitoids: behavioral adaptations and consequences. Plant-Provided Food for Carnivorous Insects (ed by FL Wackers, PCJ van Rijn & J Bruin) Cambridge University Press, Cambridge, pp 137–147.
- Pelosse P, Bernstein C & Desouhant E (2007) Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evolutionary Ecology* 21:669–685.
- Pollier A, Tricault Y, Plantegenest M & Bischoff A (2018) Sowing of margin strips rich in floral resources improves herbivore control in adjacent crop fields: Floral resources improve herbivore control. *Agricultural and Forest Entomology* 21:119–129.
- Powell W (1982) The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Systematic Entomology* 7:465–473.
- Prins HHT & Van Langevelde F (2008) Assembling a diet from different places. Resource Ecology (ed by HHT Prins & F Van Langevelde) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 129–155.
- Pyke GH (1978) Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology* 13:72–98.
- Rivero A & West SA (2002) The physiological costs of being small in a parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research* 14:407–420.
- Rogers ME & Potter DA (2004) Potential for Sugar Sprays and Flowering Plants to Increase Parasitism of White Grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by Tiphid Wasps (Hymenoptera: Tiphidae). *Environmental Entomology* 33:619–626.
- Rosenheim JA & Mangel M (1994) Patch-leaving rules for parasitoids with imperfect host discrimination. *Ecological Entomology* 19:374–380.
- Schwörer U & Völkl W (2001) Foraging Behavior of *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) at Different Spatial Scales: Resource Utilization and Suboptimal Weather Conditions. *Biological Control* 21:111–119.
- Siekmann G, Tenhumberg B & Keller MA (2001) Feeding and survival in parasitic wasps: sugar concentration and timing matter. *Oikos* 95:425–430.

- Sirot E & Bernstein C (1996) Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: state-dependent optimal strategies. *Behavioral Ecology* 7:189–194.
- Stapel JO, Cortesero AM, Moraes MD, Tumlinson JH & Lewis AJ (1997) Extrafloral Nectar, Honeydew, and Sucrose Effects on Searching Behavior and Efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in Cotton. *Environmental Entomology* 26:617–623.
- Takasu K & Lewis WJ (1993) Host- and Food-Foraging of the Parasitoid *Microplitis croceipes*: Learning and Physiological State Effects. *Biological Control* 3:70–74.
- Tenhumberg B, Siekmann G & Keller MA (2006) Optimal time allocation in parasitic wasps searching for hosts and food. *Oikos* 113:121–131.
- Tentelier C, Desouhant E & Fauvergue X (2006) Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology* 17:515–521.
- The International Aphid Genomics Consortium (2010) Genome Sequence of the Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum* (JA Eisen, Ed. by). *PLoS Biology* 8:e1000313.
- Tosti G & Guiducci M (2010) Durum wheat–faba bean temporary intercropping: Effects on nitrogen supply and wheat quality. *European Journal of Agronomy* 33:157–165.
- Tylianakis JM, Didham RK & Wratten SD (2004) Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85:658–666.
- Van Alphen, Bernstein C & Driessen G (2003) Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology & Evolution* 18:81–87.
- Vet LEM, Lewis WJ & Cardé RT (1995) Parasitoid Foraging and Learning. *Chemical Ecology of Insects 2*. Springer US, Boston, MA, pp 65–101.
- Vinson SB (1976) Host Selection by Insect Parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21:109–133.
- Vollhardt IMG, Bianchi FJJA, Wäckers FL, Thies C & Tschardt T (2010) Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control* 53:204–213.
- Wäckers FL (2001) A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* 47:1077–1084.
- Wäckers FL (2005) Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects* (ed by FL Wäckers, PCJ van Rijn & J Bruin) Cambridge University Press, Cambridge, pp 17–74.
- Wajnberg É (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:589–611.
- Wanner H, Gu H & Dorn S (2006) Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiological Entomology* 31:127–133.

- Weisser WW, Volkl W & Hassell MP (1997) The Importance of Adverse Weather Conditions for Behaviour and Population Ecology of an Aphid Parasitoid. *The Journal of Animal Ecology* 66:386.
- Winder L, Perry JN & Holland JM (1999) The spatial and temporal distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93:275–288.
- Winkler K, Wäckers FL, Kaufman LV, Larraz V & van Lenteren JC (2009) Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biological Control* 50:299–306.
- Wyckhuys KAG, Strange-George JE, Kulhanek CA, Wäckers FL & Heimpel GE (2008) Sugar feeding by the aphid parasitoid *Binodoxys communis*: How does honeydew compare with other sugar sources? *Journal of Insect Physiology* 54:481–491.
- Yu Y, Stomph T-J, Makowski D & van der Werf W (2015) Temporal niche differentiation increases the land equivalent ratio of annual intercrops: A meta-analysis. *Field Crops Research* 184:133–144.
- Zhang C, Dong Y, Tang L, Zheng Y, Makowski D, Yu Y, Zhang F & van der Werf W (2019) Intercropping cereals with faba bean reduces plant disease incidence regardless of fertilizer input; a meta-analysis. *European Journal of Plant Pathology* 154:931–942.
- Zilahi-balogh GMG, Shipp JL, Cloutier C & Brodeur J (2006) Influence of Light Intensity, Photoperiod, and Temperature on the Efficacy of Two Aphelinid Parasitoids of the Greenhouse Whitefly. *Environmental Entomology* 35:581–589.

Acknowledgments

The authors wish to thank Ferréol Braud from the Department of Ecology of L'Institut Agro in Angers for his help to provide the proper experimental room conditions (temperature, humidity and lighting) as well as the plant material (seeds, substrate, and sowing). Additionally, the authors thank Xiomara Montealegre Delgado for her participation and help in this experimentation.

Supplementary Materials

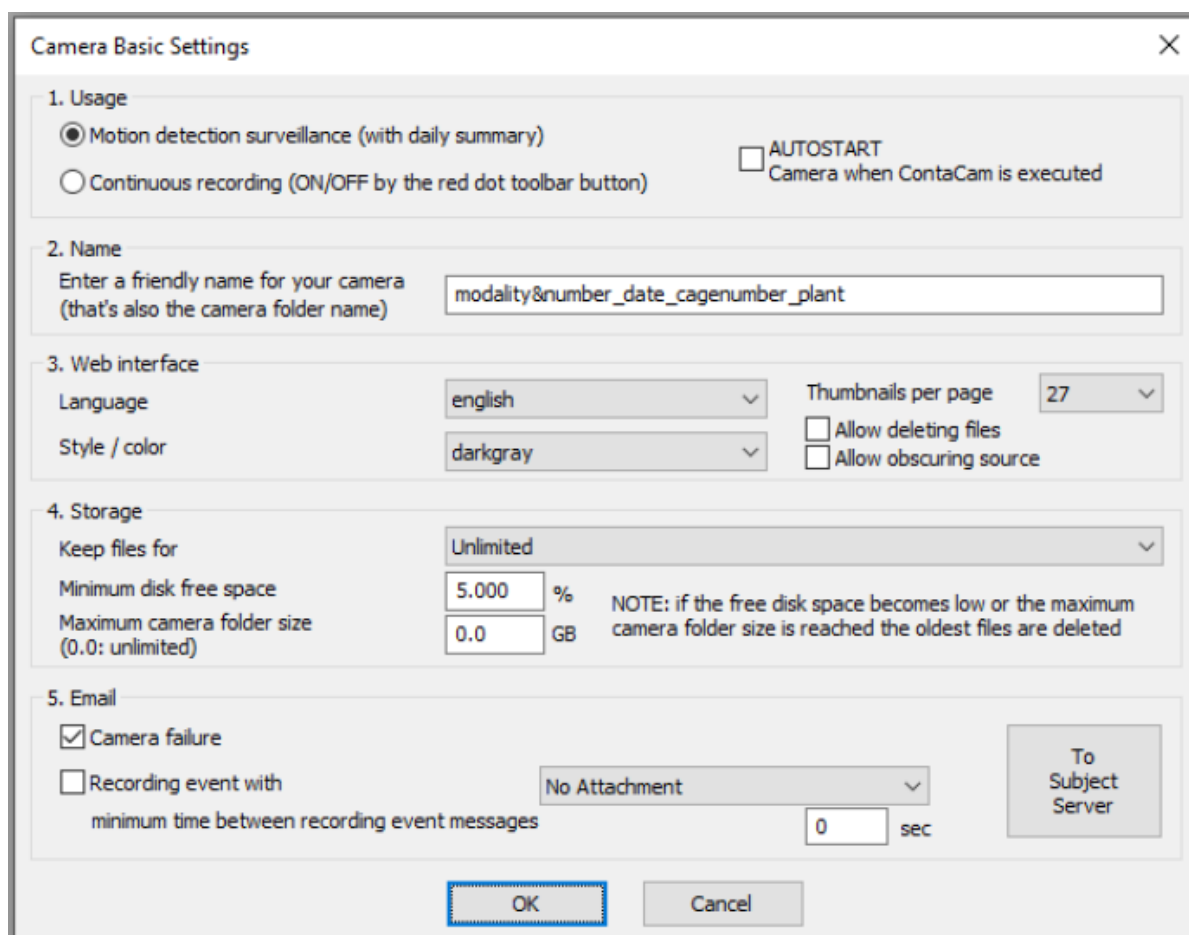


Figure SM1. Webcam settings used for every replicate on ContaCam© software.

Table SM1. Proportions of valid recorded replicates in feeding and attacking behaviours and ratios of fed and attacking females according to the modality.

Modality	Validity of the recordings/replicates			Replicates with at least one recorded feeding event	Replicates with at least one recorded attack on hosts	Replicates resulting with at least one mummy
	Feeding	Attacking	Resulting parasitism			
Control	55/60 (92%)			42/55 (76%)		
Near	22/33 (67%)	23/33 (70%)	24/33 (73%)	17/22 (77%)	10/23 (43%)	16/24 (67%)
Far	26/34 (76%)	31/34 (91%)	30/34 (88%)	15/26 (58%)	11/31 (35%)	22/32 (69%)

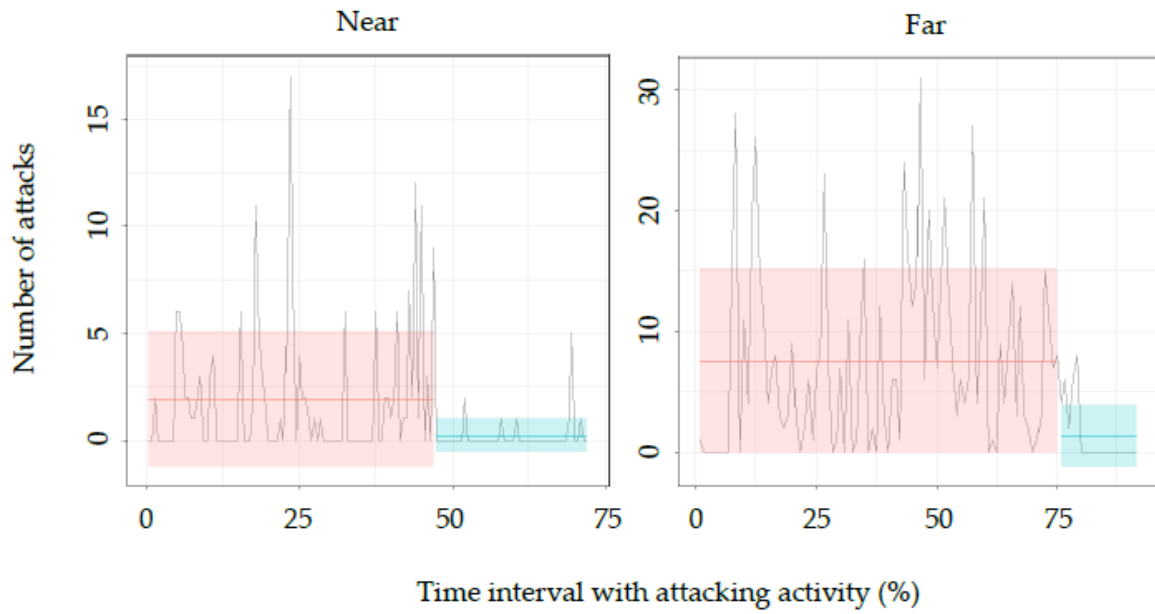


Figure SM2. Segmentation of the number of attacks recorded by female *A. ervi* throughout the first 24 and 18 hours of recording respectively in the “Near” and “Far” treatments. *Blue and rose highlighted time periods indicate the different intensities in egg-laying activity.*

CHAPITRE 2



Article 2 – Apport d’hôtes alternatifs et de nectar aux parasitoïdes dans un verger de pruniers pour la détermination de l’effet et de la portée spatiale de la complémentarité des ressources sur le contrôle biologique des pucerons



Inter-rang d’avoine implanté au sein d’un verger de pruniers pour l’approvisionnement des parasitoïdes en hôtes alternatifs (©Lérault, Décembre 2019)

Article

Providing Alternative Hosts and Nectar to Aphid Parasitoids in a Plum Orchard to Determine Resource Complementarity and Distance Range Effect on Biological Control

Louise Lérault ^{1,2}, Elsa Clavel ² , Cinthya M. Villegas ², Nuri Cabrera ², Bruno Jaloux ¹, Manuel Plantegenest ³ and Blas Lavandero ^{2,*} 

¹ IGEPP, INRAE, Institut Agro, Univ. Rennes, 49045 Angers, France;

louise.lerault@agrocampus-ouest.com (L.L.); bruno.jaloux@agrocampus-ouest.fr (B.J.)

² Laboratorio de Control Biológico, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Talca, Talca 3465548, Chile;

elsa.clavel@agrocampus-ouest.fr (E.C.); cvillegas@utalca.cl (C.M.V.); ncabrera@utalca.cl (N.C.)

³ IGEPP, INRAE, Institut Agro, Univ. Rennes, 35000 Rennes, France; manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr

* Correspondence: blavandero@utalca.cl

Abstract: There are many different practices that contribute to conservation biological control, but little is known about their complementarity. We tested the effects of providing food and alternative hosts to parasitoids by intercropping a plum orchard with companion plants. Oats and vetch were intercropped into the orchard either as single-species (oats or vetch) or two-species (oats and vetch combined) intercrops within an inter-row. The trophic resources provided by these intercrops were assessed, along with the incidences of aphids and their parasitoids in plum trees. We found up to ten alternative host species provided by oats and vetch, and extrafloral nectar was available from the vetch and mixed strips. An effect of intercrop type and distance to plum trees was observed on aphid incidence during one sampling period. Parasitism rates in exclusion cages were affected by intercrop type, reaching almost 60% close to the mixed intercrop. However, no general tendency was observed upon whether oats, vetch or their mixture was associated with a lower incidence of aphids. We found no evidence that providing effective sources of food and alternative hosts for parasitoids increased aphid mortality in this study. The context-dependent efficiency of intercropping is discussed.

Keywords: orchard intercropping; alternative hosts; extrafloral nectar



Citation: Lérault, L.; Clavel, E.; Villegas, C.M.; Cabrera, N.; Jaloux, B.; Plantegenest, M.; Lavandero, B. Providing Alternative Hosts and Nectar to Aphid Parasitoids in a Plum Orchard to Determine Resource Complementarity and Distance Range Effect on Biological Control. *Agronomy* **2022**, *12*, 77. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010077>

Academic Editors: Finbarr G. Horgan and Ivo Toševski

Received: 19 November 2021

Accepted: 24 December 2021

Published: 30 December 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

The trophic resources of most living organisms are heterogeneously distributed in time and space [1]. Regardless of the spatial or temporal scale considered, the resources used by an organism vary in diversity and abundance, and their distribution influences the organism's behavior [2]. For aphid parasitoids such as Aphidiinae [Hymenoptera: Braconidae], whose adults lay eggs in aphids and can feed on various carbohydrate sources, aphid hosts and carbohydrates are two essential and complementary trophic resources [3,4]. Indeed, the reproductive success of the parasitoids depends on the availability of both resources. Hence, the spatial and temporal distributions of these resources strongly influence the local density of parasitoids and their control of the host population.

Parasitoids use aphid hosts primarily for reproduction and overwintering [4,5]. However, the availability of aphid hosts in cropping systems varies throughout the year in temperate regions. Accordingly, parasitoids are active as biocontrol agents especially during the warm season, when pest aphid populations start to grow within the crop. The diversification of aphid species during evolution has generated diverse plant–host–parasitoid tritrophic interactions, defining host preferences within parasitoid communities [4,6]. Yet, this specialization process is generally not restricted to one host species, and parasitoids may exploit various aphid hosts on various plants, less preferred host species

being considered as alternative hosts [7,8]. Therefore, increasing plant diversity within an agroecosystem could lead, through the provision of alternative hosts for parasitoids, to an increase in their early population and their maintenance when pest aphids are scarce. Due to their development time, parasitoids do not control aphid populations immediately, unlike predators, which means that early arrival of parasitoids is necessary to ensure a high level of efficiency in pest control [9,10]. Plant and host diversities are then of great importance as they affect parasitoid survival, the timing of their colonization of agricultural fields in spring, and the size of their populations [11–13].

At the same time, plant diversification should increase the diversity of carbohydrate sources for natural enemies, including honeydew produced by aphids and other insects such as psyllids or mealybugs, and plant-provided floral and extrafloral nectars [14]. Honeydew is available and accessible for parasitoids wherever aphids are located, but its quantity depends on aphid density. However, honeydew is of low nutritional value compared to plant nectar for parasitoids, who tend to choose locations where they can find nectar close to their hosts [15–17]. Nectar improves parasitoid longevity, female fecundity and parasitism activity [18–20]. However, nectar availability is limited in time and space, because not all plants produce accessible nectar, especially extrafloral nectar, and floral nectar is restricted to the flowering period [21–23]. Hence, enhancing nectar provisioning is encouraged when designing biological control programs to attract and retain parasitoids [24–27].

Understanding how parasitoids respond to temporal and spatial disparities in the availability of their trophic resources is a key point for improving the ecosystem service of pest regulation. As hosts and nectar have complementary positive effects on parasitoids, an additive effect on parasitoid populations and their effectiveness as aphid regulators can be expected when both resources are provided. However, the two resources rarely occur in the same location. Because of their small size, parasitoids have low energy reserves and must frequently find sugar sources, ideally near their hosts [28,29]. Although they are known for their ability to travel large distances (up to 20 m from the release point for *Lysiphlebus cardui* [30]), the positive impact of floral strips placed at the edge of crops on pest control is often limited to a few meters [17]. Therefore, the distance between hosts and nectar sources has an important impact on their activity [31–34].

There are different ways to provide resources in orchards, and several types of resources can be provided, either complementary (nectar, refuges) or supplementary (alternative hosts) with the targeted agronomic pest host [35–37]. Banker plants are used to provide alternative hosts to parasitoids in order to increase or maintain their populations when the target host pest is scarce, whereas nectariferous plants are useful to feed them when the crop of interest does not provide nectar. This is the case for many fruit trees that have a short flowering period, do not produce extrafloral nectar or provide it when parasitoids are not present or when it is almost exclusively used and defended by ants [23,38–40]. In orchards, well-chosen companion plants sown as intercrops in the inter-rows of fruit trees should have a positive effect on parasitoid populations and pest control because not only will high-quality resources be directly provided in the orchard, but these will be provided in close proximity to the pest (host). However, intercrops might also keep parasitoids within the inter-rows, where they have all the resources they need, and keep them from moving to another vegetation level [41], and adversely affect pest control.

Comparison of the effect of providing the two types of trophic resources in an orchard and the evaluation of their possible complementarity have never been carried out. Aphids can be serious pests for many fruit trees around the world, causing direct and indirect damage. In plum tree orchards, highly polyphagous aphid species such as *Myzus persicae* (Sulzer) [Hemiptera: Aphididae] or specialized species such as *Brachycaudus helichrysi* (Kaltenbach) [Hemiptera: Aphididae] can cause significant economic losses by stunting shoots, reducing plant growth, and transmitting viruses [42–45]. Planting carefully selected intercrops between rows of trees in a plum orchard could be a way to provide an alternative

aphid species for parasitoids when pest densities are low and nectar sources for parasitoids to effectively reduce the incidence of aphid pests on plum trees [46,47].

Cereals such as oats (*Avena sativa* L.) have already proven to be good banker plants to provide alternative hosts to parasitoids in orchards [48–50]. Indeed, none of the aphid species known to feed on oats includes plum as a host plant, but they do have parasitoid species in common with aphid species that attack plum [51,52]. These parasitoid species were presumably able to transfer from oats as an intercrop to orchard trees. Aphids on oats usually arrive early in the season, before plum trees start budding, which can be favourable for building up early parasitoid populations in the orchard [53,54].

Leguminous plants such as some vetches (*Vicia sativa* L., *V. benghalensis* L.) produce extrafloral nectar known to be consumed by aphidiine parasitoids [25,55]. As an atmospheric nitrogen-fixing legume, vetch does not compete for nitrogen with plum trees [56]. Furthermore, vetch growth in inter-rows does not interfere with normal orchard management (such as the transit of tractors or other machinery), making it a good nectariferous plant to provide extrafloral nectar in an orchard. Additionally, aphid species feeding on leguminous plants such as vetch arrive later in the season compared with oats, do not attack plum trees, and share parasitoid species with plum aphids [57].

In this study, we evaluated whether intercropping in a plum tree orchard could provide both types of trophic resource needed by parasitoids: early alternative host aphids through intercropping with cereals (oats), and extrafloral nectar with late alternative host aphids through intercropping with legumes (vetch). Additionally, we assessed whether intercropping increases parasitoid activity in plum trees. Along with deciphering the effect of each resource type on aphid regulation and parasitism activity, we hypothesized that, when composed of mixed species, intercrops would have a complementary effect and produce a higher impact on aphid regulation by parasitoids, either through additive or synergistic effects. We also estimated the spatial extent of the effect of these intercropping arrangements by measuring aphid incidence and parasitism activity in plum trees located at different distances from an intercropped inter-row. We hypothesized that the effect on parasitism and aphid incidence in plum trees will decline with the distance from the intercropped strips.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

The experiment took place in 2019, during a single growing season in an organic plum tree orchard located inside the farm “Alto Las Delicias” near the city of Rancagua, in the O’Higgins region of central Chile (34°08’07.6” S 70°38’59.5” W). A total area of about 3 hectares within the orchard was used for the experiment with plum trees of the cultivar ‘d’Agen’ of similar age and size, representing approximately one-third of the total plum orchard area (Figure 1). The management of the plum trees was the same throughout the experimental area.

2.2. Experimental Design

The central inter-row of the orchard area considered for the experiment was sown with three different types of intercrop patches: oats (*Avena sativa* L.), vetch (a mixture of 20% *V. sativa* and 80% *V. benghalensis*), and a mixture of both previous types (oats+vetch, same plant density), which will be referred to as the mixed intercrop (Figure 1). The mixed intercrop was sown using 50% less seeds of oats and vetch compared with the single crop patches. For all patch types, oats were mechanically sown in rows (around 20 cm of distance between rows, every other row not sown in the mixed patches). Vetches were also sown in rows but manually (same inter-row distance as oats). In the mixed intercrop, vetches were sown to fill in the missing rows. Each patch type covered a strip 20 m long, 5 m wide between two rows of plum trees, corresponding to a strip of 7 plum trees. Thirty meters were left unsown on both sides of every intercrop patch. The three patch types constituted a block, replicated three times along the inter-row (Figure 1). All the other inter-rows were

left unsown. Throughout the season, all flowering weeds growing in the area were mown to avoid the presence of nectar sources or aphid hosts other than the intercrop patches.

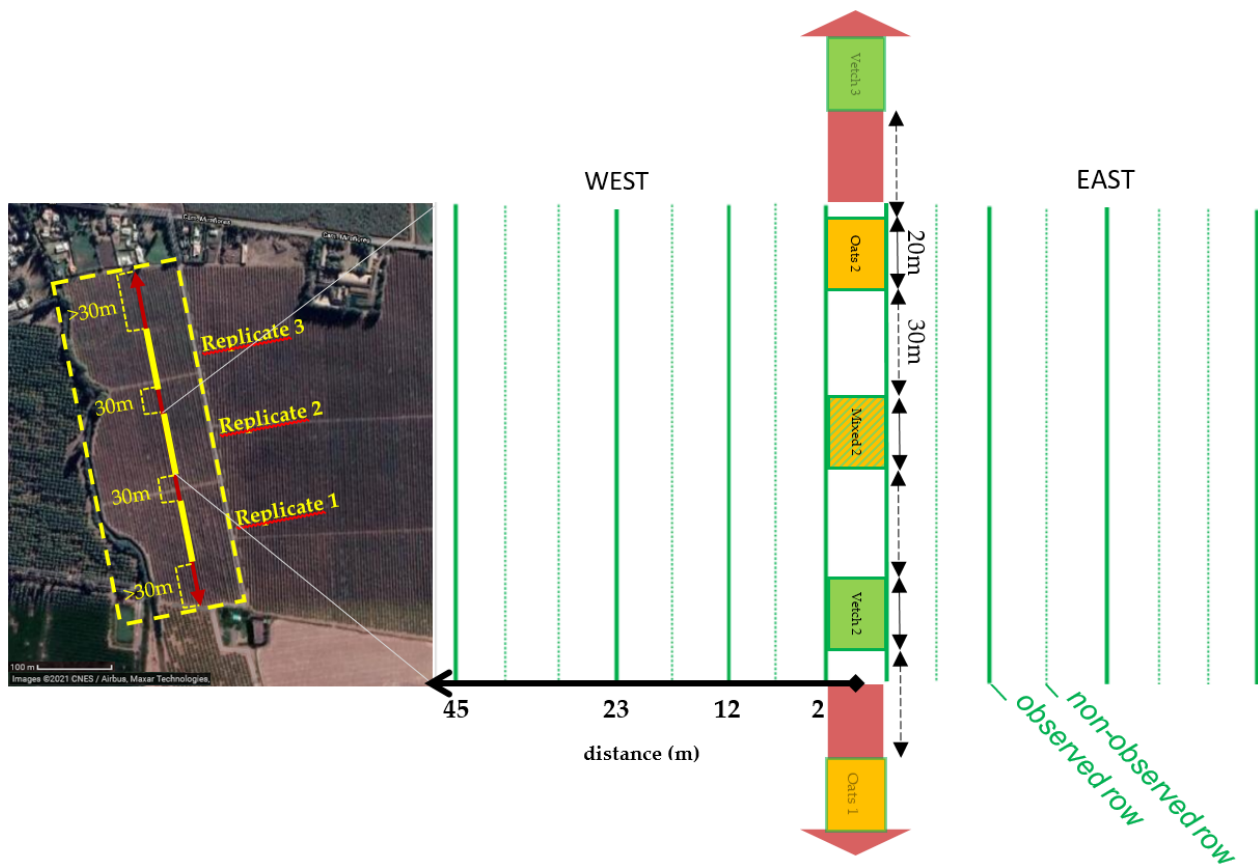


Figure 1. Experimental area of the plum orchard indicating the position of the central inter-row (red arrow) and the three replicates. The layout of the intercropping treatments are indicated for replicate 2 (same layout as for the other replicates).

2.3. Trophic Resources Provided by the Central Inter-Row

Once in early spring (21 August) and then every other week from 26 September to 13 November, the extrafloral nectar release was checked in vetch plants of the vetch and mixed patches. All nectaries of 20 randomly selected vetch plants were observed in every patch. If at least one nectary released nectar, the plant was scored as providing nectar. At the same time, aphids (wingless adults, alate and nymphs; aphid mummies were not included) in the vetch, oats, and mixed patches were sampled by hitting a group of 20 randomly selected plants with a wooden stick, collecting all dropped aphids on a whiteboard, and finally placing them with a paintbrush into Falcon© tubes. This collection method was applied five times in every patch. For the mixed patches, two samplings were performed: one on 20 oat plants, the other on 20 vetch plants. Aphids were brought back to the laboratory on the day of collection and were counted and identified. Aphid species described in the literature as potential hosts for parasitoid species recorded on plum aphids were counted as alternative hosts, and all aphids observed regardless of the species were considered as honeydew providers (see Table 1 for species names and category). All aphids were reared either on oats or on vetch for two weeks and checked daily for mummy formation. The formed mummies were then isolated into plastic tubes until parasitoid emergence. Finally, emerged parasitoids were identified.

Table 1. Mean number of aphids per species found in the three types of patches of the inter-row, at each observation date. Rp: *Rhopalosiphum padi*; Sa: *Sitobion avenae*; Sm: *Sipha maydis*; Md: *Metopolophium dirhodum*; Sg: *Schizaphis graminum*; Ap: *Acyrtosiphon pisum*; Ac: *Aphis craccivora*; Mp: *Megourae viciae*; Bh: *Brachycaudus helichrysi*; Af: *Aphis fabae*.

Observation Date	Intercrop Modality	Rp *	Sa	Sm	Md	Sg *	Ap	Ac *	Mp *	Bh	Af *
11 July	Oats	13.6	0.8	0.07	0.27	0	0	0	0	0	0
	Mixed	10.8	1.13	0	0.27	0	0	0	0	0	0
	Vetch	0.13	0.33	0	0	0.2	0	0	0	0	0
21 August	Oats	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mixed	0.53	0.13	0	0.07	0.07	0	0	0	0	0
	Vetch	0	0	0	0	0	0.07	0.93	0	0	0.7
26 September	Oats	7.67	2.47	2.93	4.47	0	0	0	0	0	0
	Mixed	1.13	0.47	0	1.1	0	0.5	0.23	0.13	0.23	0.03
	Vetch	0	0	0	0	0	2.1	1.53	0.47	0	0.73
10 October	Oats	1.47	0.07	7.87	1.33	0.4	0	0	0	0	0
	Mixed	1.83	0.57	0.97	2.1	1.3	0.6	0	0	0	0.07
	Vetch	0.13	0	0	0	0	4.33	1.33	0.27	0.07	0.13
29 October	Oats	1.13	6.27	0.73	1.07	0.6	0	0	0	0	0
	Mixed	0.77	1.33	1.9	0.33	0.73	1.57	0.43	0	0	0
	Vetch	0	0	0	0	0	17.87	1.13	0	0	0
13 November	Oats	0.2	16.27	1.67	0.07	0	0	0	0	0	0
	Mixed	0.13	4.77	0.37	0.07	0	0.8	0	0	0	0
	Vetch	0	0	0	0	0	13.27	0.13	0	0	0

* Species marked with an asterisk were considered as alternative host species.

2.4. Estimation of Aphid Incidence

Aphid incidence on plum trees was estimated on both sides of the central inter-row, on sections of seven trees from the first, third, fifth and eighth plum rows parallel to the central intercropped patches. The corresponding distances were 2 m, 12 m, 23 m and 45 m from the centre of the inter-row, the farthest distance being considered as a negative control. For each distance, on each side of each patch, three of the seven plum trees of the section were randomly selected and the presence or absence of an aphid colony in ten randomly selected shoots from each tree was noted. An aphid colony was considered to be present when at least two aphids were found on the same shoot, regardless of the developmental stage. Aphids were always found on the terminal parts of the shoots, most often at the base of young apical leaves. Aphid incidence on plum trees was assessed four times during the season: 10 and 29 October, 13 November and 4 December.

2.5. Parasitism Rate

The parasitism activity in the aphid colonies on plum trees was estimated four times during the season: on 10 and 29 October and on 13 and 27 November. For each plum section at the four distances mentioned above, and on each side of the central inter-row, five aphid colonies were searched for at the edge of the plum tree's shoots. All seven plum trees of the section were observed and, when possible, the five colonies were located on five different trees. For each colony, the species was identified using a hand-held magnifying glass (magnifier capacity $\times 10$) and the number of individuals was counted. Predators and adult parasitoids found on the shoot near the aphid colony were removed, as well as any already formed aphid mummies. Then, an exclusion cage, consisting of a 40 cm long, 20 cm diameter cylinder with mesh fabric, closed at one end with an elastic band to prevent insects from escaping, was placed to cover the entire colony. The other end was closed around the shoot with an iron shaft. The exclusion cages were left for eight days to allow all parasitized aphids to transform into mummies, after which all shoots with exclusion cages containing mummies were cut off and brought back to the laboratory. All mummies

found were counted and isolated in plastic tubes until they emerged, and the emerged parasitoid species were identified following the keys of Starý et al. (1995) and Tomanovic et al. (2014) [52,58]. Parasitism rates were calculated as the ratio of the number of mummies found after 8 days in the colony to the initial number of aphids in the colony when placing the exclusion cage. Only dates for which at least one exclusion cage in every plum section could be placed and showed parasitism activity were considered for analyses, therefore parasitism rates on October 10 were not presented.

2.6. Statistical Analyses

All statistical analyses were conducted with the RStudio software (R Core Team, v.3.5.3).

2.6.1. Resources Provided in the Inter-Row

For every observation date, the influence of the patch type (=intercrop) on the abundances of alternative hosts and honeydew providers within the central inter-row was assessed using a generalized linear mixed model (GLMM) assuming a quasipoisson distribution to cope with the overdispersion of the data, with function `glmmPQL` of package 'MASS'. Models included the patch type as a fixed effect and the replicate as a random effect. A type 3 test was performed using the function `Anova` of package 'car' to assess the significance of the effects. The same modelling procedure was applied to parasitized aphids collected in the inter-row, but with all observation dates included and considering the observation date as a random effect.

2.6.2. Aphid and Parasitism Incidences and Parasitism Rates

For every observation date, the influences of the distance and the patch type and of their interaction on aphid incidence (proportion of shoots infested by aphids) or parasitism incidence (proportion of cages with mummies) or parasitism rate (ratio previously explained) were assessed using GLMM. Due to a generally strong overdispersion of the data, all models were fitted using function `glmmPQL` with quasibinomial distribution. Distance and intercrop along with their interaction were considered as fixed effects, and the orientation including the replicate was considered as random variables to account for site effects. Type 3 Anova tests were then performed to assess the significance of the effects. After the GLMM for which type 3 Anova tests indicated a significance of one or both of the fixed effects at the 0.05 level, pairwise comparisons tests were realized with function `emmeans` of "emmeans" package. When the effect of the interaction was significant (0.05 level), additional GLMMs were realized with subsets of the general dataset including only two types of patches at a time, without changing any other parameter in the models, in order to do pairwise comparisons.

3. Results

3.1. Availability of Resources in the Inter-Row

From 26 September to 29 October, extrafloral nectar release was continuous in vetch and mixed intercrops: at least one nectary on each plant observed provided extrafloral nectar. Prior to this date, plants had not grown sufficiently and the extrafloral nectaries had not yet formed. During the 13 November observation, plants had completely dried out and the release of extrafloral nectar had stopped.

During the season, up to ten aphid species visited oats and vetch plants in the intercrops, and their abundance varied (Table 1). The collected aphids that turned into mummies belonged mainly to the species *Rhopalosiphum padi* in oats, mostly present at the beginning of the season, and later on to the species *Acyrtosiphon pisum*. On every date, alternative hosts were present, on both oats and vetch, in the three patch types (Figure 2a). Only once on 26 September did the average exceed 5 aphids per 20 plants in the oats, which was significantly higher than in the vetch or the mixed intercrops (Table 2). There was no other significant difference in alternative host abundance between types of patches in the season. Honeydew providers (i.e., total numbers of aphids recorded) were more numerous than

alternative hosts, as logically expected, and they showed more differences in several dates (Figure 2b, Table 2). On 26 September, aphids were over three times more abundant in oats compared to the other two patch types, whereas on 29 October vetch had the highest abundance of aphids. Finally, on 13 November, vetch and oats presented the highest abundance in honeydew providers. The abundance of aphids in the mixed intercrop remained amongst the lowest in all observed dates, with less than 10 aphids per 20 plants on average (all details on pairwise comparison tests are available on Supplementary Materials: Table S1 for alternative hosts and Table S2 for honeydew providers).

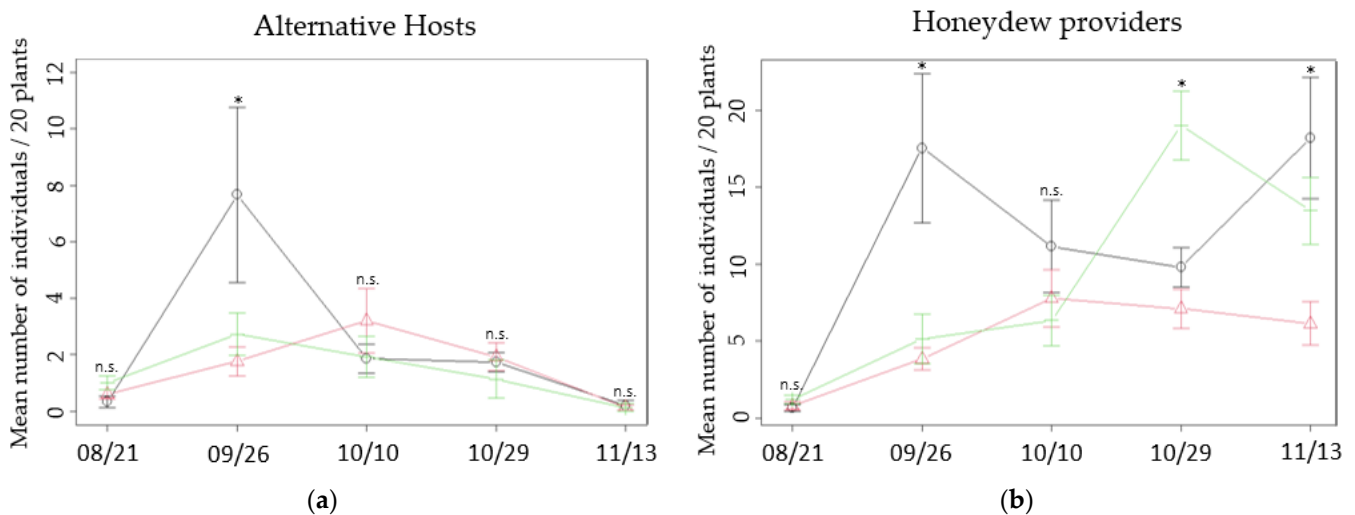


Figure 2. Mean number of aphids found per resource type: (a) alternative hosts and (b) honeydew providers, in the three patch types and at each observation date. Black continuous line: oats; green dotted line: vetch; red dashed line: mixed. Error bars represent standard errors. Significant differences are marked with an asterisk (n.s.: non significant).

Overall, both aphid resource types, alternative hosts and honeydew providers, showed high variabilities in the abundances, on each observation date. Still, the main difference between the intercrops in terms of provided resources was the presence of nectar in the intercrops including vetch plants (vetch and mixed). The main difference between the vetch and mixed patches was therefore the higher available quantity of nectar per patch in the vetch intercrop due to the doubly higher density of vetch plants compared with the mixed intercrop.

Numbers of mummies formed after the aphids were collected in the inter-row presented quite different results from one date to another in the three different types of patches (Figure 3): there was no significant difference in the number of parasitized aphids between intercrops during the whole experimental season ($\text{Chisq} = 0.0995$; $\text{Df} = 2$; $p\text{-value} = 0.951$). Parasitism was numerically higher in oats on 26 September and 13 November, whereas in October a higher number of mummies formed was recorded in the patches that included vetch plants. The mixed intercrop was not associated with a higher number of mummies at any date but had the lowest variability in parasitized aphids during the season. Emergence rates were quite low: parasitoids emerged from 24%, 35% and 52% of the total mummies isolated respectively in oats, mixed and vetch intercrops. Emerged parasitoid species included targeted species such as *Aphidius platensis* Brethes and *Lysiphlebus testaceipes* Cresson [Hymenoptera: Braconidae], which attack some aphid species from the inter-row as well as plum tree aphids (Table 3). *A. platensis* emergence occurred earlier in the season than *L. testaceipes* and exclusively from oats and mixed patches, whereas *L. testaceipes* was found on the three types of patches.

Table 2. Summary of statistical modelling and of comparisons of intercrops for alternative hosts and honeydew providers in the inter-row. Significant differences (p -value < 0.05) are bolded.

Date	Explained Variable	Fixed Effect (Random Effect)	ANOVA Test Following GLMMs (Df = 2)		Pairwise Comparisons ¹ (Emmeans) p -Values (Df = 55)		
			Chisq	p -Value	Oats/Mixed	Oats/Vetch	Mixed/Vetch
21 August	Alternative hosts	Intercrop (replicate)	5.1441	0.076	/	/	/
	Honeydew providers	Intercrop (replicate)	2.4817	0.289	/	/	/
26 September	Alternative hosts	Intercrop (replicate)	12.132	0.002	0.002	0.046	0.453
	Honeydew providers	Intercrop (replicate)	31.136	<0.001	<0.001	0.001	0.473
10 October	Alternative hosts	Intercrop (replicate)	1.301	0.522	/	/	/
	Honeydew providers	Intercrop (replicate)	2.0423	0.360	/	/	/
29 October	Alternative hosts	Intercrop (replicate)	1.0802	0.583	/	/	/
	Honeydew providers	Intercrop (replicate)	26.000	<0.001	0.187	0.005	<0.001
13 November	Alternative hosts	Intercrop (replicate)	0.178	0.915	/	/	/
	Honeydew providers	Intercrop (replicate)	14.847	<0.001	<0.001	0.295	0.015

¹ Pairwise comparison tests were not performed when Anova test p -values were not significant.

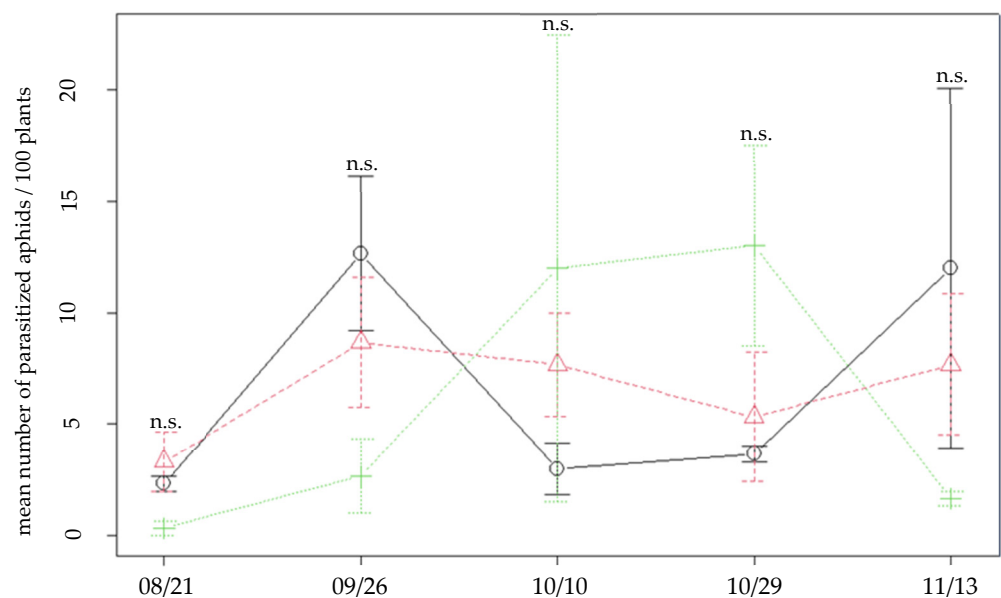


Figure 3. Mean number of parasitized aphids after every sampling in the inter-row, for all three patch types. Black continuous line: oats; green dotted line: vetch; red dashed line: mixed. Error bars represent standard errors. Significant differences are marked with an asterisk (n.s.: non significant).

Table 3. Total number of parasitoids (and hyperparasitoids) per category from collected aphids of all three patch types. Ae: *Aphidius ervi*; Ap: *Aphidius platensis*; Au: *Aphidius uzbekistanicus*; Lt: *Lysiphlebus testaceipes*; Pg: *Praon gallicum*; Pv: *Praon volucre*; P sp.: *Praon* sp.; H: Hyperparasitoids; NI: Not identifiable; NE: Non-emerged.

Date	Intercrop Modality	Ae	Ap	Au	Lt	Pg	Pv	P sp.	H	NI	NE
21 August	Oats	0	3	0	0	0	0	0	1	2	1
	Mixed	1	3	0	0	0	0	0	0	2	4
	Vetch	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26 September	Oats	0	1	0	2	0	0	0	0	0	35
	Mixed	0	1	0	0	0	0	0	0	0	25
	Vetch	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
10 October	Oats	0	1	0	0	0	0	0	1	5	2
	Mixed	7	1	0	0	4	1	0	0	4	6
	Vetch	2	0	0	8	0	0	0	5	1	20
29 October	Oats	0	0	1	0	0	1	0	0	2	7
	Mixed	1	0	0	7	0	0	0	0	1	7
	Vetch	23	0	0	7	0	0	0	0	1	8
13 November	Oats	1	0	10	0	0	0	4	0	12	9
	Mixed	0	0	8	0	0	0	0	0	6	9
	Vetch	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1

3.2. Aphid Incidence

No clear effect of the distance from the inter-row was detected on aphid incidence in plum trees, at any observation date (Figure 4, see Supplementary Materials Table S3). Still, on November 13, the effects of intercrop and its interaction with the distance were significant (effect of the intercrop: $\text{Chisq} = 7.5128$; $\text{Df} = 2$; $p\text{-value} = 0.023$; effect of the interaction: $\text{Chisq} = 10.577$; $\text{Df} = 2$; $p\text{-value} = 0.005$). On this date, aphid incidence in oats-associated plum trees was lower than for the other two patch types, more particularly when closest to the patch (see Supplementary Materials Table S4 for the model summary). At 2 m distance, the infestation by aphids was barely above 1% for oats-associated plum trees, whereas it reached around 6% and 10% for vetch and mixed-associated plum trees respectively. However, proportions of infested shoots were quite variable. On average, the proportions of infested shoots remained low throughout the season and at all distances, the maximum (10% on average) being reached by the mixed-associated plum trees, at the closest distance from the strip, on November 13 (Figure 4c).

3.3. Incidence of Parasitism and Parasitism Rate

Plum aphid mummies found in the exclusion cages were identified as either *B. he-lichrysi*, *Brachycaudus persicae* (Passerini), *Aphis spiraecola* Patch or *M. persicae* [Hemiptera: Aphididae], four species known to attack plum trees and other fruit trees. The incidence of parasitism amongst exclusion cages sometimes reached high levels, with a mean incidence of 70% of the cages with at least one aphid mummy in the mixed intercrop on November 13, closely followed by the vetch intercrop (Figure 5). There was however no significant effect of the distance from the central inter-row, or of the type of patch, or their interaction, on the incidence of parasitism amongst exclusion cages on any observation date (for statistic results, see Supplementary Materials Table S3). Yet, irrespective of the location in the orchard, parasitism was omnipresent, especially in late October and November.

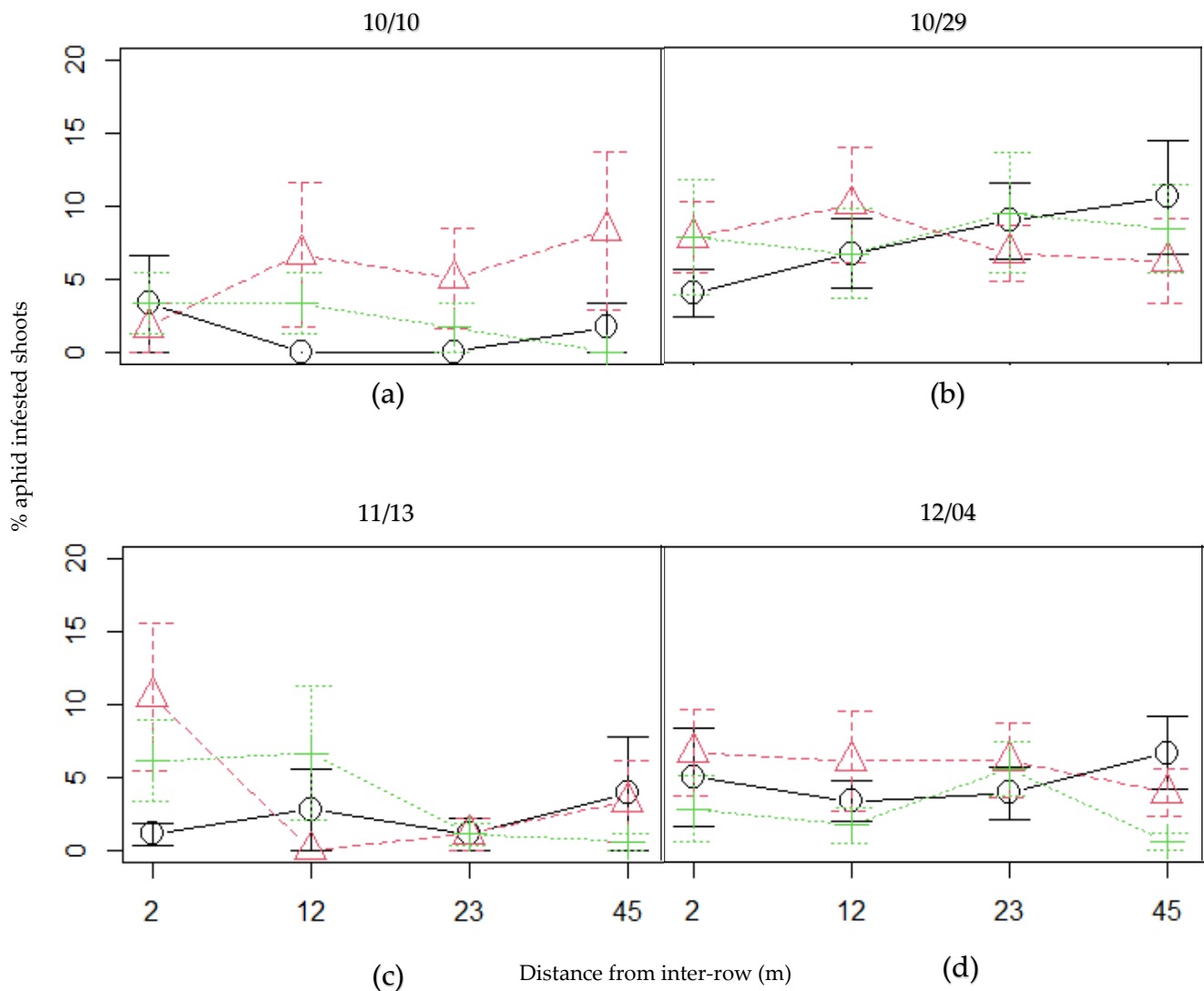


Figure 4. Proportion of plum tree shoots infested by aphids at four distances from every patch type, for every observation date: (a) October 10, (b) October 29, (c) November 13 and (d) December 4. Black continuous line: oats; green dotted line: vetch; red dashed line: mixed. Error bars represent standard errors.

Resulting parasitism rates in plum tree aphids were quite high on 29 October and 13 November, reaching almost 60% in the plum trees closest to the mixed patches (Figure 6). Although there was no difference between patch types in terms of parasitism incidence, parasitism rates on 29 October and 27 November significantly differed according to the patch type (effect of the intercrop on 29 October: $\text{Chisq} = 6.6492$; $\text{Df} = 2$; $p\text{-value} = 0.036$; on 27 November: $\text{Chisq} = 6.7004$; $\text{Df} = 2$; $p\text{-value} = 0.035$). On 29 October, the parasitism rate in oats-associated plum aphids was about half that of the other two patch types, and on 27 November the vetch-associated plum aphids presented a higher parasitism rate than the mixed-associated plum aphids (see Supplementary Materials Table S5 for pairwise comparison tests details). On 13 November, parasitism rates were not significantly different between patch types or distances (see Table S3 for a summary of statistic results).

Similarly to mummies from collected aphids in the inter-row, emergence rates in mummies from collected plum aphids were too low for quantitative comparisons. However, the two main parasitoid species that emerged were *A. platensis* and *L. testaceipes*, which were also found emerging from mummies in the inter-row (Figure 7).

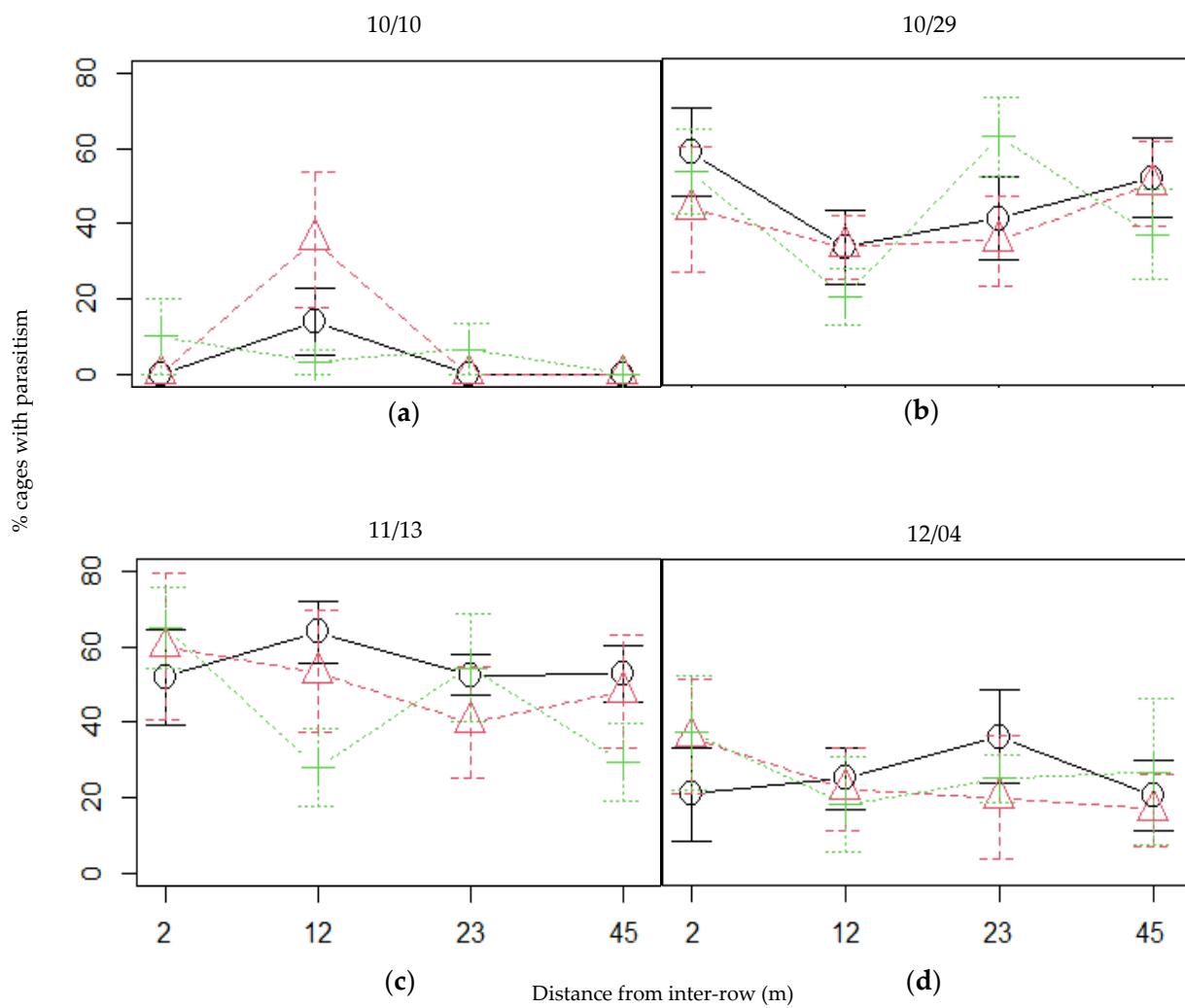


Figure 5. Incidence of aphid parasitism during the observational season in the plum trees, at four distances from every patch type, on all observation dates: (a) October 10, (b) October 29, (c) November 13 and (d) December 4. Black continuous line: oats; green dotted line: vetch; red dashed line: mixed. Error bars represent the standard error.

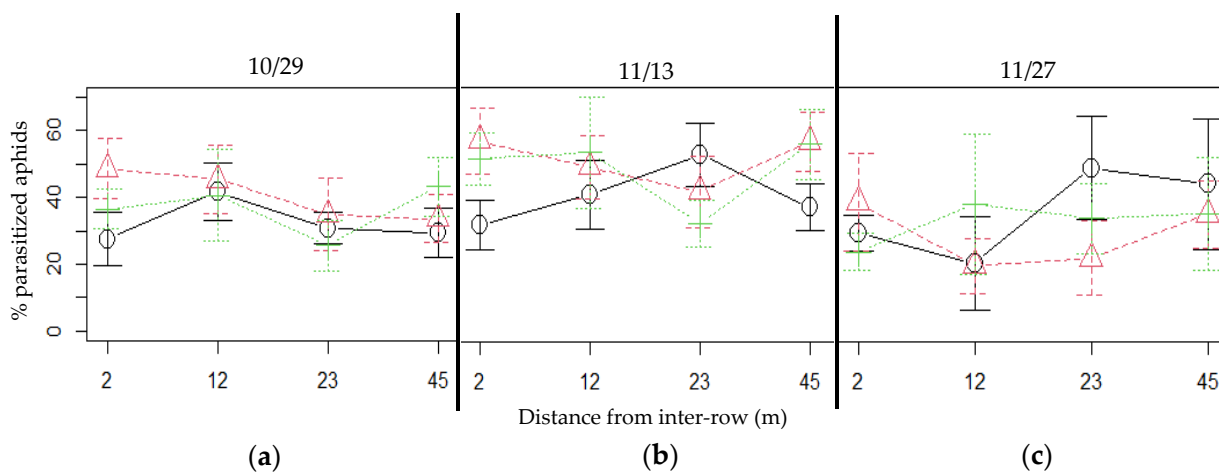


Figure 6. Parasitism rates in the plum trees at four distances from each patch type, on three observation dates: (a) October 29, (b) November 13 and (c) November 27. Black continuous line: oats; green dotted line: vetch; red dashed line: mixed. Error bars represent the standard error.

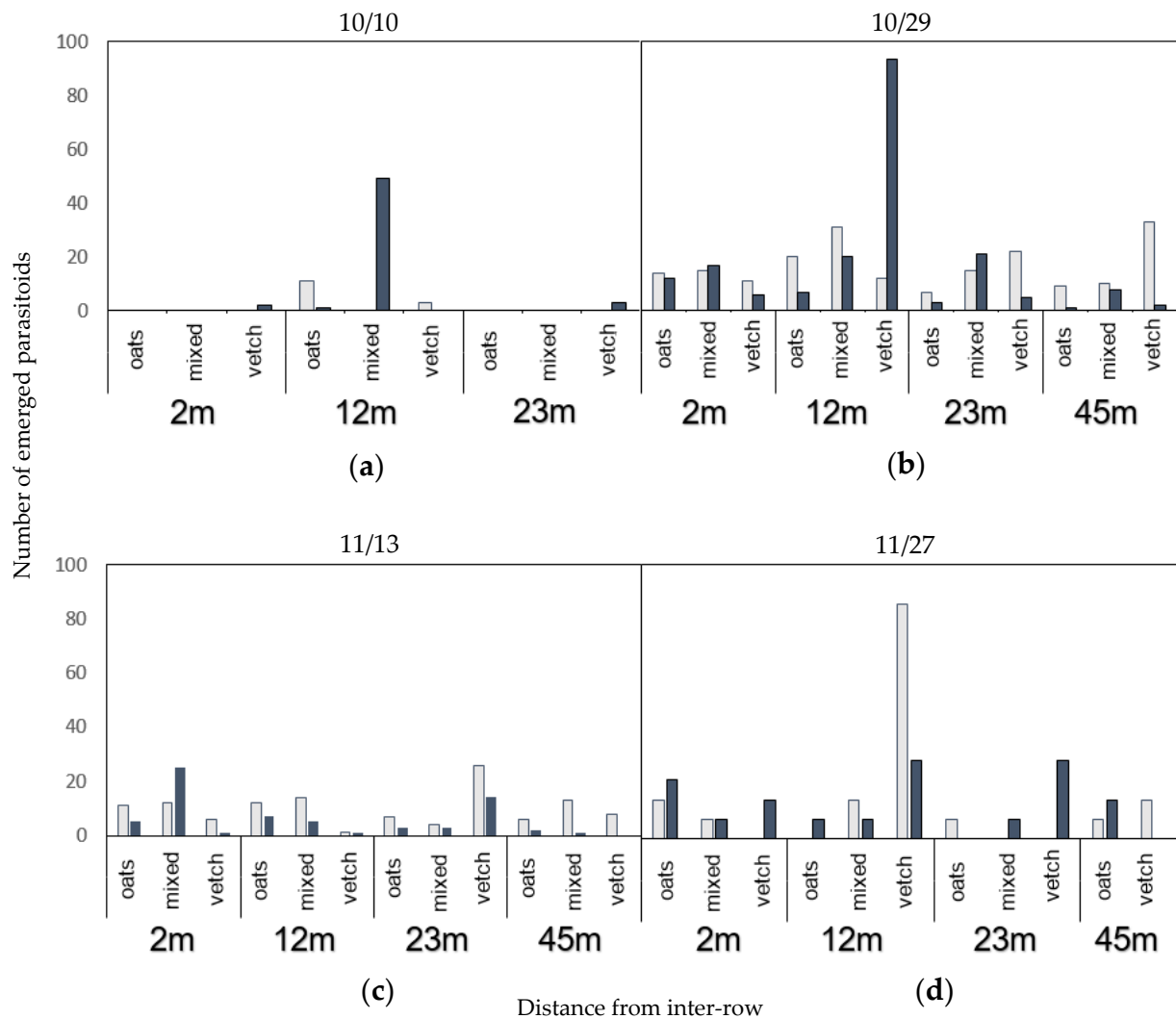


Figure 7. Numbers of emerged *A. platensis* (bright) and *L. testaceipes* (dark), from each exclusion cage collection in plum trees for all types of patches and distances, per experimental date: (a) 10 October, (b) 29 October, (c) 13 November and (d) 27 November. No parasitoid emerged from mummies collected on 10 October at 45 m.

4. Discussion

4.1. Abundance, Quality and Temporality of Carbohydrates Provided in the Inter-Row

Although intercrops were well established within the plum orchard, vetch density in the mixed and vetch intercrops was lower than expected, probably due to a low germination rate (*personal observation*). Still, the delivery of extrafloral nectar by vetch plants started at the early stages of plant development with the formation of the stipules in late August (early spring in Chile) and ended when plants started to dry by the end of November. Extrafloral nectar release is subject to abiotic parameters [21]. Mild and warm temperatures and sunny weather occurred during most of the 2019 season and allowed the continuous release of extrafloral nectar by the great majority of vetch plants. It is therefore improbable that extrafloral nectar availability was limiting in the vetch and mixed patches for parasitoids. Honeydew availability varied during the season with total aphid abundances and was higher in oats at the beginning and higher in vetch at the end. Mixing cereals and leguminous plants has been shown to reduce the incidence of some aphids by bottom-up control [59–62]. It could explain why there were fewer aphids in the mixed intercrop, even if

our initial hypothesis was rather to attract a higher number of parasitoids with the presence of hosts, honeydew and extrafloral nectar combined and produce a top-down regulation.

Although honeydew and extrafloral nectar were available, we could not disentangle in this experiment whether parasitoids fed in the intercrops, and if they did, did they prefer one or other sugar resource. The fact that both resources were available continuously in the vetch and mixed patches, when only honeydew was available in the oats patches, was the expected outcome of carbohydrates resources from the inter-row. However, a possible drawback of providing sugar sources, recently suggested by Heimpel [63], is that fed parasitoids are encouraged to disperse further away from the carbohydrate sources as a strategy to avoid density-dependent hyperparasitoid attraction, self-superparasitism, inbreeding among offspring and catastrophic mortality events. If this hypothesis is confirmed, there would have been an effect of intercropping, but the spatial scale considered in this study would probably have been too small to detect it.

4.2. Abundance, Quality and Temporality of Alternative Hosts and Parasitism in the Inter-Row

The other resource provided by the three intercrops included alternative aphid hosts. These were more abundant in the oats intercrop in late September which could be due in part to the oats germinating and growing earlier than vetches [64]. A higher proportion of parasitized aphids in the oats at the same time is consistent with the highest proportion of alternative hosts, suggesting that cereal alternative hosts did attract parasitoids early in the season, which is favourable for successful biological control of the aphid pests later in the season [9,65,66]. Among the species found parasitizing the inter-row aphids, *Aphidius platensis* and *A. uzbekistanicus* were represented, however, their host ranges do not include any of the aphid species found on vetch plants, which explains why they were only found in oats and mixed intercrops [52,67]. Unlike these two species, *Aphidius ervi* is known to prefer legume-feeding aphids such as *Acyrtosiphon pisum* [68]. Vetch and oat aphids possibly attracted different parasitoid species at different times and densities, which could explain the differences in parasitized aphids. This result partially confirms our assumption that oats and vetch effectively provided alternative hosts at two different periods of the season. Nevertheless, the number of parasitized aphids was unexpectedly never higher in the mixed intercrop, which suggested that, unlike what has been observed by Jamont et al. [26], parasitoids were not mainly attracted by a habitat gathering alternative hosts and carbohydrates sources but that other dynamics drove them in one way or the other to intercrops [61].

Alternative host abundance in the mixed intercrop was not higher than in the other two, despite harbouring a higher diversity of aphid species, which is possibly linked with the effect of intercropping on aphid incidence, as previously mentioned.

4.3. Dispersal of Parasitoids between the Intercrops and the Plum Trees

The two main parasitoid species observed parasitizing plum aphids, *Aphidius platensis* and *Lysiphlebus testaceipes*, were also identified as species parasitizing alternative hosts in the intercrops. *Aphidius platensis* was more associated with oats and mixed intercrops, whereas most *L. testaceipes* individuals were found in vetch and mixed intercrops. No clear effect of the vicinity of the intercropping on parasitism incidence in plum aphids was detected and, unfortunately, parasitoid emergence was too low to be able to determine whether one species or another was more abundant in plum trees associated with one of the three intercropping modalities. Nevertheless, the fact that we found shared parasitoid species between the two vegetation levels may indicate that transfer between them is possible, which has recently been observed by Alvarez-Baca et al. (2020) on *A. platensis* between cereal aphids and *Myzus persicae* aphids in peach orchards [54]. Our methodology was possibly insufficient to validate the field dispersal of these organisms, as parasitoids movements were not followed in the field, directly or indirectly. And yet, even if some parasitoid species have been observed in the intercrops and in the plum

trees, dispersal between these two compartments could have been restricted due to host or habitat specialization [69,70], or host fidelity with or without genetic local adaptation [68].

Results from our study indicate that parasitoids species were found in common between aphids from the intercrops and plum aphids. However, the fact that we detected no clear effect of the vicinity of the inter-row strips on aphid or parasitism incidences in plum trees suggests little or no movement between plum trees and intercrops.

4.4. Potential Negative Effect of the Inter-Row on Parasitism in Plum Trees

There was no significant difference in parasitism incidence among the treatments, either between intercrops and plum trees or among intercrops, even at 2 m from the inter-row. One significant result alone cannot be considered as optimized for a successful parasitism activity, given the number of models that were used to test parameters, and given the complexity of host selection in parasitoids (already mentioned). A possible setback effect of intercropping was that parasitoids may have been retained within the intercrops and prevented from leaving it to forage for plum aphids, since some of their preferred hosts were available closer to the extrafloral nectar source during the season [17,26,32]. Alternatively, there might have been a barrier effect between sections so that parasitoids were easily able to move between intercrops rather than switching to the plum tree compartment. Inter-row sections were 20 m wide, and the area of intercropping was rather small compared to the orchard area, possibly making it difficult to detect any clear effect it may have had on plum trees. On the other hand, there is no direct data on the movements of the main parasitoid species common to both intercrops and plum trees. The dispersion of these parasitoid species may be underestimated [71].

4.5. Plum Aphids Incidence and Their Regulation

The incidence of plum aphids did not clearly differ with either the intercrop or the distance from the inter-row, although there was an effect at one sampling period when inter-row sections had started to dry and fewer alternative aphid hosts were observed in the inter-row. As previously mentioned, local adaptation, habitat specialization or host fidelity in parasitoid species may have prevented migration between both compartments. It is also possible that, as suggested by Luquet et al. [72], the honeydew released by plum aphids was sufficient for parasitoids, and more preferentially exploited than the extrafloral nectar from the inter-row, since honeydew is available directly where hosts are.

In this experiment, predation was not taken into account. The exclusion cages estimated optimized parasitism rates without considering intraguild predation. By their intraguild action on parasitized aphids, predators could have affected the outcomes on parasitism. Alternatively, some predators have been observed to preferentially consume non-parasitized aphids, in which case predators could have decreased the number of non-parasitized aphids, as competitors of parasitoids [73]. The extent of predation may have been valuable information to understand the low aphid incidences [74], since we observed many aphid predators such as Coccinellidae in the orchard during the season [*personal observation*]. Generalist predators do not exhibit host fidelity, they move over larger distances than parasitoids and could have dispersed in the whole orchard, preventing us from properly interpreting the effect of the inter-row on aphid incidence [75]. Generalist predator species present during this study exhibit greater diet breadth and other inter-annual dynamics, which have been shown to be highly dependent on the landscape structure [76]. Therefore, they could be affected by other alternative hosts and nectar provisions in the agrosystem under study [77–79].

4.6. Limitations of the Study

This experiment was realized over one single growing season, which can bring doubts regarding the generalization and the legitimacy of the results. For instance, it could be argued that aphid or parasitoid incidences this particular year were not representative. However, previous similar experiments realized in the same plum orchard have also

estimated the aphid incidence the year before: aphid incidence nearby an oats-filled inter-row was similar to the average aphid incidence in plum shoots found in 2019 at the beginning of November (Alvarez-Baca et al., in prep.).

The number of replicates was only three but there was a trade-off between the size of the intercrop treatments and the distance between replicates, and given previous field experiments searching for parasitoid movements from provided resources [17,80], the experimental design was chosen to maximize intercrop strip length as well as the distance between them, to have enough intercrop area to observe a possible effect but also to avoid possible overlaps and interference between treatments. Three replicates may have generated low statistical power in order to detect some weak effects of the intercropping modalities. In any case, the context-dependency of such pest management practices has been reported before [81]. Additional experimentations testing the complementarity of conservation biological control practices such as the use of banker or nectariferous plants would be needed to interpret more accurately the possible beneficial role of intercropping in plum orchard inter-rows for biological control of aphids.

5. Conclusions

This study emphasizes the context-dependent efficiency in the use of intercrops to provide resources needed by parasitoids for biological control, and highlights that providing two types of trophic resources or combining two types of practices, does not systematically bring higher efficiency in parasitoid recruitment or activity [82]. Here, mixing cereal and leguminous plants did not seem to bring an additional or synergetic effect on aphid control or parasitoids when compared with the same crops provided separately. Nevertheless, this study does validate some of the assumptions made by providing trophic resources with intercropping, but without leading to increased biological control of pests. The companion plant types implanted in the central inter-row inside the plum orchard experimental area provided the expected resources, that is alternative hosts and extrafloral nectar, but had no clear outcome on the regulation of plum aphids by parasitoids. Even so and without giving quantitative information, our study helps to illustrate the communities of parasitoids that can be found and potentially shared between two completely different crop types. It highlights the necessity to investigate wider trophic webs than plant–aphid–parasitoid complexes, in order to efficiently develop optimized pest management programs in orchards thanks to intercropping or other environmental-friendly practices.

Supplementary Materials: The following are available online at <https://www.mdpi.com/article/10.3390/agronomy12010077/s1>, Table S1: pairwise comparison results for GLMM testing the effect of intercropping modality on the abundance of alternative hosts in the inter-row on 26 September; Table S2: pairwise comparison results for GLMM testing the effect of intercropping modality on the abundance of honeydew providers in the inter-row on 26 September, 29 October and 13 November; Table S3: results summary of generalized linear mixed modelling of the effects of distance, intercrop modalities and their interaction on aphid and parasitism incidences and parasitism rate, in plum trees; Table S4: pairwise comparison results for GLMMs testing the effect of intercropping modality and distance interaction on aphid incidence in plum trees on 13 November; Table S5: pairwise comparison results for GLMM testing the effect of intercropping modality on parasitism rate in plum aphids on 29 October and 27 November.

Author Contributions: Conceptualization, L.L., B.L., B.J. and M.P.; methodology, L.L., E.C., C.M.V., N.C., B.L., B.J. and M.P.; validation, M.P., B.J., B.L. and L.L.; formal analysis, L.L., B.L. and M.P.; investigation, L.L., E.C., C.M.V., N.C., B.J. and B.L.; resources, L.L., E.C., C.M.V. and N.C.; data curation, L.L.; writing—original draft preparation, L.L.; writing—review and editing, L.L., B.J., B.L. and M.P.; visualization, L.L. and E.C.; supervision, B.J., B.L. and M.P.; project administration, B.J. and B.L.; funding acquisition, B.L., B.J. and M.P. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT) regular grant n°1180601 to B.L. The authors would also like to thank project ANID/PIA/ACT192027 for funding provided during the writing of this manuscript. L.L. was financially supported by the Contrat Plan État Région (CPER) Pays de la Loire (2015–2020) and her mobility was funded by an Erasmus + International Credit Mobility grant supported by project convention 2018-1-FR01-KA107-046996.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: The datasets used and/or analyzed and presented in this study are available from the corresponding author by mail request.

Acknowledgments: The authors thank Jeniffer Alvarez-Baca, Armando Alfaro-Tapia, Macarena Guiachetti, Luciano Hidalgo, Leonardo Cifuentes and Washington Saldías for their help in the field. They also express their gratitude and special thanks to Nicolás Gonzales, Teresa Vallejos and their agronomic team for their availability and support in the plum orchard during the whole experimental time.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Van Langevelde, F.; Prins, H.H.T. Introduction to Resource Ecology. In *Resource Ecology*; Prins, H.H.T., Van Langevelde, F., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2008; pp. 1–6, ISBN 978-1-4020-6848-5.
2. Prins, H.H.T.; Van Langevelde, F. Assembling a Diet from Different Places. In *Resource Ecology*; Prins, H.H.T., Van Langevelde, F., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2008; pp. 129–155, ISBN 978-1-4020-6848-5.
3. Gillespie, M.A.K.; Gurr, G.M.; Wratten, S.D. Beyond Nectar Provision: The Other Resource Requirements of Parasitoid Biological Control Agents. *Entomol. Exp. Appl.* **2016**, *159*, 207–221. [[CrossRef](#)]
4. Godfray, H.C.J. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*; Monographs in Behavior and Ecology; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA, 1994; Volume 67, ISBN 0-691-00047-6.
5. Leather, S.R.; Walters, K.F.A.; Bale, J.S. *The Ecology of Insect Overwintering*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 1995; ISBN 978-0-521-55670-5.
6. Ballesteros, G.I.; Gadau, J.; Legeai, F.; Gonzalez-Gonzalez, A.; Lavandero, B.; Simon, J.-C.; Figueroa, C.C. Expression Differences in *Aphidius Ervi* (Hymenoptera: Braconidae) Females Reared on Different Aphid Host Species. *PeerJ* **2017**, *5*, e3640. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
7. Monticelli, L.S.; Nguyen, L.T.H.; Amiens-Desneux, E.; Luo, C.; Lavoit, A.; Gatti, J.; Desneux, N. The Preference–Performance Relationship as a Means of Classifying Parasitoids According to Their Specialization Degree. *Evol. Appl.* **2019**, *12*, 1626–1640. [[CrossRef](#)]
8. Vinson, S.B. Biochemical Coevolution between Parasitoids and their Hosts. In *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*; Price, P.W., Ed.; Springer: Boston, MA, USA, 1975; pp. 14–48, ISBN 978-1-4615-8734-7.
9. Neuville, S.; Le Ralec, A.; Outreman, Y.; Jaloux, B. The Delay in Arrival of the Parasitoid *Diaeretiella Rapae* Influences the Efficiency of Cabbage Aphid Biological Control. *BioControl* **2016**, *61*, 115–126. [[CrossRef](#)]
10. Schellhorn, N.A.; Gagic, V.; Bommarco, R. Time Will Tell: Resource Continuity Bolsters Ecosystem Services. *Trends Ecol. Evol.* **2015**, *30*, 524–530. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
11. Ebeling, A.; Klein, A.-M.; Weisser, W.W.; Tschardtke, T. Multitrophic Effects of Experimental Changes in Plant Diversity on Cavity-Nesting Bees, Wasps, and Their Parasitoids. *Oecologia* **2012**, *169*, 453–465. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
12. Tylianakis, J.M.; Tschardtke, T.; Klein, A.-M. Diversity, Ecosystem Function, and Stability of Parasitoid-Host Interactions Across a Tropical Habitat Gradient. *Ecology* **2006**, *87*, 3047–3057. [[CrossRef](#)]
13. Aquilino, K.M.; Cardinale, B.J.; Ives, A.R. Reciprocal Effects of Host Plant and Natural Enemy Diversity on Herbivore Suppression: An Empirical Study of a Model Tritrophic System. *Oikos* **2005**, *108*, 275–282. [[CrossRef](#)]
14. Wäckers, F.L. Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. In *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects*; Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J., Eds.; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2005; pp. 17–74, ISBN 978-0-511-54222-0.
15. Tena, A.; Senft, M.; Desneux, N.; Dregni, J.; Heimpel, G.E. The Influence of Aphid-Produced Honeydew on Parasitoid Fitness and Nutritional State: A Comparative Study. *Basic Appl. Ecol.* **2018**, *29*, 55–68. [[CrossRef](#)]
16. Wäckers, F.L.; van Rijn, P.C.J.; Heimpel, G.E. Honeydew as a Food Source for Natural Enemies: Making the Best of a Bad Meal? *Biol. Control* **2008**, *45*, 176–184. [[CrossRef](#)]
17. Tylianakis, J.M.; Didham, R.K.; Wratten, S.D. Improved Fitness of Aphid Parasitoids Receiving Resource Subsidies. *Ecology* **2004**, *85*, 658–666. [[CrossRef](#)]

18. Jado, R.H.; Araj, S.-E.; Abu-Irmaileh, B.; Shields, M.W.; Wratten, S.D. Floral Resources to Enhance the Potential of the Parasitoid *Aphidius Colemani* for Biological Control of the Aphid *Myzus Persicae*. *J. Appl. Entomol.* **2019**, *143*, 34–42. [[CrossRef](#)]
19. Lee, J.C.; Heimpel, G.E.; Leibe, G.L. Comparing Floral Nectar and Aphid Honeydew Diets on the Longevity and Nutrient Levels of a Parasitoid Wasp. *Entomol. Exp. Appl.* **2004**, *111*, 189–199. [[CrossRef](#)]
20. Idris, A.B.; Grafius, E. Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma Insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environ. Entomol.* **1995**, *24*, 1726–1735. [[CrossRef](#)]
21. Heil, M. Nectar: Generation, Regulation and Ecological Functions. *Trends Plant Sci.* **2011**, *16*, 191–200. [[CrossRef](#)]
22. Lee, J.C.; Heimpel, G.E.; van Driesche, R.G. Nectar Availability and Parasitoid Sugar Feeding. In Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods, Honolulu, HI, USA, 14–18 January 2002; Forest Health Technology Enterprise Team: Morgantown, WV, USA, 2002; pp. 14–18.
23. Koptur, S. Extrafloral Nectary-Mediated Interactions between Insects and Plants. In *Insect-Plant Interactions*; CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 1992; pp. 89–138.
24. Tena, A.; Pekas, A.; Cano, D.; Wäckers, F.L.; Urbaneja, A. Sugar Provisioning Maximizes the Biocontrol Service of Parasitoids. *J. Appl. Ecol.* **2015**, *52*, 795–804. [[CrossRef](#)]
25. Irvin, N.A.; Pinckard, T.R.; Perring, T.M.; Hoddle, M.S. Evaluating the Potential of Buckwheat and Cahaba Vetch as Nectar Producing Cover Crops for Enhancing Biological Control of *Homalodisca Vitripennis* in California Vineyards. *Biol. Control* **2014**, *76*, 10–18. [[CrossRef](#)]
26. Jamont, M.; Dubois-Pot, C.; Jaloux, B. Nectar Provisioning Close to Host Patches Increases Parasitoid Recruitment, Retention and Host Parasitism. *Basic Appl. Ecol.* **2014**, *15*, 151–160. [[CrossRef](#)]
27. Bianchi, F.J.J.A.; Wäckers, F.L. Effects of Flower Attractiveness and Nectar Availability in Field Margins on Biological Control by Parasitoids. *Biol. Control* **2008**, *46*, 400–408. [[CrossRef](#)]
28. Azzouz, H.; Giordanengo, P.; Wäckers, F.L.; Kaiser, L. Effects of Feeding Frequency and Sugar Concentration on Behavior and Longevity of the Adult Aphid Parasitoid: *Aphidius Ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* **2004**, *31*, 445–452. [[CrossRef](#)]
29. Rivero, A.; West, S.A. The Physiological Costs of Being Small in a Parasitic Wasp. *Evol. Ecol. Res.* **2002**, *14*, 407–420.
30. Weisser, W.W.; Völkl, W. Dispersal in the Aphid Parasitoid, *Lysiphlebus Cardui* (Marshall) (Hym., Aphidiidae). *J. Appl. Entomol.* **1997**, *121*, 23–28. [[CrossRef](#)]
31. Schellhorn, N.A.; Bianchi, F.J.J.A.; Hsu, C.L. Movement of Entomophagous Arthropods in Agricultural Landscapes: Links to Pest Suppression. *Annu. Rev. Entomol.* **2014**, *59*, 559–581. [[CrossRef](#)]
32. Lavandero, B.; Wratten, S.; Shishchik, P.; Worner, S. Enhancing the Effectiveness of the Parasitoid *Diadegma Semiclausum* (Helen): Movement after Use of Nectar in the Field. *Biol. Control* **2005**, *34*, 152–158. [[CrossRef](#)]
33. Lee, J.C.; Heimpel, G.E. Impact of Flowering Buckwheat on Lepidopteran Cabbage Pests and Their Parasitoids at Two Spatial Scales. *Biol. Control* **2005**, *34*, 290–301. [[CrossRef](#)]
34. Sirot, E.; Bernstein, C. Time Sharing between Host Searching and Food Searching in Parasitoids: State-Dependent Optimal Strategies. *Behav. Ecol.* **1996**, *7*, 189–194. [[CrossRef](#)]
35. Lu, Z.-X.; Zhu, P.-Y.; Gurr, G.M.; Zheng, X.-S.; Read, D.M.Y.; Heong, K.-L.; Yang, Y.-J.; Xu, H.-X. Mechanisms for Flowering Plants to Benefit Arthropod Natural Enemies of Insect Pests: Prospects for Enhanced Use in Agriculture: Flowering Plants Benefit Natural Enemies. *Insect Sci.* **2014**, *21*, 1–12. [[CrossRef](#)]
36. Frank, S.D. Biological Control of Arthropod Pests Using Banker Plant Systems: Past Progress and Future Directions. *Biol. Control* **2010**, *52*, 8–16. [[CrossRef](#)]
37. Orre, G.U.S.; Tompkins, J.-M.; Jonsson, M.; Jacometti, M.A.; Wratten, S.D. Provision of Floral Resources for Biological Control Restoring an Important Ecosystem Service. *Funct. Ecosyst. Commun.* **2007**, *1*, 86–94.
38. Koptur, S.; Jones, I.M.; Peña, J.E. The Influence of Host Plant Extrafloral Nectaries on Multitrophic Interactions: An Experimental Investigation. *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0138157. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
39. Brown, M.W.; Mathews, C.R.; Krawczyk, G. Extrafloral Nectar in an Apple Ecosystem to Enhance Biological Control. *J. Econ. Entomol.* **2010**, *103*, 1657–1664. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
40. Brown, M.W.; Mathews, C.R. Conservation Biological Control of Rosy Apple Aphid, *Dysaphis Plantaginea* (Passerini), in Eastern North America. *Environ. Entomol.* **2007**, *36*, 1131–1139. [[CrossRef](#)]
41. Kishinevsky, M.; Cohen, N.; Chiel, E.; Wajnberg, E.; Keasar, T. Sugar Feeding of Parasitoids in an Agroecosystem: Effects of Community Composition, Habitat and Vegetation. *Insect Conserv. Divers.* **2018**, *11*, 50–57. [[CrossRef](#)]
42. Jevremović, D.; Paunović, S.A.; Petrović-Obradović, O. Flight Dynamics and Species Composition of Aphids Landing on Plum and Apricot Leaves in the Orchards in Western Serbia. *Phytoparasitica* **2016**, *44*, 501–511. [[CrossRef](#)]
43. Dedryver, C.-A.; Le Ralec, A.; Fabre, F. The Conflicting Relationships between Aphids and Men: A Review of Aphid Damage and Control Strategies. *Comptes Rendus Biol.* **2010**, *333*, 539–553. [[CrossRef](#)]
44. Bell, A.C. The Life-History of the Leaf-Curling Plum Aphid *Brachycaudus Helichrysi* in Northern Ireland and Its Ability to Transmit Potato Virus YC(AB). *Ann. Appl. Biol.* **1983**, *102*, 1–6. [[CrossRef](#)]
45. Madsen, H.F.; Blair Bailey, J. Biology and Control of the Leaf Curl Plum Aphid in Northern California. *J. Econ. Entomol.* **1958**, *51*, 226–229. [[CrossRef](#)]

46. Song, B.; Tang, G.; Sang, X.; Zhang, J.; Yao, Y.; Wiggins, N. Intercropping with Aromatic Plants Hindered the Occurrence of *Aphis Citricola* in an Apple Orchard System by Shifting Predator–Prey Abundances. *Biocontrol Sci. Technol.* **2013**, *23*, 381–395. [CrossRef]
47. Song, B.Z.; Wu, H.Y.; Kong, Y.; Zhang, J.; Du, Y.L.; Hu, J.H.; Yao, Y.C. Effects of Intercropping with Aromatic Plants on the Diversity and Structure of an Arthropod Community in a Pear Orchard. *BioControl* **2010**, *55*, 741–751. [CrossRef]
48. Payton Miller, T.L.; Rebek, E.J. Banker Plants for Aphid Biological Control in Greenhouses. *J. Integr. Pest. Manag.* **2018**, *9*, 9. [CrossRef]
49. Huang, N.; Enkegaard, A.; Osborne, L.S.; Ramakers, P.M.J.; Messelink, G.J.; Pijnakker, J.; Murphy, G. The Banker Plant Method in Biological Control. *Crit. Rev. Plant Sci.* **2011**, *30*, 259–278. [CrossRef]
50. Goh, H.G.; Kim, J.H.; Han, M.W. Application of *Aphidius Colemani* Viereck for Control of the Aphid in Greenhouse. *J. Asia-Pac. Entomol.* **2001**, *4*, 171–174. [CrossRef]
51. Encyclop'Aphid. Available online: <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons> (accessed on 22 September 2021).
52. Starý, P. The Aphidiidae of Chile (Hymenoptera, Ichneumonoidea, Aphidiidae). *Dtsch. Entomol. Z.* **1995**, *42*, 113–138. [CrossRef]
53. Alfaro-Tapia, A.; Alvarez-Baca, J.K.; Tougeron, K.; Lavandero, B.; Le Lann, C.; Van Baaren, J. Overwintering Strategies and Life-History Traits of Different Populations of *Aphidius Platensis* along a Latitudinal Gradient in Chile. *Entomol. Gen.* **2021**, 98641. [CrossRef]
54. Alvarez-Baca, J.K.; Alfaro-Tapia, A.; Lavandero, B.; Le Lann, C.; Van Baaren, J. Suitability and Profitability of a Cereal Aphid for the Parasitoid *Aphidius Platensis* in the Context of Conservation Biological Control of *Myzus Persicae* in Orchards. *Insects* **2020**, *11*, 381. [CrossRef] [PubMed]
55. Géneau, C.E.; Wäckers, F.L.; Luka, H.; Daniel, C.; Balmer, O. Selective Flowers to Enhance Biological Control of Cabbage Pests by Parasitoids. *Basic Appl. Ecol.* **2012**, *13*, 85–93. [CrossRef]
56. Repullo-Ruibérriz de Torres, M.A.; Moreno-García, M.; Ordóñez-Fernández, R.; Rodríguez-Lizana, A.; Cárceles Rodríguez, B.; García-Tejero, I.F.; Durán Zuazo, V.H.; Carbonell-Bojollo, R.M. Cover Crop Contributions to Improve the Soil Nitrogen and Carbon Sequestration in Almond Orchards (SW Spain). *Agronomy* **2021**, *11*, 387. [CrossRef]
57. McKinlay, R.G. *Vegetable Crop Pests*, 1st ed.; Palgrave Macmillan: London, UK, 1992. [CrossRef]
58. Tomanović, Ž.; Petrović, A.; Mitrović, M.; Kavallieratos, N.G.; Starý, P.; Rakhshani, E.; Rakhshanipour, M.; Popović, A.; Shukshuk, A.H.; Ivanović, A. Molecular and Morphological Variability within the *Aphidius Colemani* Group with Redescription of *Aphidius Platensis Brethes* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Bull. Entomol. Res.* **2014**, *104*, 552–565. [CrossRef] [PubMed]
59. Mansion-Vaquie, A.; Wezel, A.; Ferrer, A. Wheat Genotypic Diversity and Intercropping to Control Cereal Aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2019**, *285*, 106604. [CrossRef]
60. Xu, Q.; Hatt, S.; Lopes, T.; Zhang, Y.; Bodson, B.; Chen, J.; Francis, F. A Push–Pull Strategy to Control Aphids Combines Intercropping with Semiochemical Releases. *J. Pest. Sci.* **2018**, *91*, 93–103. [CrossRef]
61. Ndzana, R.A.; Magro, A.; Bedoussac, L.; Justes, E.; Journet, E.-P.; Hemptinne, J.-L. Is There an Associational Resistance of Winter Pea–Durum Wheat Intercrops towards *Acyrtosiphon Pisum* Harris? *J. Appl. Entomol.* **2014**, *138*, 577–585. [CrossRef]
62. Seidenglanz, M.; Huňady, I.; Poslušná, J.; Løes, A.-K. Influence of Intercropping with Spring Cereals on the Occurrence of Pea Aphids (*Acyrtosiphon Pisum* Harris, 1776) and Their Natural Enemies in Field Pea (*Pisum Sativum* L.). *Plant Protect. Sci.* **2011**, *47*, 25–36. [CrossRef]
63. Heimpel, G.E. Linking Parasitoid Nectar Feeding and Dispersal in Conservation Biological Control. *Biol. Control* **2019**, *132*, 36–41. [CrossRef]
64. Hales, D.; Tomiuk, J.; Wöhrmann, K.; Sunnucks, P. Evolutionary and Genetic Aspects of Aphid Biology: A Review. *Eur. J. Entomol.* **1997**, *94*, 1–55.
65. Ohta, I.; Honda, K. Use of Sitobion Akebiae (Hemiptera: Aphididae) as an Alternative Host Aphid for a Banker-Plant System Using an Indigenous Parasitoid, *Aphidius Gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Appl. Entomol. Zool.* **2010**, *45*, 233–238. [CrossRef]
66. Yano, E. Augmentation of Natural Enemies for Pest Control in Protected Culture. *Pestic. Outlook* **2003**, *14*, 247–250. [CrossRef]
67. Starý, P. *Aphidius Platensis* Brethes, Its Distribution and Host Range (Hym.: Aphidiidae). *Orient. Insects* **1972**, *6*, 359–370. [CrossRef]
68. Luquet, M.; Moulin, C.; Cortesero, A.-M.; Anton, S.; Jaloux, B. Early Experience Influences Several Steps of the Host Selection Process Differentially in *Aphidius Ervi* (Hymenoptera, Braconidae). *J. Asia-Pac. Entomol.* **2020**, *23*, 1235–1240. [CrossRef]
69. Derocles, S.A.P.; Navasse, Y.; Buchard, C.; Plantegenest, M.; Le Ralec, A. “Generalist” Aphid Parasitoids Behave as Specialists at the Agroecosystem Scale. *Insects* **2019**, *11*, 6. [CrossRef]
70. Derocles, S.A.P.; Le Ralec, A.; Besson, M.M.; Maret, M.; Walton, A.; Evans, D.M.; Plantegenest, M. Molecular Analysis Reveals High Compartmentalization in Aphid-Primary Parasitoid Networks and Low Parasitoid Sharing between Crop and Noncrop Habitats. *Mol. Ecol.* **2014**, *23*, 3900–3911. [CrossRef]
71. Langhof, M.; Meyhöfer, R.; Poehling, H.-M.; Gathmann, A. Measuring the Field Dispersal of *Aphidius Colemani* (Hymenoptera: Braconidae). *Agric. Ecosyst. Environ.* **2005**, *107*, 137–143. [CrossRef]
72. Luquet, M.; Peñalver-Cruz, A.; Satour, P.; Anton, S.; Cortesero, A.-M.; Lavandero, B.; Jaloux, B. Aphid Honeydew May Be the Predominant Sugar Source for *Aphidius* Parasitoids Even in Nectar-Providing Intercrops. *Biol. Control* **2021**, *158*, 104596. [CrossRef]
73. Snyder, W.E.; Ives, A.R. Interactions Between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol. *Ecology* **2003**, *84*, 91–107. [CrossRef]

74. Chacón, J.M.; Heimpel, G.E. Density-Dependent Intraguild Predation of an Aphid Parasitoid. *Oecologia* **2010**, *164*, 213–220. [[CrossRef](#)]
75. Batuecas, I.; Agustí, N.; Castañé, C.; Alomar, O. Molecular Tracking of Insect Dispersal to Verify Arthropod Predator Movement from an Alfalfa Field to a Peach Orchard. *Biol. Control* **2021**, *158*, 104506. [[CrossRef](#)]
76. Raymond, L.; Ortiz-Martínez, S.A.; Lavandero, B. Temporal Variability of Aphid Biological Control in Contrasting Landscape Contexts. *Biol. Control* **2015**, *90*, 148–156. [[CrossRef](#)]
77. Pollier, A.; Tricault, Y.; Plantegenest, M.; Bischoff, A. Sowing of Margin Strips Rich in Floral Resources Improves Herbivore Control in Adjacent Crop Fields: Floral Resources Improve Herbivore Control. *Agric. For. Entomol.* **2018**. [[CrossRef](#)]
78. Saeed, R.; Razaq, M.; Hardy, I.C.W. The Importance of Alternative Host Plants as Reservoirs of the Cotton Leaf Hopper, *Amrasca Devastans*, and Its Natural Enemies. *J. Pest. Sci.* **2015**, *88*, 517–531. [[CrossRef](#)]
79. Jacometti, M.; Jørgensen, N.; Wratten, S. Enhancing Biological Control by an Omnivorous Lacewing: Floral Resources Reduce Aphid Numbers at Low Aphid Densities. *Biol. Control* **2010**, *55*, 159–165. [[CrossRef](#)]
80. Scarratt, S.L.; Wratten, S.D.; Shishehbor, P. Measuring Parasitoid Movement from Floral Resources in a Vineyard. *Biol. Control* **2008**, *46*, 107–113. [[CrossRef](#)]
81. Jones, I.M.; Koptur, S.; von Wettberg, E.J. The Use of Extrafloral Nectar in Pest Management: Overcoming Context Dependence. *J. Appl. Ecol.* **2017**, *54*, 489–499. [[CrossRef](#)]
82. Mansion-Vaquíe, A.; Ferrer, A.; Ramon-Portugal, F.; Wezel, A.; Magro, A. Intercropping Impacts the Host Location Behaviour and Population Growth of Aphids. *Entomol. Exp. Appl.* **2019**, *168*, 41–52. [[CrossRef](#)]

CHAPITRE 3

Article 3 – Impact de l'arrangement spatial de l'association blé-féverole sur la distribution des ressources trophiques des parasitoïdes : conséquences sur le contrôle biologique des pucerons



Photo aérienne par drone d'une parcelle expérimentale avec différents arrangements spatiaux de cultures associées blé-féverole (©Duclaud, Avril 2021)

1 **(In preparation for: *Agriculture, Ecosystems & Environment*)**

2 Influence of the spatial arrangement of cereal-legume intercrop on the distribution of trophic
3 resources for parasitoids and biological control of aphids

4 **Authors**

5 Louise Lérault^{a,b}, Johanna Branger^a, Ainara Peñalver-Cruz^a, Blas Lavandero^b, Manuel Plantegenest^c,

6 Bruno Jaloux^{a,*}

7 **Addresses**

8 ^a Institut Agro, Univ Rennes1, INRAE, IGEPP, 49000, Angers, France;

9 louise.lerault@agrocampus-ouest.fr (L.L.); johannabranger@hotmail.fr (J.B.);

10 ainara.penalver@agrocampus-ouest.fr (A.P.C.)

11 ^b Univ Talca, Inst Ciencias Biol, Lab Control Biol, Ave Lircay S-N, Talca 3460000, Chile;

12 blavandero@utalca.cl (B.L.)

13 ^c Institut Agro, Univ Rennes1, INRAE, IGEPP, 35000, Rennes, France;

14 manuel.plantegenest@agrocampus-ouest.fr (M.P.)

15 * Corresponding author: bruno.jaloux@agrocampus-ouest.fr (B.J.)

16
17 **Keywords:** intercropping, spatial arrangement, biological control, aphids, parasitoids, extrafloral
18 nectar

Abstract

Hosts and sugar-rich food are two trophic resources that strongly determine the fitness of adult female parasitoids. These resources are often spatially distributed in the environment, especially in agroecosystems. Adult females have to forage alternatively for each resource and they developed sophisticated foraging strategy in order to maximize their gain in terms of fitness, while minimizing the costs. These costs are linked to the distance between hosts and food. Intercropping a host bearing crop and a nectar producing plant could provide these two resources inside the plot. The spatial arrangement of the intercropping affects the distance between food and host and could have therefore an effect on parasitoid behaviour, local density and host regulation.

In this study, we set up intercropping plots within a wide wheat field to test the effect of different spatial arrangements (i.e. patterns) of a wheat – faba bean intercropping system on the aphid regulation potential by parasitoids. Three arrangements in strips with different widths and one arrangement in alternate rows were compared to a wheat single crop. We surveyed the extrafloral nectar production by field beans over the cropping season. In addition, we recorded the aphid incidence, the parasitism rate, and the populations of adult parasitoids of both crops. We hypothesized that biological control of aphids would be higher in the spatial arrangements presenting with the lower aphids-extrafloral nectar distance, corresponding to the patterns with the highest interface density.

Results showed an opposite effect of intercrops spatial arrangement on aphid densities between faba bean and wheat: cereal aphids densities were significantly lower in the widest strip pattern and the single crop, while density of two faba bean aphid species over the three surveyed were lower in the narrowest arrangements on two faba bean aphid species. Unlike our hypothesis, parasitism rate of cereal aphids was higher in the widest strip pattern and single crop. In faba bean, no effect of spatial arrangement was observed on parasitism. The effect of spatial arrangement was detected neither on extrafloral nectar release by faba bean, nor on adult Aphidiinae parasitoids abundance in both crop types, nor on three estimated yield components (pods or ears and seed productions and seed biomass). Outcomes of this field experiment are discussed in relation to the context-dependency of success of the parasitoid nectar provision hypothesis, and to the potential of intercropping practices at enhancing pest biological control by natural enemies.

1. Introduction

All organisms depend on the acquisition of nutrients (e.g.: carbohydrates, lipids, proteins, amino acids, minerals) to complete their entire biological cycle; they acquire them by foraging for trophic resources available in their environment (Van Langevelde and Prins, 2008). However, the distribution of resources varies in space and time, and forces organisms to share their time and energy reserves in the search and exploitation of the different resources they need to survive, reproduce and optimize their fitness (Van Alphen and Jervis, 1996; Pyke et al., 1977; MacArthur

59 and Pianka, 1966). Hymenopteran parasitoids are life-history omnivores and, for many species,
60 hosts and sugar-rich sources are two essential and complementary resources: the first are used for
61 reproduction and larval development, the second for movement, survival, reproduction and
62 fecundity at the adult stage (Olson et al., 2005; Lee and Heimpel, 2002; Godfray 1994). Sugar rich
63 food is present in several forms in the environment, mainly as floral and extrafloral nectars and as
64 honeydew from sap feeding insects (Olson et al., 2005). Nectar and honeydew are substitutable,
65 supplementary resources for parasitoids, although nectar is considered as a better quality resource
66 compared to honeydew: it provides increased benefits in terms of longevity and fecundity when
67 both resources are compared (Vollhardt et al., 2010a; Wyckhuys et al., 2008; Wäckers 2005; Lee et
68 al., 2004). Parasitoids have reduced size, low dispersal abilities and low energetic reserves storage
69 capacity, which makes them organisms highly dependent on the trophic resources available in the
70 vicinity (Hahn and Denlinger, 2007; Wanner et al., 2006; Eijs et al., 1998). As their fitness is
71 determined by their ability to find hosts and sugar-rich food, parasitoids have highly sophisticated
72 behavioural and physiological foraging strategies in order to efficiently find and exploit these
73 resources (Vet et al., 1995). Such resources are most of the time spatially segregated, and their
74 relative distance forces parasitoids to adapt their movements and to take higher risks by spending
75 more time looking for a new patch with a different resource (Bernstein and Jervis, 2008). Sharing
76 their foraging and exploiting times between distant but necessary resources has consequences on
77 their fitness.

78 The 'parasitoid nectar provision hypothesis' states that the presence of nectar-providing plants
79 in the environment of parasitoids increases their parasitism activity and, therefore, the ecosystem
80 service of pest regulation they provide (Heimpel and Jervis, 2005). This hypothesis has been tested
81 many times under experimental conditions with contrasting results (Jeavons et al., 2022; Dong et
82 al., 2021; Tylisanakis et al., 2004; Berndt et al., 2002; Stephens et al., 1998; Zhao et al., 1992). Several
83 suggestions have been made to explain the lack of increased parasitism in the presence of
84 nectariferous plants: for instance, targeted natural enemies populations may be too weak or absent

85 in the field environment (Tscharntke et al., 2016; Thies et al., 2005 and 2003). Another recently
86 proposed hypothesis is that, after feeding on nectar, parasitoids do not remain in the vicinity of
87 nectariferous plants because they disperse to avoid superparasitism, hyperparasitism, inbreeding or
88 the mortality risks that may result from their concentration in the feeding area (Heimpel, 2019).
89 Yet, some studies did actually show higher parasitism rates near nectar-providing plants, suggesting
90 that the distance between parasitoid hosts and nectar sources is of great importance to the
91 effectiveness of parasitoids as biological control agents (Jamont et al., 2014; Tylianakis et al., 2004;
92 Stephens et al., 1998; Stapel et al., 1997). Parasitoids may concentrate on the interface (between
93 host-infested nectariless plants and nectariferous plants) to minimize the time, cost and risk
94 associated to travelling between two resources. Interface should therefore constitute high-value
95 habitat and attract parasitoids, leading to a higher local density and consequently a higher parasitism
96 activity.

97 In agroecosystems that are characterized by a strong instability, the distribution of resources for
98 foraging parasitoids is particularly subject to extreme temporal and spatial fluctuations (Thies et al.,
99 2008): in annual intensive single crop fields, these are only available during cultivation period and
100 disappear with the harvest; in orchards, they can dramatically change due to tillage. After harvest
101 or tillage, pollinators or natural enemies insects must move to other areas in the vicinity to find
102 flowering plants and phytophagous preys or hosts and fulfil their life cycle, or adapt and prepare
103 for periods of low resource availability (Tougeron et al., 2018; Tscharntke et al., 2005a and 2005b;
104 Polgár and Hardie, 2000). Single crops generally support low plant diversity, especially intensive
105 annual crops such as cereals, because in these systems spontaneous vegetation is usually controlled
106 to avoid competition and to intensify crop yields. Consequently, single crops offer poor resource
107 diversity. While phytophagous pests are favoured by this concentration of an abundant and
108 attractive plant species in a limited spatial area (the ‘resource concentration hypothesis’ formulated
109 by Root, 1973), carnivorous insects, including natural enemies of pests, are, on the contrary,
110 disadvantaged (Heimpel and Mills, 2017; Andow 1991 and 1983). As a result, despite the occasional

111 high abundance of pest species in crops, these low-diversity habitats may not allow predators and
112 parasitoids to meet their multiple trophic needs and thus may remain continuously unattractive
113 (Heimpel and Mills, 2017; Root's 'enemies hypothesis', 1973).

114 In intensive annual crops, trophic resources for parasitoids are highly spatially segregated,
115 with hosts concentrated in the crop field and nectar sources located in semi-cultivated areas at the
116 border (Wilkinson and Landis, 2005). This distribution makes nectar sources hard to find for
117 parasitoids, either during the whole cropping season in non-nectariferous crops such as cereals, or
118 outside the flowering period in some orchards or nectariferous crops. Besides, the flowering period
119 usually occurs either too early before (in orchards such as cherry, plum, apple trees among many)
120 or too late after (in flowering crops such as oilseed rape, cabbages, ...) pest infestations. Hence,
121 establishing flowering strips with plant species flowering at multiple periods, or intercropping the
122 crop of interest with an extrafloral nectar-providing plant species may benefit natural enemies by
123 making nectar available early in and through the whole cropping season (Tougeron et al., 2022;
124 Pollier et al., 2018; Heimpel and Jervis, 2005; Wratten et al., 2003).

125 Conservation biological control (CBC) practices aim at improving the efficiency of top-
126 down regulation of pests through habitat manipulation by providing ideal conditions for the
127 attraction and retention of natural enemies, including parasitoids, as well as reducing pesticide-
128 induced mortality (Heimpel and Mills, 2017; Gurr et al., 2000; Landis et al., 2000; Ehler 1998). Plant
129 diversification is a particularly studied lever to improve CBC in agroecosystems, through two main
130 practices: the provision of flower strips and intercropping. These two alternative (non-exclusive)
131 practices offer the possibility to provide essential resources such as nectar either at the border or
132 within pest-susceptible crops, therefore attracting natural enemies and increasing biological control
133 of pests (Heimpel and Jervis, 2005; Wratten et al., 2003).

134 Intercropping a non-nectariferous cereal crop such as wheat (*Triticum aestivum* L.) with a
135 legume such as faba bean (*Vicia faba* L.) presents many agronomic advantages such as reduced

136 nitrogen input, and improved soil structuration or weed control (Bedoussac et al., 2015; Pelzer et
137 al., 2014). Additionally, *Vicia faba* produces extrafloral nectar, easily accessible and available during
138 a long period, providing food of high nutritional quality for adult parasitoids: this trait is associated
139 with the attraction of natural enemies such as parasitoids resulting in the improvement of pest
140 regulation service in both crops (Géneau et al., 2013; Jamont et al., 2013; Koptur et al., 1992; Bugg
141 et al., 1989). Such cereal-leguminous intercropping systems can be implemented in different spatial
142 deployment patterns: strip intercropping is the most commonly used intercropping pattern for its
143 practical aspects, but other spatial arrangements exist such as alternate rows, alternation on the row,
144 or total mixtures (Yu et al. 2015). These spatial arrangements differ in the relative distance between
145 cereal pests and nectar-providing plants, as well as in the density of interfaces between cereal and
146 leguminous: this is particularly true for faintly mobile pests such as aphids, since apterous
147 individuals tend to stay on the same host plant all their life. Spatial arrangement of cereal-
148 leguminous intercrops may therefore affect the resources foraging behaviour of pest aphids
149 parasitoids of sub-family Aphidiinae such as *Aphidius ervi* Haliday [Hymenoptera: Braconidae]. *A.*
150 *ervi* is a frequently encountered generalist parasitoid species in annual crops, which presents a large
151 host range, among which are aphid species infesting legumes and aphid species infesting cereals
152 (Starý 2009 and 1993). A reduced distance between cereal aphids and nectar sources may increase
153 *A. ervi*'s potential as a pest aphid natural enemy.

154 Some studies have already demonstrated an effect of intercrops spatial arrangement on yield,
155 or bottom-up pest regulation (Zhou et al., 2013; Singh, 1981; Willey and Rao 1981). One of the
156 main underlying mechanisms is that more chemically complex intercropping systems disrupt field
157 colonization by aphids (Mansion-Vaquié et al. 2019). However, very few studies have focussed on
158 top-down effects of intercropping patterns, and even less studies have investigated the effect of
159 the intercropping spatial arrangement on more integrative variables linked with *top-down* regulation
160 of pests such as plant productivity, pest abundances and parasitoid (or hyperparasitoid) abundances
161 along with their parasitism activity (Brennan, 2016 and 2013; Zhou et al., 2013). In this study, we

162 tested whether the spatial distribution of wheat-faba bean intercrops had an effect on the regulation
163 service provided by parasitoids and aphid biological control, by comparing aphid and parasitoid
164 populations as well as aphid parasitism between four wheat-faba bean intercrops with different
165 spatial arrangements and a wheat single crop. We tested the parasitoids nectar providing hypothesis
166 by using faba bean as an extrafloral nectar provider, and wheat as a crop regularly subjected to
167 important aphid infestations. We hypothesized that (1) the shorter the distance between target
168 aphid pests and extrafloral nectar, the higher the parasitism, in both intercrops; and (2) the higher
169 the density of wheat and field bean interfaces in arrangements such as alternate rows or small-width
170 strips, the shorter the foraging time spent by parasitoids in foraging and the higher their regulation
171 service on aphids, compared with a large strip arrangement or a single crop. We also estimated the
172 effect of spatial arrangement on three components of the yield in both intercrops.

173 2. Methods

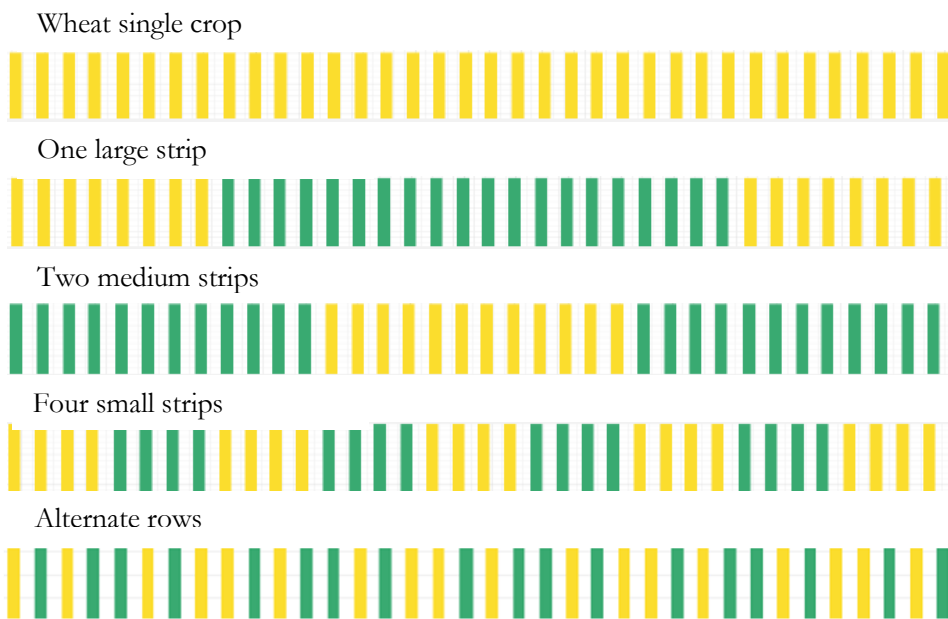
174 *2.1 Experimental site, intercrops, spatial arrangements and management*

175 The experimental field, of 2.86 hectares, was located in Sainte-Gemmes-sur-Loire (Maine-
176 et-Loire, France; coordinates of field location: 47°26'45.1"N 0°34'57.3"W). In fall 2020, 20 plots
177 of 15 m x 20 m were delimited in the field, each plot was separated from other plots by at least
178 15m, as well as the field borders, as shown in Figure 1. The left field space was sown with the same
179 wheat cultivar as the intercrop tested within plots, as the buffer crop. In plots, winter wheat
180 (*Triticum aestivum* L. cultivar ‘Lennox’) was intercropped with winter faba bean (*Vicia faba* L. var.
181 minor cultivar ‘Axel’). Four different spatial arrangements of these wheat-faba bean intercrops, as
182 well as a wheat single crop as a control, were replicated four times, every block of the four spatial
183 arrangements and the wheat single crop was randomly distributed among the 20 plots of the
184 experimental field as shown in Figure 1. Strip width and row numbers of each intercrop of every
185 spatial arrangement type are given in Figure 2.



186

187 Figure 1. Spatial distribution of the plots according to their crop type and spatial arrangement (adapted
 188 from a satellite view from GoogleMaps©, July 2020): 1: wheat single crop; 2: one large strip; 3: two
 189 medium strips; 3: four small strips; 5: alternate rows.



190

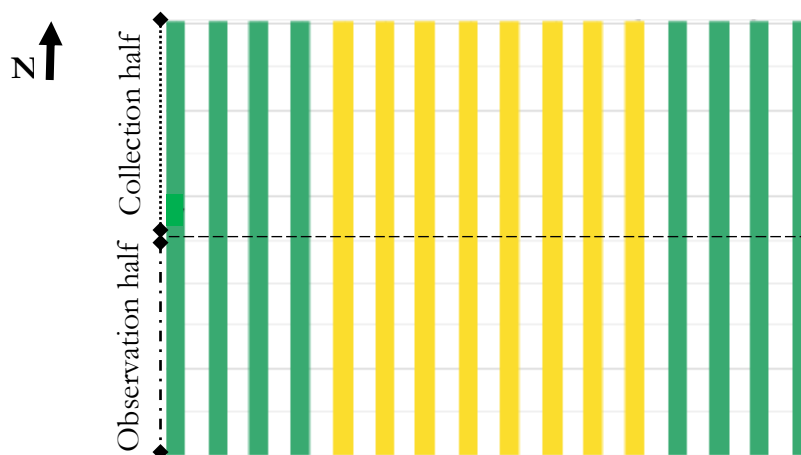
191 Figure 2. Crop type distribution and total rows number of the four faba bean and wheat spatial
 192 arrangements and the wheat single crop.

193 Intercrops were sown during October 15th. Sowing was realized mechanically with an Ebra© MS21
 194 seeder in rows spaced by approximately 40 cm, and with 15 cm and 8 cm spacing between faba

195 bean seeds and wheat seeds respectively within the row. Seeds were initially coated with a fungicide.
196 One generalist herbicide – ®RoundUp Flash Plus (glyphosate) – was applied in the whole field in
197 early November. No other insecticide or herbicide were applied afterwards. One nitrogen
198 application was realized in the wheat buffer area between plots during early April, but not inside
199 experimental plots. Most flowering spontaneous vegetation within the plots was removed manually
200 during the data collection period, except for the borders which were mechanically hoed twice
201 between April and May 2021.

202 *2.2 Data collection*

203 All the data was collected during the crop season of 2021. To avoid bias on observation
204 and counting due to frequent perturbation and sampling, every plot was considered as two halves
205 of 15 m x 10 m each. The North-sided half was used for insect and nectar sampling: plant
206 vacuuming, mummy collection, extrafloral nectar uptake. The South-sided half was dedicated to
207 healthy and parasitized aphid counting (Figure 3).



208
209 Figure 3. Separation of each plot and distance parameters used for data collection.

210 *2.2.1 Extrafloral nectar release survey.*

211 In the collection half of every intercropping plot, four faba bean plants chosen at random
212 were checked for the presence of extrafloral nectar. When in sufficient amount ($>0.5\mu\text{L}$), the

213 extrafloral nectar was collected with the aid of capillary tubes (Hirschmann® microcapillary pipette
214 Z611239 1-5µL capacity): one tube per plant, gathering the nectar of all extrafloral nectaries
215 releasing nectar. All collected tubes were then immediately put inside a portable freezer (model
216 Klarstein 35L 220V portable freezer for vehicles) set to -15°C. The extrafloral nectar volume in
217 every tube was measured thanks to the tube's graduation. After measurements, capillary tubes were
218 moved to a freezer at -20°C for conservation. In total, 16 faba bean plants were checked per spatial
219 arrangement modality. Extrafloral nectar observation and sampling was realized every other week,
220 five times between April 8th and June 1st. After June 1st, extrafloral nectar production stopped due
221 to faba bean phenological evolution as is expected for this plant.

222 ***2.2.2 Aphid populations and mummy incidence in colonies.***

223 Aphid counting was done in the observation half of each plot every other week, 6 times on
224 faba bean between March 29th and June 9th, and 4 times on wheat between April 27th and June 9th,
225 2021. All observed aphid colonies were identified on site and individuals counted on one randomly
226 selected plant, in every row of every plot, for both wheat and faba bean. Three targeted aphid
227 species, *Sitobion avenae* in wheat and *Acyrtosiphon pisum* and *Megoura viciae* in field bean, were precisely
228 counted. For the other species encountered over the season, *Aphis fabae* in faba bean, individual
229 counting was realized for colonies of less than 50 individuals. For colonies bigger than 50 aphids,
230 a visual estimation was carried out of the number of aphids per plant. All aphid mummies were
231 also counted, and the colony species in which it was found noted.

232 ***2.2.3 Aphid parasitism in intercrops.***

233 Aphid mummy sampling occurred in the north half of the plots devoted to sampling, every
234 other week, at the same dates as aphid counting for faba bean and wheat. One plant every other
235 row, selected randomly, was checked for mummies: when found, every mummy was collected
236 inside a plastic tube, brought back to the laboratory, and placed under ambient temperature until

237 emergence. Every emerged adult parasitoid was identified to the species, when possible, using the
238 determination keys by Tomanovic et al. (2014) and Starý et al. (1995).

239 ***2.2.4 Aphid parasitoids abundance and entomofauna in intercrops.***

240 To assess the incidence of parasitoids, predators and other organisms of interest (pests or
241 pollinators) inside plots, suction sampling using a vacuum (model STIHL BG56) connected to a
242 57x20cm fine mesh was carried out during 30 seconds on the plants of both intercrop species, four
243 times in different rows. This sampling was realized in the collection half of each plot every other
244 week, between April 13th and June 9th. After two 30-seconds samplings (around 7 meters long
245 transects), all vacuumed organisms were put in a plastic freezing bag inside the portable freezer at
246 -15°C. At the end of the day, every bag was placed at - 20°C. Afterwards, bags were pulled out
247 individually, and every organism was sorted, identified to the family and categorized as natural
248 enemy, pest, neutral or unknown. Aphid parasitoids were identified to the species (same
249 determination keys as mentioned above), and female parasitoids were put back inside the -80°C
250 freezer for biochemical analysis.

251 ***2.3 Estimation of yield components***

252 On June 24th in field bean and on July 2nd in wheat, an estimation of three yield components
253 was performed. In the observation half of every plot, for every intercrop species, 20 randomly
254 selected plants were sampled in two different rows. Faba bean pods were counted, as well as the
255 seeds per pod in 50 pods chosen randomly. For wheat plant, ears were counted, as well as the
256 number of seeds out of 15 ears. Finally, all the counted seeds of both intercrop species were
257 weighted within 48 hours after plant harvest to avoid any variation in seed humidity to estimate a
258 mean mass for 100 seeds.

259 ***2.4 Data analysis***

260 All statistical analyses were performed with the R software (v.4.1.1., R Core Team, 2021),

261 using the RStudio platform.

262 Percentages of faba bean plants releasing extrafloral nectar were compared between spatial
263 arrangements and observation dates thanks to a generalized mixed model assuming a binomial
264 distribution, accounting for site effect by considering plots as a random effect.

265 Data on aphids and adult aphid parasitoids abundances were overdispersed, therefore generalized
266 mixed models with negative binomial distribution were performed with function “glmer.nb” of
267 package “lme4” to analyse the effect of spatial arrangement over the season, considering the
268 random effect of plots to account for site effects. Each aphid species was considered separately in
269 the analyses (*Aphis fabae*, *Megoura viciae*, *Acyrtosiphon pisum* in faba bean, and *Sitobion avenae* in wheat).
270 Parasitoids were included altogether in the model, after their identification, in order to count only
271 Aphidiinae parasitoids in the estimation of parasitoid abundance.

272 The effect of spatial arrangement on mummies and the yield components estimations was tested
273 using linear mixed modelling (LM), considering the plot as a random effect, using function “lmer”
274 of package “lme4”. A log transformation was used on the number of mummies collected to correct
275 for the assumption of normally distributed errors.

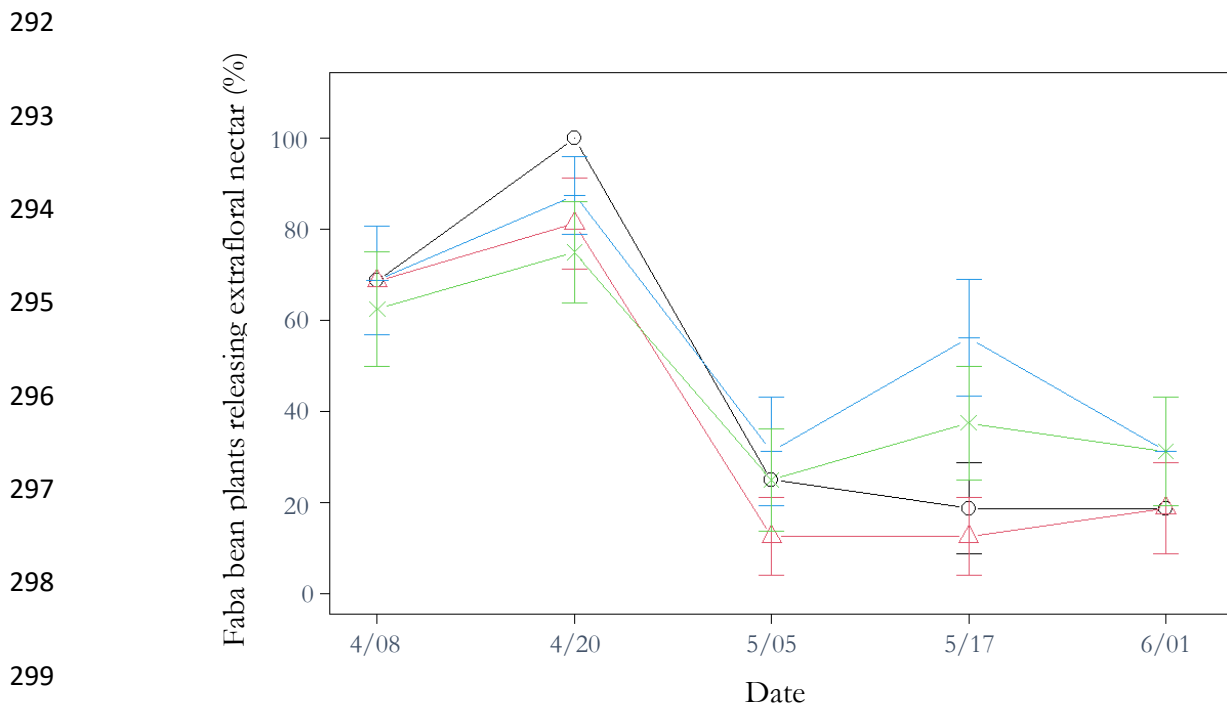
276 All models were tested with type III “Anova” function of package “car” to check for significance
277 of the fixed effect (spatial arrangement). When significant ($p < 0.05$), pairwise comparisons were
278 performed with the “emmeans” package to compare between spatial arrangements. GLM models
279 were validated and their residuals checked for dispersion with package “DHARMA”, by plotting
280 function “simulateResiduals” and by using function “testResiduals”. Linear model residuals were
281 plotted to check for normality with function “qqnorm(resid(model))”.

282 **3. (Preliminary) Results**

283 ***3.1 Extrafloral nectar release by faba bean***

284 The proportion of faba bean plants releasing extrafloral nectar varied strongly during the

285 season, with one early period of high proportion of plants releasing nectar in abundance in April
 286 (Figure 4). On April 20th, the mean proportion of plants observed producing EFN ranged from
 287 75%, in the alternate rows arrangement to 100% in the plots with one large strip. After this peak a
 288 period of much lower proportion of plants releasing was recorded over May and early June. In
 289 mid-June, none of the faba bean plants were observed releasing EFN: plants had achieved their
 290 growth and started to wither. Over the season, the incidence in EFN release by faba bean plants
 291 did not differ significantly between spatial arrangements ($X^2=5.6437$; $Df=3$; $p=0.13$).



300 Figure 4. Mean percentage of faba bean plants releasing EFN per spatial arrangement in every observation
 301 date. Error bars represent the standard error. Spatial arrangements: black empty circles: one large strip; red triangles: two
 302 strips; blue '+': four small strips; green 'X': alternate rows.

303 **3.2 Aphid infestation**

304 Three aphid species infested faba bean over the season: *Aphis fabae*, arriving the earliest,
 305 followed by *Megoura viciae*, and then *Acyrtosiphon pisum* (Figure 5).

306 The latter arrived the latest, and its decline was not observed by the time aphid counting stopped,

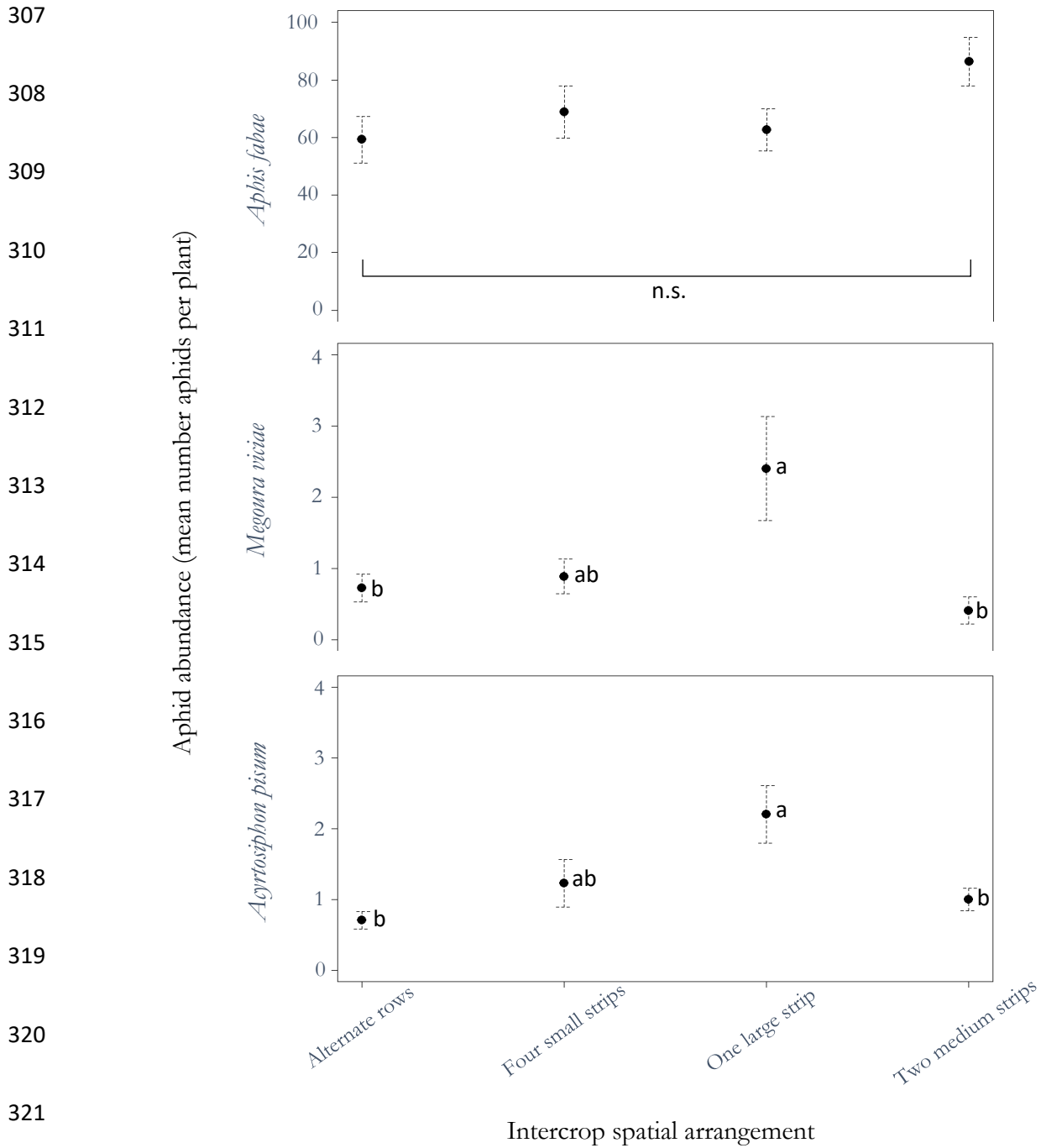


Figure 5. Mean number of aphids per plant of *A. fabae* (top), *M. viciae* (middle) and *A. pisum* (bottom) on faba bean over the season according to the spatial arrangement. Letters indicate statistical groups according to pairwise comparisons (n.s.: non significant). Error bars: standard error.

but its population reached its maximum by early June. In wheat, two aphid species were encountered during the season: *Sitobion avenae*, in higher numbers (Figure 6), and *Metopolophium dirhodum*, found in very limited amounts (therefore not taken into account in the analysis).

328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350

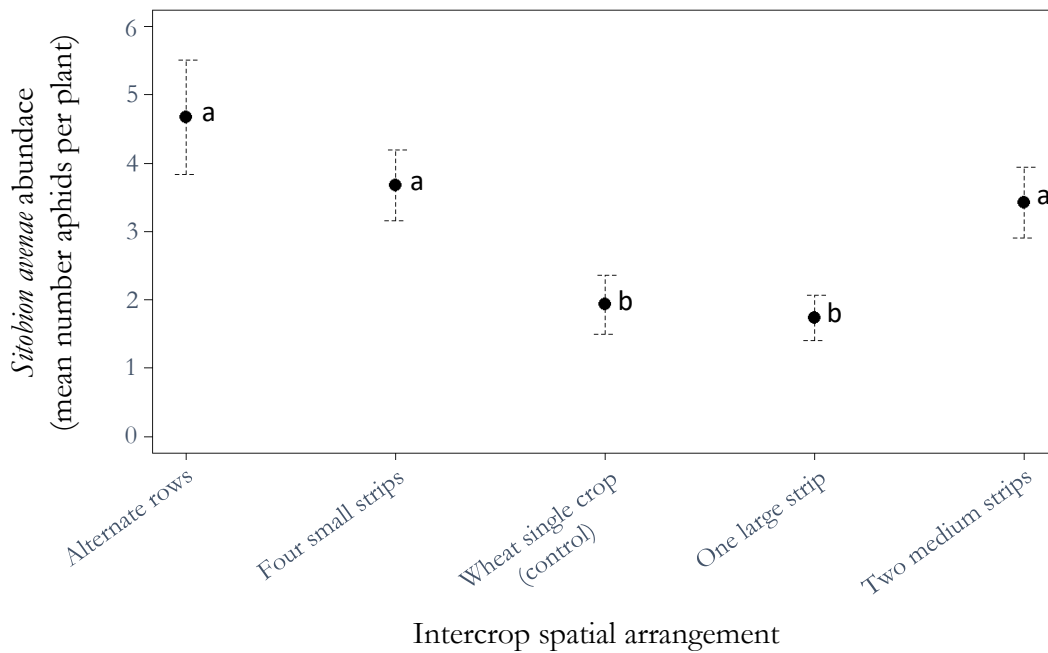


Figure 6. *S. avenae* density in wheat over the season according to the spatial arrangement (mean number of aphids per plant). Letters indicate statistical groups according to pairwise comparisons. Error bars: standard error.

Overall, aphid densities varied with the spatial arrangement, in both crop types. *A. fabae* density was high with very numerous colonies and was similar in all the spatial arrangement of intercrops tested ($X^2=1.212$; $Df=3$; $p=0.75$). *M. viciae* and *A. pisum* plant densities were much lower than *A. fabae*, and were both affected by the intercropping pattern in the same way (*M. viciae*: $X^2=8.7641$; $Df=3$; $p<0.05$; *A. pisum*: $X^2=12.1104$; $Df=3$; $p<0.01$). Highest aphid densities were found in the one large strip pattern, with an overall mean of 2.4 ± 0.7 *M. viciae* and 2.2 ± 0.4 *A. pisum* per faba bean plant. The lowest densities were in the pattern with two medium strips for *M. viciae* with on average 0.4 ± 0.2 aphids per plant, and in the alternate rows pattern for *A. pisum*, with a mean of 1.00 ± 0.2 aphid per plant (Figure 5). The one large band arrangement showed a significantly higher density than the other arrangements except for the four small strips pattern.

On wheat, *S. avenae* was recorded at low density over the season. The effect of spatial arrangement on *S. avenae* aphid abundance was the opposite of that observed on faba bean for *M. viciae* and *A. pisum* (Figure 6). The highest density was recorded in arrangements with alternate rows and two

351 and four strips patterns, with a highest mean density of 4.7 ± 0.8 aphids per wheat plant in alternate
352 rows. *S. avenae* density in wheat in the three finest spatial arrangements were significantly higher
353 than in the wheat single crop or the one strip pattern, with a mean density of 1.9 ± 0.4 and 1.7 ± 0.3
354 *S. avenae* per plant, respectively ($X^2=19.675$; $Df=4$; $p<0.01$).

355 **3.3 Parasitism activity**

356 *3.3.1 Incidence of aphid parasitism*

357 Parasitism activity of Aphidiinae parasitoids on aphids in faba bean intercrops was not
358 affected by spatial arrangement ($\text{Sum.sq}=0.6593$; $F\text{-value}=0.5582$; $Df=3$; $p=0.65$). Between 3 and
359 6 mummies were found on average for every observed section, and the amounts of mummies
360 found fluctuated little between patterns (Figure 7). It was not the case for wheat aphids, and
361 number of parasitized aphids significantly differed between the single crop and the three strip
362 intercropping patterns ($\text{Sum.sq}=5.8520$; $F\text{-value}=3.2696$; $Df=4$; $p<0.05$). While a mean of 15 ± 4
363 mummies were found in wheat single crops, only 3.8 ± 1.4 mummies were found in the four small
364 strips plots on average (Figure R4). The number of parasitized aphids found in wheat in alternate
365 rows patterns was also lower than in single crops, but not significantly, with a mean of 5.8 ± 0.8
366 mummies per sampling session.

367 *3.3.2 Abundance of adult aphid parasitoids.*

368 The abundance of adult aphid parasitoids collected in each intercrop did not vary significantly with
369 the intercropping pattern over the season ($X^2=7.0871$; $Df=3$; $p=0.07$; Figure 8). The alternate rows
370 pattern showed the highest mean in parasitoid abundance in faba bean and wheat with on average
371 7.3 ± 2.6 and 14.4 ± 9.3 collected parasitoids, respectively. The two medium strips pattern showed
372 the lowest parasitoid abundance of all four spatial arrangements in faba bean, with a mean of only
373 2.9 ± 0.6 collected parasitoids per vacuuming session. Unlike collected mummies that were more
374 numerous in the wheat single crops, adult aphid parasitoids densities were quite similar in all of the

375

376

377

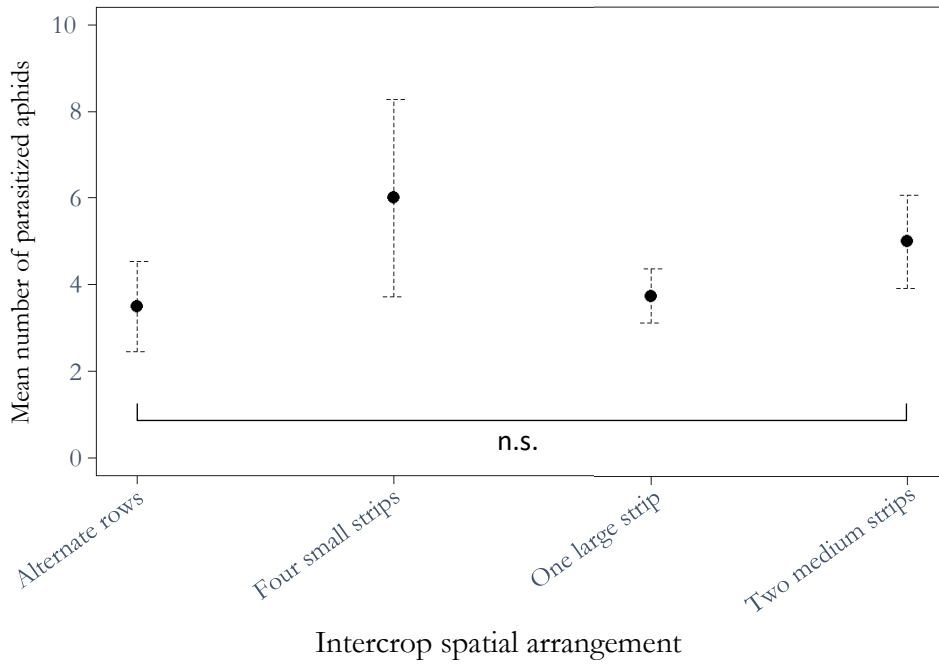
378

379

380

381

382



383

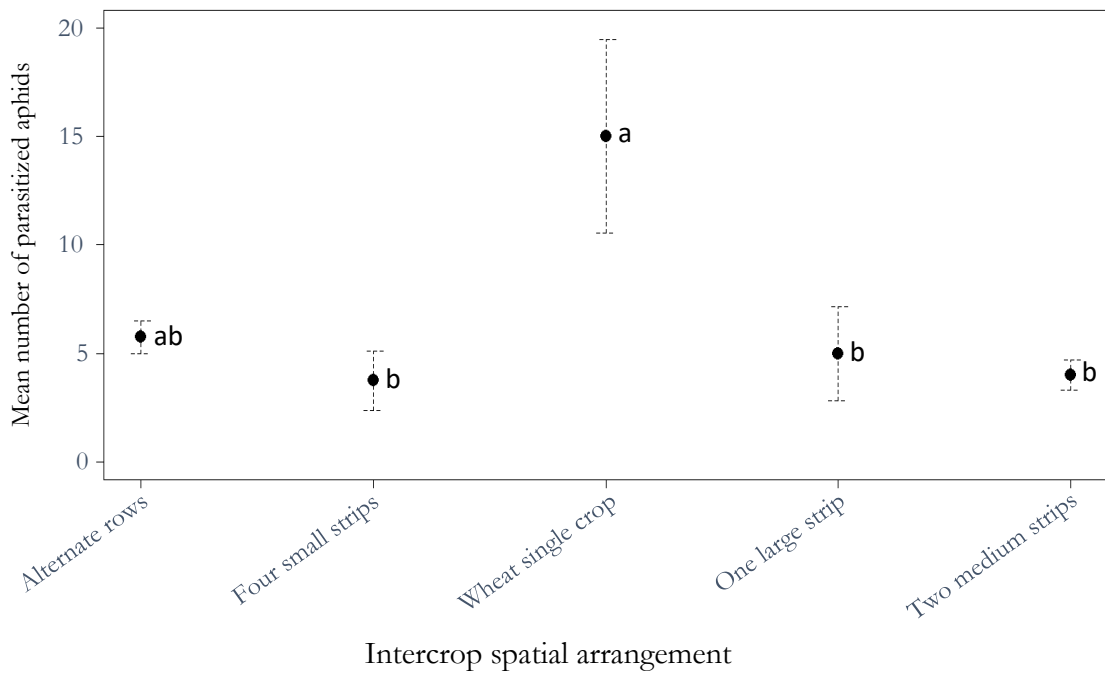
384

385

386

387

388



389

390

391

Figure 7. Mean number of parasitized aphids in faba bean (top) or wheat (bottom) in all tested crop types.

392

Letters indicate statistical groups according to pairwise comparisons (n.s.: non significant). Error bars: standard error.

393

five tested patterns, oscillating around 10 parasitoids collected per vacuuming session, and just as

394

for faba bean, no significant effect of spatial arrangement was detected on aphid parasitoids

395

abundance ($X^2=0.5815$; $Df=4$; $p=0.97$).

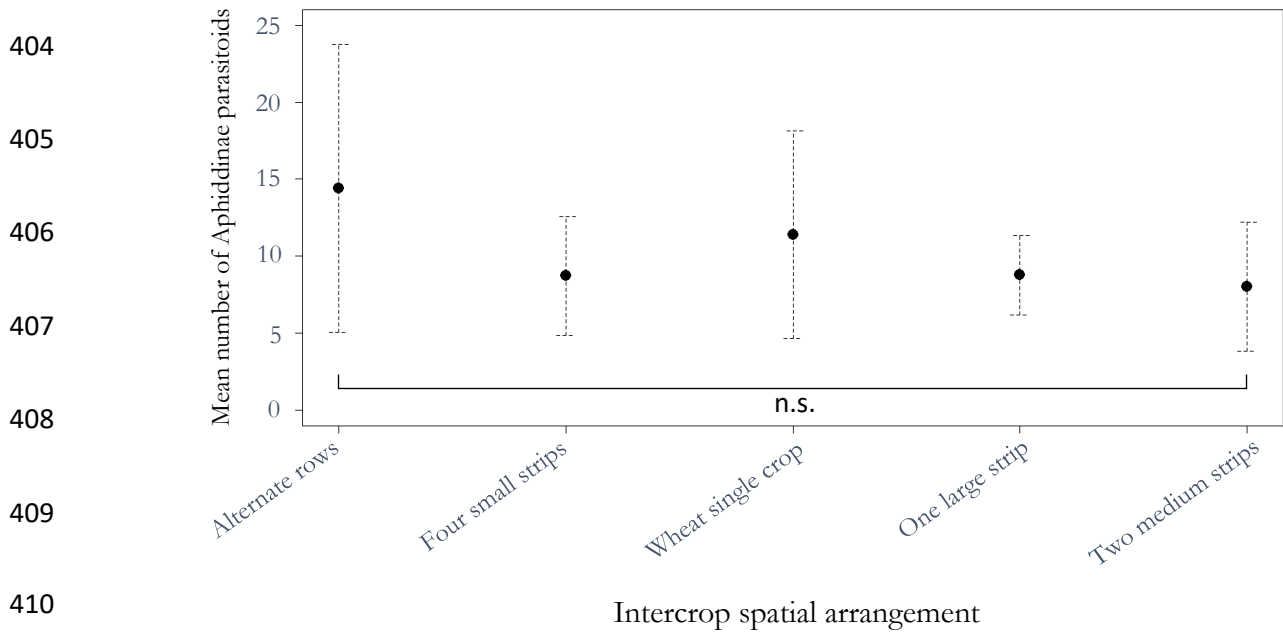
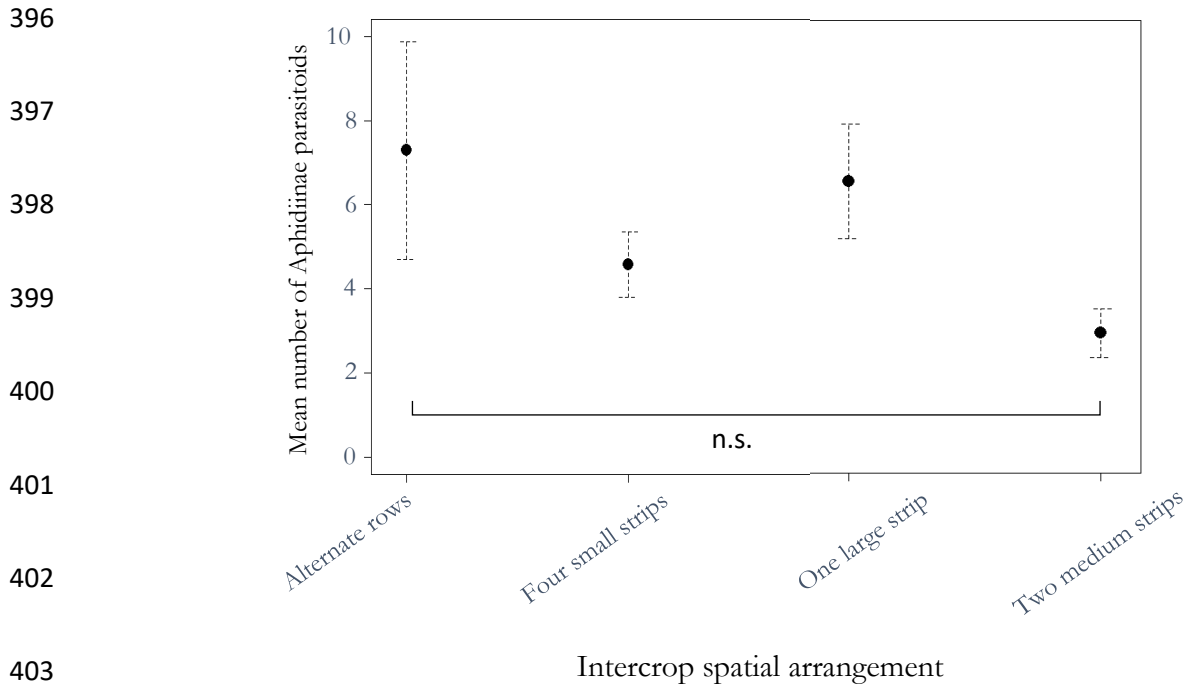


Figure 8. Mean number of adult aphid parasitoids collected in faba bean (top) or wheat (bottom) in all tested spatial arrangement. *n.s.*: non significant. Error bars: standard error.

3.4 Yield components

Despite the tendencies described, none of the three yield components estimated was significantly affected by spatial arrangement, in neither faba bean nor wheat (Table 1).

The total number of pods or ears per sample, the amount of seeds for 50 faba bean pods or 15

417 Table 1. Statistical summary of linear models testing the effect of spatial arrangement on three yield
 418 components for both faba bean and wheat crop types.

Yield component	Crop type	X ²	Df	p-value
Pods/Ears	Faba bean	3.3889	3	0.34
	Wheat	0.8499	4	0.93
Seeds	Faba bean	3.1938	3	0.36
	Wheat	2.4244	4	0.66
Seeds mass	Faba bean	3.3352	3	0.34
	Wheat	3.090	4	0.54

419
 420 wheat ears, or their mass varied little with the intercropping pattern (Figure 9). Especially in wheat,
 421 an average of 61 ears per 20 plants were counted overall, and was quite stable between
 422 arrangements. Wheat single crops and one large strip plots showed slightly better results in terms
 423 of seeds number and mass compared with the other three arrangements: total seeds of 15 wheat
 424 ears weighted on average 114.5 ± 6.4 in single crops, for a mean mass of 93.5 ± 6.4 g in the two
 425 medium strips pattern. The two medium strips pattern also presented the lowest amounts of pods
 426 or seeds in faba bean plants, with a mean of 206.6 ± 25.6 pods per 20 plants, whereas it reached a
 427 mean of 288.4 ± 41.1 pods per 20 plants in the arrangement with alternate rows, followed closely
 428 by the four small strips and the one large strip patterns. Similar tendencies were observed in the
 429 number of seeds out of 50 pods and their mass, in faba bean.

430 4. Discussion (on Preliminary Results)

431 In this study, in spite of an important early release of extrafloral nectar by faba bean plants
 432 in all intercropping systems at the beginning of the season, observations on aphids, parasitized
 433 aphids, and parasitoids tend to suggest that intercropping worsened the pest regulation on wheat
 434 instead of increasing it. Aphid densities were lower in wheat single crops, where more parasitized
 435 aphids were found, suggesting that parasitism activity was also higher in single crops. On faba bean,
 436 results were rather positive with aphid populations reduced in spatial arrangements with higher
 437 interface density, but the underlying mechanisms are unclear because of no effect of the spatial

438

439

440

441

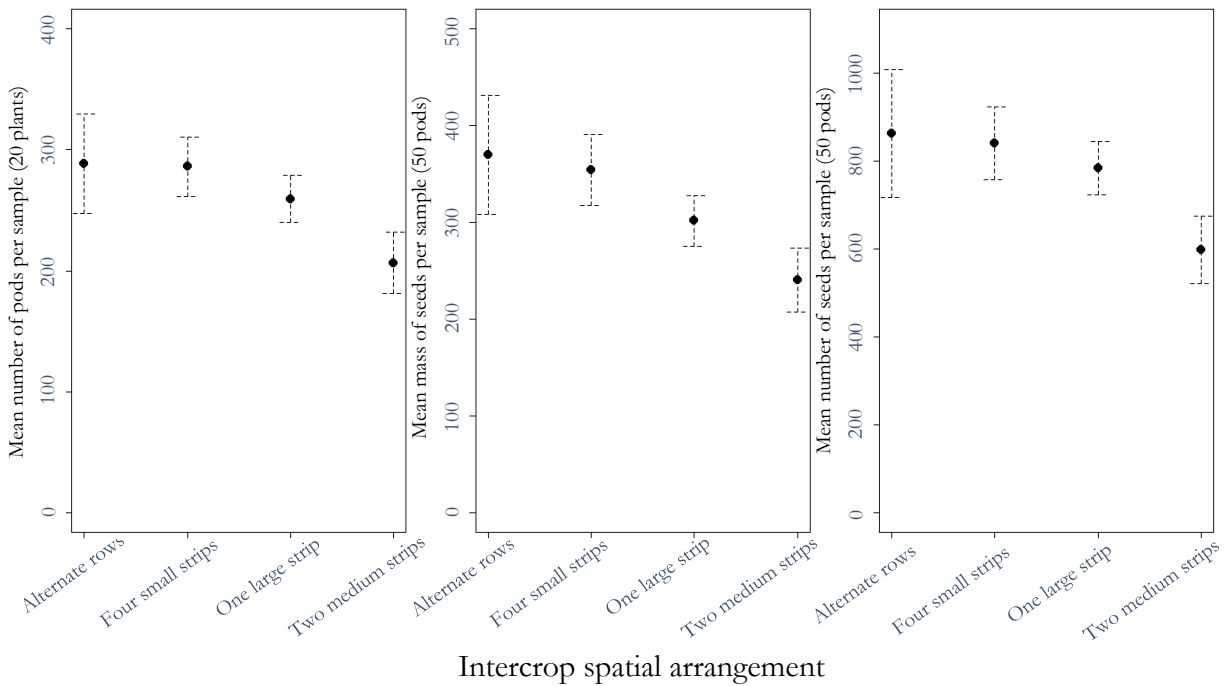
442

443

444

445

446



447

448

449

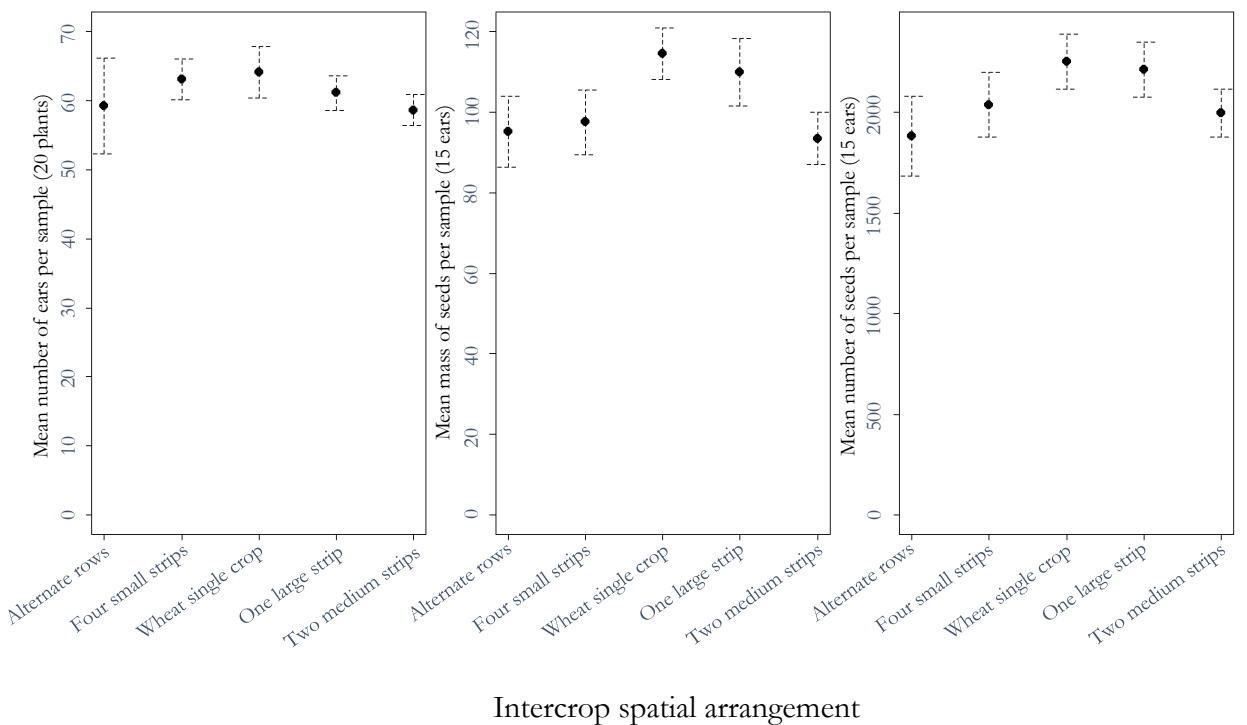
450

451

452

453

454



455

456

457

458

Figure 9. Yield components in faba bean (top) and wheat (bottom) intercrops in the four spatial arrangements and the wheat single crop. *n.s.*: non significant. Error bars: standard error.

459 arrangement on parasitism activity nor parasitoid populations. Even if the spatial arrangement had
460 an effect on aphid incidence, with more *M. viciae* and *A. pisum* in rougher arrangements, this effect
461 was not correlated to a higher parasitism rate. Instead, results tend to support a *bottom-up* regulation
462 effect explained by the disruptive crop hypothesis, which suggests that the ability of herbivores is
463 reduced in the presence of non-host plant species (Vandermeer 1989). Therefore, our results do
464 not confirm our initial hypothesis supposing that a reduced distance between intercrop species and,
465 consequently, a reduced distance between parasitoids trophic resources, would lead to reduced
466 aphid densities because of higher biological control.

467 Intercropping wheat with faba bean to increase aphid biological control, based on the hypothesis
468 of nectar provision to parasitoids, depends on a cascade of requirements for the practice to be
469 successful (see Wratten et al., 2003):

470 (1) nectar sources are efficiently released by faba bean to be located and exploited by parasitoids,
471 which means that the temporal and spatial distributions of nectar sources (i.e. faba bean plants) is
472 such that parasitoids spend little time foraging for nectar and feeding on it when they need it;

473 (2) parasitoids aggregate near the nectar sources;

474 (3) nectar feeding increases parasitoids fitness so that parasitism activity on aphid hosts in the
475 vicinity of nectar sources is higher than on hosts further away (i.e. there is an effect of the distance
476 between hosts and nectar sources, therefore some spatial arrangements are more profitable to
477 parasitoids than others);

478 (4) parasitoid activity results in a reduction in aphid density;

479 (5) reduction in aphid density results in improved plant yield when aphid infestation is economically
480 significant.

481 These requirements are in addition to the important assumption underlying the parasitoid nectar
482 providing hypothesis, namely that carbohydrates are a limited resource in non-nectar crops such

483 as cereals (Heimpel and Jervis, 2005). If one of these requirements is not completed, the biological
484 control may fail, except for side effects generated by the intercropping system or its spatial
485 arrangement, which may act directly on aphid populations or indirectly on other natural enemies'
486 activity.

487 ***4.1 Faba bean extrafloral nectar release and the parasitoid nectar provision hypothesis***

488 Extrafloral nectar release in faba bean was not clearly influenced by the spatial arrangement
489 of intercrops, and appeared to depend more on weather conditions than on the spatial distribution
490 of plants. Abiotic parameters known to influence nectar secretion by plants are temperature and
491 humidity (Heil, 2011; Radhika et al., 2010; Jakobsen and Kritjansson, 1994). Under controlled
492 conditions, we also observed that light intensity had an effect on the extrafloral nectar release by
493 faba bean plants, whose nectaries released higher volumes of nectar under stronger light intensities
494 (Rojas-Torres et al., *unpublished data*). April was particularly warm and sunny in 2021, whereas our
495 observations in May and early June took place under a cloudy sky (sometimes days after raining
496 episodes) and cooler temperatures, which were not favourable to nectar release by faba bean
497 (*personal observations*). It may explain the large difference in the proportion of faba bean plants
498 releasing nectar between the first period up to April 20th and the second one from May 5th (until
499 the end of the experiment) in Figure 4. An alternative explaining the reduction of release incidence
500 is that large-sized *A. fabae* colonies may have consumed enough sap for the faba bean plants to
501 induce carbohydrates saving by nectar resorption (known in floral nectar, not yet demonstrated in
502 extrafloral nectar Nepi and Stpiczynska, 2008). Aphids damage are linked with sap-feeding and
503 disease transmission, not with the consumption of plant leaves like other herbivores, which is why
504 they probably did not induce more extrafloral nectar release as a plant defence mechanism against
505 herbivores (Heil, 2004; Koptur, 1989). However, in faba bean, stress-induced nectar secretion has
506 not been evidenced. Only the number of extrafloral nectaries increased after the plant was damaged
507 by herbivores (Mondor et al., 2006; Mondor and Addicott, 2003). In our case, extrafloral nectaries

508 were not counted, we cannot conclude on a possible biotic induction linked with aphid infestation
509 in faba bean. Another possible biotic stress affecting nectar secretion is the incidence of disease in
510 faba beans such as powdery mildew, which was observed in some plants but whose spreading was
511 not measured. Therefore, we can only conclude from our observations that, early in the season,
512 extrafloral nectar release by faba bean was abundant in all spatial arrangements, which facilitated
513 detection and uptake of this resource by parasitoids, at least until May.

514 Regarding the nectar provision hypothesis, many authors consider that providing nectariferous
515 plants means providing nectar, but do not actually confirm nectar availability. Since many biotic
516 and abiotic parameters could affect nectar production (at least for extrafloral nectar), we believe its
517 release should be estimated when testing the parasitoids nectar provision hypothesis. Here, one
518 main difference between plots in early season was the availability (and abundance) of extrafloral
519 nectar between intercropping plots and wheat single crops. However, aphid parasitoids were not
520 more abundant in intercropping systems compared with wheat single crops, and there was no
521 influence of spatial arrangement of intercropping on adult parasitoids density in neither faba bean
522 nor wheat collected parasitoids. Thus, the parasitoid nectar provision hypothesis cannot be
523 confirmed by this wheat-faba bean intercropping system. One of the possible reasons of this failure
524 may be that there was a temporal gap between the abundant release of extrafloral nectar by faba
525 bean and the arrival of parasitoids in plots: most aphid species reached their maximum density by
526 the end of May, when extrafloral nectar releasing plants were already less abundant. Nectar's
527 availability may have been too early to benefit parasitoids survival and fitness, and only benefitted
528 them later, but in a much smaller proportion since fewer plants were releasing it. Another possibility
529 resulting from our observations is that extrafloral nectar release did not attract nor retain parasitoids,
530 and that carbohydrates were not a limiting resource because another sugar source was present in
531 possibly all plots: aphid honeydew. Aphid honeydew can be considered as another available
532 carbohydrates resource for parasitoids, this time in both faba bean and wheat intercrops. Aphids
533 arrived earlier in faba bean, *A. fabae* was the most abundant species in faba bean or wheat, but *S.*

534 *avenae* arrived by the end of April, so honeydew could satisfy the feeding requirements of parasitoids
535 in the field. This has been suggested by several recent studies trying to understand why providing
536 nectar does not systematically lead to higher parasitism rates (Luquet et al., 2021a; Tena et al., 2016;
537 Vollhardt et al., 2010b). Luquet et al. (2021a) observed that even in the presence of nectar-providing
538 plants (also in a cereal-leguminous intercropping system), parasitoids consumed honeydew in
539 higher proportions. They concluded that there may be a trade-off between sugar quality and
540 availability and that parasitoids could feed only on honeydew if it is highly available. From an
541 optimal foraging strategy, it seems ideal to find both essential resources such as hosts and
542 honeydew in the same patch, and it may well discourage parasitoids to look for nectar. In terms of
543 attractiveness, naïve parasitoids are not preferentially attracted to nectar when compared with
544 honeydew, despite the fact that extrafloral nectar is considered as a higher quality resource than
545 honeydew in terms of fitness benefits (Vollhardt et al., 2010a; Wäckers 2005). Experience and
546 learning can influence a parasitoid's foraging choices: if honeydew is found closer to aphid hosts
547 than nectar sources (which was the case in our study, at least for wheat aphids), it is possible that
548 the parasitoid keeps on consuming this resource instead of looking for another further away.

549 To go further in elucidating the absence of effect of intercropping wheat with a nectar-releasing
550 plant on parasitoids abundance observed in this study, the nutritional status of parasitoids would
551 require to be estimated as well as the sugar-rich food consumed by fed parasitoids. This should
552 help determine the importance range of either nectar or aphid honeydew in parasitoids feeding
553 behaviour, to better understand parasitoids movement and foraging dynamics in small
554 intercropping plots like ours, i.e. at a small field scale (Luquet et al., 2021b; Hogervorst et al., 2007).

555 ***4.2 Aphid abundance: bottom-up or top-down effects of spatial arrangement?***

556 Our results do not evidence a higher regulation action by parasitoids in intercropping,
557 regardless of spatial arrangement. Another mechanism must explain the lower densities of faba
558 bean aphids such as *A. pisum* or *M. viciae* in the alternate rows and two mediums trips pattern. It is

559 possible that intercropping disrupted the location of their host plants by aphids in arrangements
560 where the density of wheat and faba bean interface was higher (Vandermeer, 1989). This *bottom-up*
561 effect potential of intercropping was recently demonstrated by Mansion-Vaquié et al. (2019) when
562 comparing the ability of aphids to locate and colonize their host-plant in intercropping systems.
563 Mechanisms interfering with host-plant location by aphids are probably chemical, visual and
564 physical. Chemical because aphids are more attracted to volatile compounds related with single
565 crops than mixed-crops odours (Ninkovic et al., 2013; Webster, 2012; Xie et al., 2012). Visual
566 because, like parasitoids, aphids use visual cues to locate their host-plant and discriminate it from
567 non-host plants at a small spatial scale (Reeves, 2011; Gish & Inbar, 2006). Physical because aphids
568 reaching an intercropping plot had a probability of landing on wheat: host-plant rejection depends
569 on their probing, which is time-consuming, so that aphids should not be favoured by an
570 intercropping system (Mansion-Vaquié et al., 2019; Xie et al., 2012; Caillaud and Via, 2000).

571 Nevertheless, *Sitobion avenae* aphids were more abundant on wheat when intercropped with faba
572 bean compared to wheat single crops (except for the one large strip), and when interface density
573 between plant species was higher. Wheat single crop plots presented more parasitized aphids, and
574 lower aphid densities, suggesting that even if a difference in adult parasitoids abundance was not
575 detected, aphid regulation by parasitoids was higher in single crops compared to all intercropped
576 plots. A possible explanation for these results is that cereal aphids in intercrops with an intricate
577 spatial distribution were better hidden than in pure wheat plots: just as for aphid, the disruptive
578 crop hypothesis may explain a disturbance of parasitoids through plant diversification (Jeavons et
579 al., 2022; Lopes et al., 2016).

580 Following a density-dependent logic, parasitoids should be attracted to highly densified aphid
581 patches (Nicholson-Bayley model, see Hassel, 1985). But to find target aphid-friendly habitats,
582 natural enemies rely on not only visual but also on olfactory cues: it is often the host-plant complex
583 odour that attracts them and helps them locate their hosts (Wäschke et al., 2013; Vet et al., 1995).

584 When wheat is combined with another aphid-sensible faba bean, it is possible that, as for aphids,
585 complex emitted herbivore induced plant volatiles (HIPVs) from both faba bean and wheat
586 confused parasitoids and made it harder for them to locate aphids in either plant species. The
587 consequence would be that parasitoids focused on clear odour complexes emitted by higher wheat
588 and wheat aphids concentrations: wheat single crops.

589 Additionally, we cannot exclude from our data that parasitoids may have shown a preference for
590 faba bean aphids than wheat aphids in plots with intercropping (without considering wheat single
591 crops). In intercropping plots, one of the main aphid parasitoid, *Aphidius ervi*, could find two
592 potential hosts, *S. avenae* on wheat and *A. pisum* on faba bean. Some studies have shown that
593 *Aphidius ervi* innately prefers *A. pisum* aphids which are bigger than *S. avenae* (Luquet et al. 2020).
594 Intercropping should thus distract parasitoids such as *A. ervi* from parasitizing *S. avenae* (Zepeda-
595 Paulo et al., 2013).

596 ***4.4 Impact of intercrop spatial arrangement on plant productivity***

597 No difference in the three yield components estimated in this experiment was observed
598 neither between wheat single crop and other intercropping patterns nor among the different
599 intercropping patterns, despite higher aphid infestations in some patterns compared to other, in
600 faba bean and in wheat. It is therefore hard to conclude possible links between results on yield
601 components and aphid biological control, all the more given that no comparison was done with
602 plots treated with pesticides. Aphid infestations may not have been serious enough to threaten
603 both intercrop's productivity. Plant damages by aphids have multiple origins, and include pathogen
604 entrance facilitation and pathogen transmission (Dedryver et al., 2010). An estimation of the
605 incidence of aphid-related diseases in faba bean and wheat may have helped to understand the
606 importance of aphid infestation in our experimental plots.

607 Excluding the effect of intercropping on pest regulation, cereal and legume intercropping has
608 shown many other benefits possibly leading to higher plant productivity, such as improved light

609 interception, facilitation for use of soil resources, better weed control, and improved protein
610 concentration of cereal grains (among others, see Bedoussac et al., 2015). Even if we did not detect
611 differences in the three yield components estimated, it is possible that some benefits were provided
612 to wheat by faba bean. It is also possible that some benefits cannot be detected on the first year of
613 intercropping (Stomph et al., 2020).

614 **5. Conclusion**

615 Results did not show a successful outcome of intercropping faba bean and wheat with the
616 purpose to increase aphid biological control by the regulation service of parasitoids. Reducing the
617 distance between faba bean and wheat by spatial arrangements such as alternate rows or small strips
618 patterns, in order to provide extrafloral nectar to parasitoids close to cereal plots, did not improve
619 aphid parasitoid density nor aphid biological control. Plant diversification did not enhance pest
620 regulation by natural enemies in wheat. Even if some positive results were observed in faba bean
621 aphid densities, the regulation effect could not be related to a higher parasitoid activity, but rather
622 to a possible *bottom-up* effect of intercropping on aphid's host plant location abilities. Hence, our
623 results tend to support the assumption that parasitoids mainly feed on honeydew when it is
624 available, and that in such context the parasitoids nectar provision hypothesis is not verified:
625 intercropping a nectariless crop with a nectariferous crop, to improve biological control by
626 parasitoids is then likely to result in failure. In this context, other levers must be found to enhance
627 natural enemy activity, for example by focussing not only parasitoids but also on aphid predators,
628 since many predators species balance their feeding activities between their preys and carbohydrates
629 sources such as nectar, honeydew or pollen. Still, testing the effect of intercropping spatial
630 arrangements showed some differential effects in aphid densities, contradictory between faba bean
631 and wheat, but still interesting to be studied further on, particularly on the *bottom-up* regulation
632 potential that closely intricate arrangements offer compared to large strip patterns.

633

634 **Declaration of competing interest**

635 The authors declare they have no conflicts of interest.

636 **Acknowledgements**

637 The authors are very grateful to Eric Duclaud for his precious help and time during the
638 experimentation, for his guidance in terms of agronomic crop management, for giving us access to
639 the experimental plots anytime, for providing material and agronomic advice whenever we needed
640 it, for helping us taking images of the plots with a drone. Thanks to the Lycée du Fresne for
641 allowing our project to go on, even one year after the initially considered one, moved because of
642 covid, and for providing the experimental field. The authors also wish to thank Ferréol BRAUD
643 for his important help during the delimitation of the plots and the set-up of the experimental field.

644 **References**

- 645 Andow, D., 1983. The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with
646 particular reference to wheat and cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 9, 25–35.
647 [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8)
- 648 Andow, D.A., 1991. Vegetational Diversity and Arthropod Population Response. *Annual Review*
649 *of Entomology* 36, 561–586.
- 650 Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E.S.,
651 Prieur, L., Justes, E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved
652 by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agronomy for Sustainable*
653 *Development* 35, 911–935. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0277-7>
- 654 Berndt, L.A., Wratten, S.D., Hassan, P.G., 2002. Effects of buckwheat flowers on leafroller
655 (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a New Zealand vineyard. *Agricultural and Forest*
656 *Entomology* 4, 39–45. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00126.x>

657 Bernstein, C., Jervis, M., 2008. Food-Searching in Parasitoids: The Dilemma of Choosing
658 between 'Immediate' or Future Fitness Gains, in: Wajnberg, ric, Bernstein, C., van Alphen, J. (Eds.),
659 Behavioral Ecology of Insect Parasitoids. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 129–171.
660 <https://doi.org/10.1002/9780470696200.ch7>

661 Brennan, E.B., 2016. Agronomy of strip intercropping broccoli with alyssum for biological control
662 of aphids. *Biological Control* 97, 109–119. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.02.015>

663 Brennan, E.B., 2013. Agronomic aspects of strip intercropping lettuce with alyssum for biological
664 control of aphids. *Biological Control* 65, 302–311.
665 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.03.017>

666 Bugg, R.L., Ellis, R.T., Carlson, R.W., 1989. Ichneumonidae (Hymenoptera) Using Extrafloral
667 Nectar of Faba Bean (*Vicia Faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biological Agriculture &*
668 *Horticulture* 6, 107–114. <https://doi.org/10.1080/01448765.1989.9754509>

669 Caillaud, M.C., Via, S., 2000. Specialized Feeding Behavior Influences Both Ecological
670 Specialization and Assortative Mating in Sympatric Host Races of Pea Aphids. *The American*
671 *Naturalist* 156, 606–621. <https://doi.org/10.1086/316991>

672 Dong, Z., Xia, M., Li, C., Mu, B., Zhang, Z., 2021. A Comparison of Flower and Grass Strips for
673 Augmentation of Beneficial Arthropods in Apple Orchards. *Front. Sustain. Food Syst.* 5, 697864.
674 <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.697864>

675 Ehler, L., 1998. Conservation biological control, in: *Conservation Biological Control*. Elsevier, pp.
676 1–8. <https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50047-5>

677 Eijs, I.E.M., Ellers, J., Van Duinen, G.-J., 1998. Feeding strategies in drosophilid parasitoids: the
678 impact of natural food resources on energy reserves in females. *Ecological Entomology* 23, 133–
679 138. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00117.x>

680 Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Balmer, O., 2013. Effects of extrafloral and floral nectar of
681 *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: Olfactory attractiveness and
682 parasitization rates. *Biological Control* 66, 16–20.
683 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.02.007>

684 Gish, M., Inbar, M., 2006. Host Location by Apterous Aphids After Escape Dropping from the
685 Plant. *J Insect Behav* 19, 143–153. <https://doi.org/10.1007/s10905-005-9009-9>

686 Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*, Monographs in Behavior
687 and Ecology. ed. Princeton University Press.

688 Gurr, G.M., Wratten, S.D., Barbosa, P., 2000. Success in Conservation Biological Control of
689 Arthropods, in: Gurr, G., Wratten, S. (Eds.), *Biological Control: Measures of Success*. Springer
690 Netherlands, Dordrecht, pp. 105–132. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4

691 Hahn, D.A., Denlinger, D.L., 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient
692 storage and utilization. *Journal of Insect Physiology* 53, 760–773.
693 <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.03.018>

694 Hassell, M.P., 1985. Insect Natural Enemies as Regulating Factors. *The Journal of Animal Ecology*
695 54, 323. <https://doi.org/10.2307/4641>

696 Heil, M., 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16,
697 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.01.003>

698 Heil, M., 2004. Induction of two indirect defences benefits Lima bean (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae)
699 in nature: *Induced defences of Lima bean*. *Journal of Ecology* 92, 527–536.
700 <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00890.x>

701 Heimpel, G.E., 2019. Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological
702 control. *Biological Control* 132, 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.01.012>

703 Heimpel, G.E., Jervis, M.A., 2005. Does floral nectar improve biological control by parasitoids?,
704 in: Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects*.
705 Cambridge University Press, pp. 267–304. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.010>

706 Heimpel, G.E., Mills, N.J., 2017. *Biological Control: Ecology and Applications*. Cambridge
707 University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/9781139029117>

708 Hogervorst, P.A.M., Wäckers, F.L., Romeis, J., 2007. Detecting nutritional state and food source
709 use in field-collected insects that synthesize honeydew oligosaccharides. *Functional Ecology* 21,
710 936–946. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01297.x>

711 Jakobsen, H., Kristjansson, K., 1994. Influence of Temperature and Floret Age on Nectar Secretion
712 in *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* 74, 327–334. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1125>

713 Jamont, M., Crépellière, S., Jaloux, B., 2013. Effect of extrafloral nectar provisioning on the
714 performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control* 65, 271–277.
715 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.01.010>

716 Jamont, M., Dubois-Pot, C., Jaloux, B., 2014. Nectar provisioning close to host patches increases
717 parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15, 151–160.
718 <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.01.001>

719 Jeavons, E., Baaren, J., Le Ralec, A., Buchard, C., Duval, F., Llopis, S., Postic, E., Le Lann, C., 2022.
720 Third and fourth trophic level composition shift in an aphid–parasitoid–hyperparasitoid food web
721 limits aphid control in an intercropping system. *Journal of Applied Ecology* 59, 300–313.
722 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14055>

723 Koptur, S., 1992. Extrafloral nectary–mediated interactions between insects and plants. In: *Insect–*
724 *Plant Interactions*, Vol. IV (ed. E.A. Bernays), pp. 81–129. CRC Press, Boca Raton, Florida.

725 Koptur, S., 1989. Is extrafloral nectar production an inducible defense?, in: Bock, J., Linhart, J.
726 (Eds.), *Evolutionary Ecology of Plants*. pp. 323–339.

727 Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies
728 of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology* 45, 175–201.
729 <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>

730 Lee, J.C., Heimpel, G.E., 2002. Nectar availability and parasitoid sugar feeding. 1st International
731 Symposium on Biological Control of Arthropods 220–225.

732 Lee, J.C., Heimpel, G.E., Leibe, G.L., 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets
733 on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*
734 111, 189–199. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00165.x>

735 Lopes, T., Hatt, S., Xu, Q., Chen, J., Liu, Y., Francis, F., 2016. Wheat (*Triticum aestivum* L.)-based
736 intercropping systems for biological pest control: Wheat-based intercropping for biological control.
737 *Pest. Manag. Sci.* 72, 2193–2202. <https://doi.org/10.1002/ps.4332>

738 Luquet, M., Moulin, C., Cortesero, A.-M., Anton, S., Jaloux, B., 2020. Early experience influences
739 several steps of the host selection process differentially in *Aphidius ervi* (Hymenoptera,
740 Braconidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 23, 1235–1240.
741 <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.10.003>

742 Luquet, M., Peñalver-Cruz, A., Satour, P., Anton, S., Cortesero, A.-M., Lavandero, B., Jaloux, B.,
743 2021a. Aphid honeydew may be the predominant sugar source for *Aphidius* parasitoids even in
744 nectar-providing intercrops. *Biological Control* 158, 104596.
745 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104596>

746 Luquet, M., Parisey, N., Hervé, M., Desouhant, E., Cortesero, A., Peñalver-Cruz, A., Lavandero,
747 B., Anton, S., Jaloux, B., 2021b. Inferring insect feeding patterns from sugar profiles: a comparison
748 of statistical methods. *Ecol Entomol* 46, 19–32. <https://doi.org/10.1111/een.12971>

749 MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. An optimal use of a patchy environment. *The American*
750 *Naturalist* 100, 603–609.

751 Mansion-Vaquíe, A., Ferrer, A., Ramon-Portugal, F., Wezel, A., Magro, A., 2019. Intercropping
752 impacts the host location behaviour and population growth of aphids. *Entomol Exp Appl*
753 *eea*.12848. <https://doi.org/10.1111/eea.12848>

754 Mondor, E.B., Addicott, J.F., 2003. Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*.
755 *Ecol Letters* 6, 495–497. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00457.x>

756 Mondor, E.B., Tremblay, M.N., Messing, R.H., 2006. Extrafloral nectary phenotypic plasticity is
757 damage- and resource-dependent in *Vicia faba*. *Biol. Lett.* 2, 583–585.
758 <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0527>

759 Nepi, M., Stpiczyńska, M., 2008. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically
760 regulate nectar features. *Naturwissenschaften* 95, 177–184. [https://doi.org/10.1007/s00114-007-](https://doi.org/10.1007/s00114-007-0307-2)
761 [0307-2](https://doi.org/10.1007/s00114-007-0307-2)

762 Ninkovic, V., Dahlin, I., Vucetic, A., Petrovic-Obradovic, O., Glinwood, R., Webster, B., 2013.
763 Volatile Exchange between Undamaged Plants - a New Mechanism Affecting Insect Orientation
764 in Intercropping. *PLoS ONE* 8, e69431. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069431>

765 Olson, D.M., Takasu, K., Lewis, W.J., 2005. Food needs of adult parasitoids: behavioral adaptations
766 and consequences, in: Wackers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds.), *Plant-Provided Food for*
767 *Carnivorous Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 137–147.
768 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.006>

769 Pelzer, E., Hombert, N., Jeuffroy, M.-H., Makowski, D., 2014. Meta-Analysis of the Effect of
770 Nitrogen Fertilization on Annual Cereal–Legume Intercrop Production. *Agronomy Journal* 106,
771 1775–1786. <https://doi.org/10.2134/agronj13.0590>

772 Polgar, L.A., Hardie, J., 2000. Diapause induction in aphid parasitoids. *Entomologia*
773 *Experimentalis et Applicata* 97, 21–27. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00712.x>

774 Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M., Bischoff, A., 2018. Sowing of margin strips rich in floral
775 resources improves herbivore control in adjacent crop fields: Floral resources improve herbivore
776 control. *Agr Forest Entomol* 21, 119–129. <https://doi.org/10.1111/afe.12318>

777 Pyke, G.H., Pulliam, H.R., Charnov, E.L., 1977. Optimal Foraging: A Selective Review of Theory
778 and Tests. *The Quarterly Review of Biology* 52, 137–154. <https://doi.org/10.1086/409852>

779 Radhika, V., Kost, C., Mithofer, A., Boland, W., 2010. Regulation of extrafloral nectar secretion by
780 jasmonates in lima bean is light dependent. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107,
781 17228–17233. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009007107>

782 Reeves, J.L., 2011. Vision Should not be Overlooked as an Important Sensory Modality for Finding
783 Host Plants: Appendix A. *Environ Entomol* 40, 855–863. <https://doi.org/10.1603/EN10212>

784 Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats:
785 The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43, 95–124.
786 <https://doi.org/10.2307/1942161>

787 Singh, S.P., 1981. Studies on spatial arrangement in sorghum-legume intercropping systems. *The*
788 *Journal of Agricultural Science* 97, 655. <https://doi.org/10.1017/S0021859600037011>

789 Stapel, J.O., Cortesero, A.M., Moraes, M.D., Tumlinson, J.H., Lewis, A.J., 1997. Extrafloral Nectar,
790 Honeydew, and Sucrose Effects on Searching Behavior and Efficiency of *Microplitis croceipes*
791 (*Hymenoptera: Braconidae*) in Cotton. *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY* 26, 617–623.

792 Starý, P., 2009. Taxonomy, origin, distribution and host range of *Aphidius* species (*Hym.*,
793 *Aphidiidae*) in relation to biological control of the pea aphid in Europe and North America.
794 *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 77, 141–171. [https://doi.org/10.1111/j.1439-](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1974.tb03242.x)
795 [0418.1974.tb03242.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1974.tb03242.x)

796 Starý, P., 1995. The *Aphidiidae* of Chile (*Hymenoptera, Ichneumonoidea, Aphidiidae*). *Dtsch.*
797 *Entomol. Z.* 42, 113–138. <https://doi.org/10.1002/mmnd.19950420112>

798 Stary, P., 1993. The fate of released parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) for
799 biological control of aphids in Chile. *Bulletin of Entomological Research* 83, 633–639.

800 Stephens, M.J., France, C.M., Wratten, S.D., Frampton, C., 1998. Enhancing Biological Control of
801 Leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) by Sowing Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) in an
802 Orchard. *Biocontrol Science and Technology* 8, 547–558.
803 <https://doi.org/10.1080/09583159830063>

804 Stomph, T., Dordas, C., Baranger, A., de Rijk, J., Dong, B., Evers, J., Gu, C., Li, L., Simon, J.,
805 Jensen, E.S., Wang, Q., Wang, Y., Wang, Z., Xu, H., Zhang, C., Zhang, L., Zhang, W.-P.,
806 Bedoussac, L., van der Werf, W., 2020. Designing intercrops for high yield, yield stability and
807 efficient use of resources: Are there principles?, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 1–50.
808 <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2019.10.002>

809 Tena, A., Wäckers, F.L., Heimpel, G.E., Urbaneja, A., Pekas, A., 2016. Parasitoid nutritional
810 ecology in a community context: the importance of honeydew and implications for biological
811 control. *Current Opinion in Insect Science* 14, 100–104.
812 <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.008>

813 Thies, C., Roschewitz, I., Tschardtke, T., 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid
814 interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 203–210.
815 <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2902>

816 Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2008. Interannual landscape changes influence
817 plant–herbivore–parasitoid interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125, 266–268.
818 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.12.011>

819 Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory
820 and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18–25. [https://doi.org/10.1034/j.1600-
821 0706.2003.12567.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x)

822 Tomanović, Ž., Petrović, A., Mitrović, M., Kavallieratos, N.G., Starý, P., Rakhshani, E.,
823 Rakhshanipour, M., Popović, A., Shukshuk, A.H., Ivanović, A., 2014. Molecular and morphological
824 variability within the *Aphidius colemani* group with redescription of *Aphidius platensis* Brethes
825 (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). Bull. Entomol. Res. 104, 552–565.
826 <https://doi.org/10.1017/S0007485314000327>

827 Tougeron, K., Ferrais, L., Gardin, P., Lateur, M., Hance, T., 2022. Flower strips increase the control
828 of rosy apple aphids after parasitoid releases in an apple orchard (preprint). EcoEvoRxiv.
829 <https://doi.org/10.32942/osf.io/e4cjq>

830 Tougeron, K., Hraoui, G., Le Lann, C., van Baaren, J., Brodeur, J., 2018. Intraspecific maternal
831 competition induces summer diapause in insect parasitoids: Competition-induced diapause. Insect
832 Science 25, 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12491>

833 Tscharnkte, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L.,
834 Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E.A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., O'Rourke, M.,
835 Poveda, K., Rosenheim, J.A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T.C., Wratten, S., Zhang, W.,
836 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. Biological
837 Conservation 204, 449–458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>

838 Tscharnkte, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005a. Landscape
839 perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management.
840 Ecology Letters 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>

841 Tscharnkte, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J.J.A., 2005b. The landscape context of trophic interactions:
842 insect spillover across the crop–noncrop interface. Ann. Zool. Fennici 42, 421–432.

843 Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Wratten, S.D., 2004. Improved fitness of aphid parasitoids
844 receiving resource subsidies. Ecology 85, 658–666. <https://doi.org/10.1890/03-0222>

845 van Alphen, J.J.M., Jervis, M.A., 1996. Foraging Behaviour, in: Jervis, M., Kidd, N. (Eds.), Insect
846 Natural Enemies. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–62. [https://doi.org/10.1007/978-94-](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0013-7_1)
847 [011-0013-7_1](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0013-7_1)

848 Van Langevelde, F., Prins, H.H.T., 2008. Introduction to Resource Ecology, in: Prins, H.H.T., Van
849 Langevelde, F. (Eds.), Resource Ecology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–6.
850 https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6850-8_1

851 Vandermeer, J., 1989. The Ecology of Intercropping, Cambridge University Press. ed. Cambridge.

852 Vet, L.E.M., Lewis, W.J., Cardé, R.T., 1995. Parasitoid Foraging and Learning, in: Chemical
853 Ecology of Insects 2. Springer US, Boston, MA, pp. 65–101. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1765-8_3)
854 [1765-8_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1765-8_3)

855 Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tschardtke, T., 2010a. Nectar vs.
856 honeydew feeding by aphid parasitoids: does it pay to have a discriminating palate?: Does
857 preference for nectar matter? Entomologia Experimentalis et Applicata 137, 1–10.
858 <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01025.x>

859 Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tschardtke, T., 2010b. Spatial
860 distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. Biological
861 Control 53, 204–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.011>

862 Wäckers, F.L., 2005. Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources,
863 in: Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J. (Eds.), Plant-Provided Food for Carnivorous Insects.
864 Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17–74.
865 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.003>

866 Wanner, H., Gu, H., Dorn, S., 2006. Nutritional value of floral nectar sources for flight in the
867 parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. Physiological Entomology 31, 127–133.
868 <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00494.x>

869 Wäschke, N., Meiners, T., Rostás, M., 2013. Foraging Strategies of Parasitoids in Complex
870 Chemical Environments, in: Wajnberg, E., Colazza, S. (Eds.), Chemical Ecology of Insect
871 Parasitoids. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 37–63.
872 <https://doi.org/10.1002/9781118409589.ch3>

873 Webster, B., 2012. The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology* 37, 10–
874 18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00791.x>

875 Wilkinson, T. K., Landis, D. A., 2005. Habitat diversification in biological control: the role of plant
876 resources., in: Plant-Provided Food for Carnivorous Insects. Cambridge University Press, pp. 305–
877 325.

878 Willey, R.W., Rao, M.R., 1981. A Systematic Design to Examine Effects of Plant Population and
879 Spatial Arrangement in Intercropping, Illustrated by an Experiment on Chickpea/Safflower.
880 *Experimental Agriculture* 17, 63. <https://doi.org/10.1017/S0014479700011248>

881 Wratten, S., Berndt, L., Gurr, G., Tylianakis, J., Fernando, P., Didham, R., 2003. Adding floral
882 diversity to enhance parasitoid fitness and efficacy. 1st International Symposium on Biological
883 Control of Arthropods, 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods 211–
884 214.

885 Wyckhuys, K.A.G., Strange-George, J.E., Kulhanek, C.A., Wäckers, F.L., Heimpel, G.E., 2008.
886 Sugar feeding by the aphid parasitoid *Binodoxys communis*: How does honeydew compare with
887 other sugar sources? *Journal of Insect Physiology* 54, 481–491.
888 <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.11.007>

889 Xie, H.-C., Chen, J.-L., Cheng, D.-F., Zhou, H.-B., Sun, J.-R., Liu, Y., Francis, F., 2012. Impact of
890 Wheat-Mung Bean Intercropping on English Grain Aphid (Hemiptera: Aphididae) Populations
891 and Its Natural Enemy. *Jnl. econ. entom.* 105, 854–859. <https://doi.org/10.1603/EC11214>

- 892 Yu, Y., Stomph, T.-J., Makowski, D., van der Werf, W., 2015. Temporal niche differentiation
893 increases the land equivalent ratio of annual intercrops: A meta-analysis. *Field Crops Research* 184,
894 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.09.010>
- 895 Zepeda-Paulo, F.A., Ortiz-Martínez, S.A., Figueroa, C.C., Lavandero, B., 2013. Adaptive evolution
896 of a generalist parasitoid: implications for the effectiveness of biological control agents. *Evol Appl*
897 6, 983–999. <https://doi.org/10.1111/eva.12081>
- 898 Zhao, J.Z., Ayers, G.S., Grafius, E.J., Stehr, F.W., 1992. Effects of Neighboring Nectar-Producing
899 Plants on Populations of Pest Lepidoptera and Their Parasitoids in Broccoli Plantings. *The Great*
900 *Lakes Entomologist* 25, 253–258.
- 901 Zhou, H., Chen, L., Chen, J., Francis, F., Haubruge, E., Liu, Y., Bragard, C., Cheng, D., 2013.
902 Adaptation of Wheat-Pea Intercropping Pattern in China to Reduce *Sitobion avenae* (Hemiptera:
903 Aphididae) Occurrence by Promoting Natural Enemies. *Agroecology and Sustainable Food*
904 *Systems* 37, 1001–1016. <https://doi.org/10.1080/21683565.2013.763887>

DISCUSSION GENERALE

Ce travail de thèse avait pour objectif d'améliorer notre compréhension de l'influence de la ségrégation spatiale et de l'hétérogénéité de la distribution des ressources trophiques sur le comportement d'exploitation de ces ressources par les organismes. Nous avons pris pour modèle d'étude les Hyménoptères parasitoïdes de pucerons de la sous-famille des Aphidiinae, dont le succès reproducteur est fortement dépendant de leur efficacité à exploiter leurs différentes ressources trophiques, et ce dans un temps limité, ce qui génère une forte pression de sélection pour optimiser leur stratégie d'exploitation. Ces parasitoïdes sont des contributeurs majeurs de la régulation biologique des pucerons ravageurs des cultures [Boivin et al. 2012 ; Thies et al. 2005]. Nous nous sommes plus particulièrement consacrés à identifier des facteurs d'amélioration du succès reproducteur des parasitoïdes de pucerons par l'introduction d'une diversité végétale et sa répartition spatiale, sous la forme de cultures associées, dans des milieux pouvant atteindre de grandes superficies et présentant des contextes différents en termes de disponibilité et distribution des ressources, comme les cultures céréalières ou les vergers [Herz et al. 2019 ; Vollhardt et al. 2010]. Alors que les premières sont des cultures annuelles intensives ne produisant pas de nectar et dans lesquelles la présence d'autres espèces végétales est largement contrôlée par désherbage chimique, les secondes sont des cultures pérennes produisant du nectar à certaines périodes de la saison, et dans lesquelles le désherbage des adventices est moins strict. Selon la *parasitoid nectar provision hypothesis*, fournir des sources de nectar pour les parasitoïdes devrait permettre d'augmenter leur succès reproducteur et, par conséquent, accroître le service de contrôle biologique et de protection des cultures qu'ils fournissent [Heimpel & Jervis 2005], avec un effet plus important dans les cultures céréalières, dans lesquelles les sources de nourriture sucrée sont réputées être plus limitantes qu'en verger [Thies et al. 2005]. En verger, nous avons également testé l'hypothèse d'un effet plus élevé lorsque la source de nectar était associée à la fourniture d'une ressource trophique complémentaire, des hôtes alternatifs. Au sein de ces systèmes, la distance à la source de nectar impose pour son exploitation un coût en temps et en énergie lié au déplacement, et cette distance est prédite par les modèles d'*optimal foraging* comme l'un des facteurs déterminant les stratégies d'exploitation des ressources adoptées par les individus et, par conséquent, leur activité de parasitisme. Nous avons émis l'hypothèse d'un effet plus marqué à proximité des interfaces entre la culture source de nectar et la culture d'intérêt, et dans les associations dont les arrangements minimisent la distance entre ravageurs hôtes et sources de nectar.

Une première étude en laboratoire nous a permis de montrer comment la fréquence à laquelle les parasitoïdes de pucerons consomment du nectar extrafloral est affectée par la présence d'hôtes dans l'environnement proche des parasitoïdes. En revanche, à l'échelle réduite à laquelle nous avons conduit notre étude, nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la distance entre les hôtes et les sources de nectar sur le comportement alimentaire ou celui de ponte de femelles parasitoïdes de l'espèce *Aphidius ervi*. Dans des vergers où nous avons fourni ces deux types de ressources par l'implantation de cultures en inter-rang, soit séparément, soit en mélange, nous n'avons pas observé d'effet positif sur le contrôle biologique des pucerons ravageurs de la culture. Ainsi, nous n'avons pas pu estimer la portée spatiale de l'effet lié aux cultures en inter-rang. Il semble que le contexte ait été inadapté, soit du fait d'une présence trop faible des parasitoïdes, soit parce que les ressources en hôtes et en nourriture sucrée sont non limitantes même en absence de culture en inter-rang [Tscharntke et al. 2012]. Dans des cultures associées blé-féverole, nous avons

comparé l'effet de l'arrangement spatial des deux espèces végétales en mini-parcelles sur la quantité de ressources trophiques fournies aux parasitoïdes, leur abondance et leur activité de parasitisme. Bien que les analyses portant sur les résultats de cette étude soient encore incomplètes, nous avons observé un effet de l'arrangement spatial sur les populations de pucerons, mais qui diffère selon que l'on s'intéresse au blé ou à la féverole. Alors que la localisation et la colonisation de la féverole par certaines espèces de pucerons semblent perturbées lorsque la distance entre les deux espèces végétales est faible, les pucerons sont plus abondants sur le blé dans ces arrangements spatiaux, et moins abondants dans la culture pure. Il est cependant difficile d'attribuer cet effet à l'action des parasitoïdes et un effet *bottom-up* direct de l'association sur la colonisation des pucerons, déjà documenté, est plus probable [Bedoussac et al. 2015].

1. Influence de la disponibilité des ressources complémentaires sur les comportements alimentaires des parasitoïdes

L'expérience du chapitre 1 a permis de compléter les connaissances du comportement alimentaire des femelles parasitoïdes de pucerons de l'espèce *Aphidius ervi*, en présence d'une ou deux de leurs ressources complémentaires. Nos résultats peuvent probablement être généralisés à d'autres espèces de parasitoïdes (de pucerons ou d'autres phytophages) de taille et de biologie similaires à *A. ervi* et exprimant les mêmes besoins alimentaires (i.e. espèces pro-synovigéniques ne pratiquant pas le *host-feeding*).

1.1 Absence d'activité nocturne chez *Aphidius ervi*

Un résultat intéressant mis en évidence par notre expérience est l'absence d'alimentation pendant la nuit, que ce soit en présence de nectar uniquement ou de nectar et d'hôtes. Cette absence d'alimentation permet d'expliquer la présence d'un pic d'alimentation le matin après une longue période de jeûne nocturne et une diminution des réserves. Elle souligne la nécessité de trouver de la nourriture dans l'environnement immédiat à un rythme quotidien, comme le suggéraient les études d'Azzouz et al. [2004], de Desouhant et al. [2010], et de Lee et Heimpel [2008]. De nombreux insectes ont une activité nocturne ou crépusculaire de recherche des ressources : c'est le cas d'ennemis naturels comme certains carabes et chrysopes et d'autres insectes comme de nombreux lépidoptères [Casas et al. 2003 ; Desouhant et al. 2003 ; Vas et al. 1999 ; Luff 1978]. Ils s'orientent grâce à des signaux olfactifs, et dans une moindre mesure à des indicateurs visuels ou célestes, que ce soit pour trouver un partenaire sexuel ou une source de nourriture [Warrant & Dacke 2010 ; Goyret et al. 2007 ; Kiely 1996]. Ainsi, l'absence d'alimentation des parasitoïdes pendant la nuit suggère qu'il leur est nécessaire de combiner plusieurs modalités sensorielles pour détecter leurs ressources, et notamment des signaux visuels [Ichiki et al. 2011 ; Michaud & Mackauer 1994]. Même si quelques évènements de ponte nocturnes ont été observés, l'activité de parasitisme des femelles s'est également révélée très réduite la nuit, pour les deux distances hôtes-nectar testées. Nos résultats corroborent l'étude récente de Gomes et al. [2021] qui ont montré l'absence d'activité d'alimentation ou de ponte chez *Venturia canescens* pendant la nuit, et qu'une faible intensité lumineuse telle que celle produite par l'éclairage artificiel urbain pouvait altérer leur comportement d'exploitation des ressources. Cette activité diurne semble majoritaire chez les hyménoptères parasitoïdes, au-moins concernant l'activité locomotrice ou de parasitisme. D'ailleurs, certains insectes pourraient avoir sélectionné un mode de vie nocturne pour éviter les risques de parasitisme par les parasitoïdes diurnes [Orr 1992]. Cette forte baisse d'activité la nuit

pourrait aussi être une adaptation à la baisse de température, ou encore à une disponibilité plus faible en ressources sucrées avec la fermeture des corolles et la réabsorption du nectar par certaines plantes la nuit, ou bien encore à un risque de prédation accru du fait de l'activité nocturne de prédateurs comme les carabes et les chiroptères [Nicolson et al. 2007 ; van Doorn & van Meeteren 2003 ; Vickermann & Sunderland 1975].

L'absence d'activité nocturne chez les parasitoïdes accroît la contrainte temporelle qui pèse sur les femelles pour la recherche d'hôtes ou de nourriture, en particulier juste après leur émergence, puisque leur durée de vie peut être très courte s'ils ne trouvent pas de nourriture sucrée rapidement [Lee & Heimpel 2008]. En effet, même si les parasitoïdes émergent avec des réserves constituées pendant la phase larvaire, leur durée de vie sans alimentation est toujours nettement plus courte, de l'ordre d'un ou de quelques jours, par rapport à leur longévité après un ou plusieurs repas [Casas et al. 2003]. En conséquence, on devrait s'attendre à ce que les émergences aient lieu le matin ou en fin de nuit : Bourdais & Hance [2019] ont effectivement montré que les émergences ont principalement lieu le matin chez *Aphidius matricariae* [Hymenoptera : Braconidae].

1.2. Fréquence alimentaire d'*Aphidius ervi* : effet de la présence d'hôtes sur la consommation de nectar

Nos résultats ont mis en évidence deux principales périodes d'alimentation dans la journée en l'absence d'hôtes, contre une seule lorsque des hôtes sont présents dans l'environnement des parasitoïdes. Ainsi, même lorsque la plante libérant du nectar était à proximité immédiate de la plante abritant des pucerons, les parasitoïdes avaient tendance à moins s'alimenter qu'en l'absence d'hôtes. Ces résultats suggèrent que les parasitoïdes ne sont pas « distraits » par la présence de nourriture sucrée et exploitent les colonies d'hôtes de manière identique en présence d'une source de nectar proche ou éloignée. Mais pour valider cette hypothèse, il faudrait comparer l'activité de ponte avec et sans nourriture sucrée. Ce résultat semble montrer une attractivité plus forte des hôtes que de la nourriture sucrée pour les femelles parasitoïdes s'étant alimentées auparavant [Katayama et al. 2013 ; Katayama & Suzuki 2003]. En délaissant la source de nectar après une première période d'alimentation pour se concentrer sur la recherche d'hôtes lorsqu'ils sont détectés dans l'environnement proche, les parasitoïdes accroissent leur fitness. Une première phase d'alimentation matinale leur permet d'augmenter leur durée de vie, et de remplir leurs réserves énergétiques pour couvrir leurs besoins métaboliques jusqu'à la journée suivante [Casas et al. 2003]. Ensuite, se concentrer exclusivement sur la recherche d'hôtes leur permet non seulement de pondre et donc d'obtenir une descendance, mais également de consommer le miellat des pucerons qui les exempte de devoir retourner sur la source de nectar [Desouhant et al. 2005]. Enfin, lorsque les hôtes sont absents, les parasitoïdes n'ont pas d'intérêt à délaisser la ressource en nectar puisqu'ils ne peuvent ni pondre, ni s'envoler loin pour se disperser et détecter des patches d'hôtes. L'alimentation plus fréquente pourrait leur permettre de maintenir leurs réserves au plus haut et d'attendre une opportunité de ponte ultérieure. Ainsi, les résultats de l'étude 1 semblent correspondre à une stratégie optimale d'exploitation circadienne des ressources par les parasitoïdes.

2. Caractère limitant des ressources glucidiques dans l'environnement des parasitoïdes

Aucune des deux études de terrain (chapitre 2, 3) réalisées dans le cadre de cette thèse n'a montré d'effet bénéfique de l'approvisionnement en nectar sur la densité locale de parasitoïdes de pucerons ou sur le contrôle biologique des pucerons des céréales ou des pruniers par les

parasitoïdes. Ces deux études ayant pour objectif de tester l'hypothèse de l'approvisionnement en nectar pour les parasitoïdes et la portée spatiale liée à cet approvisionnement, il nous faut remettre en question une conjecture de base sous-tendant cette hypothèse, qui est que la nourriture sucrée est une ressource trophique limitante pour les parasitoïdes (et les autres ennemis naturels) dans de nombreux agroécosystèmes, notamment dans les deux contextes où nous avons expérimenté cet apport : les cultures céréalières et les vergers [Heimpel & Jervis 2005 ; Landis et al. 2000]. En effet, dans chacune des deux expérimentations, la fourniture de sources d'alimentation efficace comme le nectar extrafloral ou des hôtes alternatifs a été vérifiée. Si l'alimentation sur le nectar fourni n'a pu être observée directement et fera l'objet d'analyses biochimiques complémentaires pour le chapitre 3, la capacité à s'alimenter sur ces sources a été confirmée en laboratoire (chapitre 1) [Luquet et al. 2021b ; Jamont et al. 2013]. Le parasitisme effectif des hôtes alternatifs fournis en verger a été vérifié, et est bien documenté concernant les pucerons *Acyrtosiphon pisum* et *Sitobion avenae* par *Aphidius ervi* [Luquet et al. 2020 ; Powell & Wright 1988 ; Caremon et al. 1984]. Cependant, aucun effet n'a été observé sur l'effectif de parasitoïdes ou le nombre de pucerons parasités à proximité. Ces constatations permettent de s'interroger sur le caractère réellement limitant de la nourriture sucrée dans les systèmes étudiés. De récentes études ayant comparé l'effet de la présence des ressources de nectar et de miellat semblent s'accorder sur un point : les parasitoïdes de pucerons consomment du miellat (souvent en plus grande proportion que le nectar), même si cette ressource a une valeur nutritive moindre que le nectar, et même si le nectar est présent dans l'environnement proche des parasitoïdes comme dans certaines cultures associées [Jeavons et al. 2022 ; Luquet et al. 2021b ; Tena et al. 2016 ; Hogervorst et al. 2007]. De plus, les parasitoïdes naïfs ne semblent pas avoir de préférence innée pour le nectar [Vollhardt et al. 2010]. Le miellat, abondant et associé à la présence d'hôte pourrait représenter une source de nourriture suffisante pour les parasitoïdes de pucerons, rendant l'apport de nectar inefficace.

À ce stade de nos connaissances, il s'avère donc de plus en plus nécessaire de développer des méthodes permettant, en plus d'identifier l'état nutritionnel des parasitoïdes, de déterminer la source de nourriture sur laquelle ils se sont nourris dans l'environnement. Une méthode d'inférence de la source d'alimentation par l'analyse du profil biochimique a été développée ces dernières décennies, mais nécessite d'identifier toutes les sources potentielles pour obtenir des profils de références à partir d'alimentation contrôlée en laboratoire [Luquet et al. 2021b ; Hogervorst et al. 2007]. La classification des individus dans des classes correspondant à une alimentation sur une source potentielle a longtemps fait appel à des seuils de décision peu fiables, mais l'application récente d'algorithmes de classification plus performants, notamment de machine learning, a beaucoup fait progresser la fiabilité de cette approche [Luquet et al. 2021b]. Ainsi, la détermination de l'état nutritionnel des femelles *Aphidius ervi* collectés au champ dans l'étude du chapitre 3 nous permettra peut-être de déterminer si la nourriture sucrée est limitante en culture pure de blé, et la détermination de la ressource prélevée par les parasitoïdes s'étant alimentés permettra de comprendre si les parasitoïdes s'alimentent principalement de miellat quelle que soit la modalité ou si les parasitoïdes consomment bien du nectar mais que cette consommation ne s'accompagne pas d'une augmentation de l'activité de parasitisme.

L'absence de production de nectar par les céréales associée à la suppression des adventices dans les cultures céréalières intensives pourraient avoir renforcé chez certaines espèces de parasitoïdes exploitant les ressources trophiques dans ces milieux l'alimentation sur le miellat. Les parasitoïdes auraient plus intérêt à se concentrer sur l'exploitation des pucerons qui peuvent leur apporter leurs deux ressources complémentaires qu'à prendre le risque de parcourir de longs trajets à la recherche de nourriture sucrée [Bernstein & Jervis 2008]. Le nectar extrafloral du prunier est généralement produit en début de saison, et est principalement utilisé par les fourmis, et la période

de floraison est souvent précoce et de durée variable. Ainsi, l'apport de sources de nectar n'aurait pas ou peu d'effet sur les populations de parasitoïdes qui auraient été sélectionnées pour l'exploitation de la ressource en miellat, et pourrait participer à l'absence d'augmentation de la densité locale des parasitoïdes dans le cas des cultures associées céréales-légumineuses, ou dans le cas de cultures en inter-rang dans les vergers. Cette hypothèse ne permet cependant pas d'expliquer les résultats positifs liés à l'approvisionnement en nectar dans les cultures ou à proximité sur le contrôle biologique par les parasitoïdes d'autres études [Jamont et al. 2014 ; Tylianakis et al. 2004 ; Budenberg 1990].

Plus simplement, si les ressources glucidiques ne sont pas limitantes pour le développement des parasitoïdes de pucerons du fait de la présence de miellat en quantité suffisante, alors l'apport d'une ressource glucidique supplémentaire n'aura pas ou peu d'effet sur les densités locales de parasitoïdes. Même si une prise de nectar permet d'augmenter davantage la durée de vie des parasitoïdes par rapport à une prise de miellat, la consommation régulière de miellat pourrait devenir avantageuse en termes d'équilibre entre gain nutritionnel, faible perte en temps et en énergie, et faible prise de risque, dans la mesure où la distribution et l'abondance de celui-ci correspondraient à la répartition et à la densité des pucerons hôtes. Consommer du miellat s'avérerait donc plus stratégique pour les parasitoïdes puisque sa présence serait liée à la présence d'hôtes à proximité. Ainsi, déterminer le caractère limitant des ressources en sucres d'un agroécosystème serait un prérequis fondamental pour engager des actions visant à compenser les besoins alimentaires des parasitoïdes en apportant du nectar par la diversification végétale.

Nos résultats confirment le besoin de méthodes adaptées pour discerner les ressources glucidiques prélevées par les parasitoïdes dans leur environnement et vérifier le caractère limitant ou non de ces ressources dans certains types d'habitats (cultures céréalières intensives, vergers) [Luquet et al. 2021a ; Hogervorst et al. 2007].

3. Influence de la distance entre les ressources trophiques sur les stratégies d'exploitation des parasitoïdes.

3.1. Détection des ressources trophiques à distance par les parasitoïdes et effet de la proximité de sources de nectar sur l'exploitation des pucerons ravageurs.

La modification du comportement alimentaire de femelles *Aphidius ervi* en présence d'hôtes (chapitre 1) implique que la distance entre les hôtes et le nectar est inférieure à la distance de détection des hôtes par les parasitoïdes. Il semble en effet que les femelles *A. ervi* aient été capables de distinguer les deux distances testées entre pucerons hôtes et nectar extrafloral, car même si la différence entre ces deux distances n'est pas associée à une différence dans leur comportement alimentaire, une différence a bien été observée sur le nombre de tentatives de ponte : il était plus élevé dans la modalité de distance entre pucerons et nectar la plus élevée, même si les nombres de descendants étaient similaires. Une distance plus élevée à la source de nectar pourrait rendre plus difficile la détection de la source de nectar, et signifier pour la femelle parasitoïde un risque plus important de mourir de faim, ce qui pourrait réduire l'estimation de son espérance de vie. La femelle pondrait alors un plus grand nombre d'œufs rapidement pour maximiser le nombre de ses descendants [Takano & Takasu 2019; Fletcher et al. 1994].

Les études sur la portée spatiale des effets de différents paramètres sur le comportement d'exploitation des parasitoïdes sont difficiles à réaliser en conditions naturelles, et les conditions de laboratoire ne permettent d'étudier que des échelles réduites [Lavandero et al. 2004]. Jusqu'à maintenant, peu d'études se sont intéressées à la détermination de la distance de détection des différentes ressources trophiques par les parasitoïdes en conditions naturelles, que ce soit des sources de nectar ou des pucerons. Aartsma et al. [2019] ont récemment montré que la distance entre deux plantes infestées par des hôtes, leur distribution spatiale (i.e. si elles sont séparées ou non par une plante saine), et la distance du point de lâcher (entre 10 et 60m) influencent l'activité de parasitisme de *Cotesia glomerata* [Hymenoptera : Braconidae]. Ceux-ci parasitent plus d'hôtes lorsque la distance séparant les deux plantes infestées est courte (10m), et mettent plus de temps (24h) à parasiter des hôtes situés sur des plantes distantes de leur point de lâcher (60m) [Aartsma et al. 2019]. Cette étude souligne l'intérêt d'étudier la portée spatiale des effets liés à l'apport de ressources trophiques aux parasitoïdes, que ce soit du nectar ou des hôtes alternatifs. Elle conforte aussi le choix de la gamme de distances que nous avons testées lors de l'expérience du chapitre 2 : comparer les taux de parasitisme des pucerons des pruniers entre 2, 12, 23 et 45 mètres aurait dû nous permettre de détecter des différences si l'effet de l'inter-rang d'orge et de vesce avait été détectable. Etant donné que la taille des Aphidiinae est inférieure à celle de *Cotesia glomerata*, on aurait pu s'attendre à un plus fort effet de la distance lié à une plus faible capacité de dispersion des Aphidiinae.

Or, contrairement à notre étude en laboratoire, nos résultats sur le terrain n'ont pas mis en évidence d'effet de la distance à l'inter-rang ou de la distance entre deux cultures associées sur l'exploitation de pucerons des pruniers ou des céréales par les parasitoïdes. Cette distance a eu un effet sur les densités de pucerons dans le cas de l'étude du chapitre 3, mais qui ne peut être attribué à l'activité des parasitoïdes. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer que l'effet de la distance entre les ressources sur le parasitisme n'ait pas été détecté à travers nos études. La première hypothèse est que le nectar est non limitant, et donc que l'hypothèse de l'approvisionnement en nectar dans les systèmes testés n'a pas d'utilité sur le renforcement du fitness des parasitoïdes (voir partie 2).

La deuxième hypothèse est que les parasitoïdes s'alimentent bien des ressources en nectar, mais que cela ne génère pas d'augmentation du parasitisme à proximité. L'hypothèse récemment émise par Heimpel [2019] soutiendrait cette idée, et pourrait expliquer que nous n'ayons pas observé plus de parasitisme à proximité de l'inter-rang dans le verger ou dans des arrangements spatiaux à faible distance blé-féverole, ni une densité locale plus élevée des parasitoïdes dans ces mêmes arrangements spatiaux. Selon Heimpel, l'observation fréquente d'absence d'augmentation du parasitisme à proximité de la source de nectar pourrait être liée à une dispersion des parasitoïdes après leur prise de nourriture, pour réduire les risques de superparasitisme, de prédation, et d'hyperparasitisme qui résulteraient de l'agrégation des parasitoïdes, et qui diminueraient le *fitness* de chaque individu. Etudier le comportement des parasitoïdes après la prise de nourriture pourrait nous aider à déceler si oui ou non les parasitoïdes ont tendance à se disperser ou, au contraire, à chercher des hôtes à proximité : nous avons initié une expérience préliminaire en laboratoire pour tester un dispositif permettant de tester l'influence de la prise de nourriture (solution sucrée) sur le temps avant envol. Un autre dispositif en conditions contrôlées a été mise en place au cours de cette thèse : dans une enceinte de 1x4m, un rang central de fèves rassemble un ou plusieurs couples de parasitoïdes était entouré de 6 rangs d'orges de chaque côté. Puis les parasitoïdes sont lâchés pendant 48h dans l'enceinte, et les taux de parasitisme des pucerons des rangs d'orge à trois distances du rang central de féveroles sont estimés. Ce dispositif devrait permettre de tester l'effet de la consommation de nectar sur le parasitisme à différentes distances des sources en nectar.

3.2. Effet de la distribution spatiale des ressources trophiques sur les parasitoïdes et le parasitisme : une question d'échelle spatiale ?

Nos études (chapitres 2 et 3 principalement) n'ont pas permis d'identifier un effet positif de l'association culturale sur le contrôle biologique par les parasitoïdes de pucerons. Dans l'étude du chapitre 3, même si l'association culturale ou un arrangement spatial particulier a eu un effet significatif sur l'alimentation (ce qui reste à déterminer par des analyses futures de l'état nutritionnel des parasitoïdes), il ne semble pas avoir influencé l'activité de parasitisme des pucerons à proximité, puisque le nombre de momies dénombrées sur les plants de blé ne différait pas selon l'arrangement spatial. Pourtant, d'autres études ont bien montré un effet positif de la proximité de ressources florales sur le taux de parasitisme [Albert et al. 2017 ; Lavandero et al. 2005 ; Tylianakis et al. 2004]. Il semble que le facteur « distance à la ressource en nectar » ait un impact d'ampleur variable, selon le système cultural considéré, et peut-être aussi selon d'autres facteurs comme le type de ravageurs ciblés. Une récente étude a montré que l'association culturale en bandes entre le blé et le colza favorisait le contrôle biologique des pucerons du blé et des méligèthes du colza [Coleoptera : Nitidulidae] par les ennemis naturels [Alarcón-Segura et al. 2022]. Les auteurs ont notamment observé une augmentation du taux de parasitisme dans les associations culturales, mais n'ont pas collecté de parasitoïdes adultes et, par conséquent, n'ont pas comparé l'état nutritionnel des parasitoïdes entre les parcelles de blé-colza et les cultures pures. Les bandes testées mesuraient 27 à 36m de large, autrement dit l'échelle spatiale considérée était bien plus large que celle de nos mini-parcelles de 15m de large, et la concentration en nectar disponible bien plus élevée, et peut-être donc plus attractive pour les parasitoïdes. La concentration d'une ressource pourrait effectivement influencer l'effet de la distance à cette ressource sur les choix d'exploitation des parasitoïdes, notamment par une détection des signaux olfactifs en provenance de la forte concentration d'une même ressource [Cotes et al. 2015].

Pourtant, nos résultats concordent plutôt avec les études récentes de Jeavons et al. [2022] et de Luquet et al. [2021a], qui n'ont pas non plus observé d'effet bénéfique d'infrastructures agroécologiques comme les cultures associées ou les bandes fleuries pour les parasitoïdes et le parasitisme. Il semblerait, que l'effet de pratiques telles que l'apport de ressources en nectar aux ennemis naturels s'observe à une échelle spatiale plus large que celles que nous avons étudiées (voir 2.2.). Thies et al. [2005 & 2003] ont montré l'importance du contexte paysager, et notamment de la proportion de surfaces cultivées qui, à partir d'un certain seuil, réduit considérablement les populations de parasitoïdes, et nuit au potentiel de contrôle biologique par conservation dans les cultures avoisinantes ; ces études ont aussi révélé l'importance de la proportion de terres non cultivées sur les populations de parasitoïdes et le potentiel de parasitisme des ravageurs à des échelles assez fines, soulignant la capacité de dispersion limitée des parasitoïdes et démontrant que les niveaux trophiques supérieurs (parasitoïdes) sont plus affectés par les changements du contexte paysager, par rapport aux niveaux inférieurs (phytophages). Ces observations rejoignent l'hypothèse de paysage intermédiaire émise par Tscharrntke et al. [2012] qui suggère que l'absence d'effet de l'apport de biodiversité sur les services écosystémiques à échelle parcellaire est lié au contexte paysager : dans les paysages très complexes (avec une forte proportion de terres non cultivées), la diversité des ressources est très forte, un apport en plus d'une ressource est donc indétectable ; dans les paysages très simples, c'est au contraire le manque de consommateurs (ennemis naturels) qui rend l'apport d'une ressource vain. Ainsi, il est possible que les populations de parasitoïdes dans certains contextes agricoles soient trop faibles pour pouvoir observer un effet bénéfique de la diversification végétale par l'association culturale, ce qui expliquerait que nous n'ayons pas vu d'effet sur le contrôle biologique des pucerons à l'échelle d'étude de la parcelle ou du verger.

4. Complémentarité de l'apport en hôtes alternatifs et en nectar

Qu'elles soient séparées ou combinées en mélange total, les cultures d'avoine et de vesce en inter-rang n'ont pas eu d'effet sur la régulation des pucerons ni sur le parasitisme. Nos résultats ne montrent pas de bénéfice lié à l'apport des deux ressources complémentaires des parasitoïdes en verger. L'absence d'effet de la combinaison entre la vesce et l'avoine ou entre le blé et la féverole sur le parasitisme des pucerons ravageurs des pruniers ou des céréales est probablement liée à l'absence d'effet de chacun des deux types d'approvisionnement séparés. En ce qui concerne l'apport de nectar, il est possible, comme décrit précédemment, que les parasitoïdes n'aient pas été limités en sources glucidiques dans notre système, notamment s'ils ont consommé le miellat des pucerons. Dans l'expérience du chapitre 2, il aurait été intéressant de capturer des parasitoïdes adultes proches de chaque type de culture en inter-rang pour déterminer leur état nutritionnel et la ressource glucidique consommée, pour pouvoir davantage interpréter l'effet de l'apport en nectar sur le comportement d'alimentation des parasitoïdes (comme ce qui a été fait pour l'expérience du chapitre 3).

En ce qui concerne l'apport en hôtes alternatifs, deux hypothèses pourraient expliquer que nous n'ayons pas observé d'effet sur l'exploitation des hôtes des pruniers ou des céréales par les parasitoïdes. Ces hypothèses sont liées à une absence de transfert entre la ou les culture(s) fournissant des ressources trophiques et la culture adjacente ciblée, que ce soit en verger ou en cultures associées : -Premièrement, il se pourrait que le degré de spécificité des parasitoïdes, même chez les espèces généralistes, pouvant *a priori* attaquer plusieurs espèces d'hôtes, soit plus élevé que décrit dans la littérature [Derocles et al. 2019]. Deux raisons peuvent expliquer cela : la première est que les espèces de parasitoïdes dites généralistes sont en réalité un ensemble d'espèces cryptiques spécialisées pour une portion du spectre d'hôtes, comme le suggère Derocles et al. [2016]. La deuxième est que les parasitoïdes sont spécialisés dans l'exploitation des ressources selon l'habitat, dans notre cas entre l'inter-rang herbacé et les arbres fruitiers ou entre céréale et légumineuses, que ce soit par la difficulté de détection de signaux olfactifs entre deux hauteurs de végétation, ou pour d'autres raisons comme l'isolement reproductif. Même si, à notre connaissance, aucune étude n'a directement étudié ces possibilités de déplacement entre deux strates de végétation distinctes, Navasse et al. [2018] ont observé qu'une population de *Diaeretiella rapae* [Hymenoptera : Braconidae] originaire de zones non cultivées ne se reproduisait pas avec une population de parasitoïdes de la même espèce si ces derniers provenaient d'une culture agricole. Cela conforte donc l'idée d'un isolement reproductif, d'autant plus que les parasitoïdes femelles provenant d'une culture agricole refusaient de pondre dans des pucerons venant de zones non cultivées [Derocles et al. 2014].

- La deuxième hypothèse expliquant une absence de transfert possible est l'idée est que les préférences des parasitoïdes, innées ou acquises par l'expérience, influencent leur choix d'exploitation. Il est en effet difficile de distinguer l'effet de la distance à la ressource de l'effet de l'expérience et de l'apprentissage sur les choix d'exploitation des parasitoïdes. La '*mother knows best hypothesis*' (*preference-performance hypothesis*) s'inscrit dans un contexte d'*optimal foraging* et stipule que les femelles parasitoïdes sont capables de choisir les hôtes qui maximisent le bon développement de leur descendance [Grinpenberg et al. 2020]. De récentes observations tendent à valider cette hypothèse : les composés volatils émis par le complexe plante-hôte sont perçus par les parasitoïdes à l'état larvaire, et ont tendance à induire une fidélité à l'hôte à l'âge adulte, du fait d'une plus forte attractivité olfactive, sauf dans le cas où l'hôte est considéré comme de moindre qualité pour la survie des larves [Luquet et al. 2020 ; 2019].

Ces mécanismes limiteraient donc l'efficacité de l'apport d'hôtes alternatifs dans certains vergers (voire dans d'autres cultures), et justifieraient que la pratique d'inter-rang ne soit pas adaptée dans ce système [Nagasaka et al. 2010 ; Van Driesche et al. 2008]. Ainsi, un effet indésirable de notre expérience en verger pourrait être que les pucerons de l'inter-rang aient davantage attiré les parasitoïdes que les pucerons des vergers. Il n'est cependant pas possible de généraliser sur l'échec de l'apport d'hôtes alternatifs, puisque cette méthode a montré à plusieurs reprises qu'elle fonctionnait dans certains contextes [Chen et al. 2021 ; Payton Miller & Rebeck 2018 ; Frank 2010 ; Ohta & Honda 2010]. Toutes ces études soulignent néanmoins l'importance de cibler les espèces de parasitoïdes visées, et de faire des études préalables sur les capacités de changements d'hôtes au sein de ces espèces, ou sous-espèces ou biotypes, avant de mettre en place ce type d'aménagement.

À notre connaissance, aucune étude jusqu'à maintenant ne s'est intéressée directement au potentiel de complémentarité de l'apport de ces deux types de ressources sur la régulation de ravageurs, ce qui rend délicate l'interprétation de nos résultats. Néanmoins, Rosas-Ramos et al. [2019] ont observé que la combinaison de plusieurs types d'infrastructures écologiques (bandes herbacées, bandes fleuries, haies bocagères et haies arbustives) favorisait divers taxons d'ennemis naturels et de pollinisateurs à proximité de vignobles dans le Nord de l'Espagne, et aurait donc un effet complémentaire pour divers types d'ennemis naturels. Ils n'ont en revanche pas étudié si l'effet de ces différentes structures était additif, voire même synergique, sur les populations de chaque taxon, dont les parasitoïdes.

5. Conséquences et perspectives pour les systèmes agroécologiques

5.1. Arrangement spatial des cultures associées

Les arrangements spatiaux fins des cultures associées céréales-féverole testés dans l'expérience du chapitre 3, où la distance minimale entre les plantes des deux cultures n'excède pas l'échelle du mètre (c'est le cas des arrangements en rangs alternés, en alternance sur le rang, en mélange total, ou en bandes étroites de quelques rangs) devraient avoir un effet similaire aux résultats de l'étude du chapitre 1 sur l'alimentation des parasitoïdes et le contrôle biologique. Il est probable que les parasitoïdes aient été capables de détecter la présence d'hôtes et de nourriture dans toutes les configurations spatiales testées dans l'expérience du chapitre 3, et qu'ils aient donc adopté un comportement alimentaire avec une tendance à s'alimenter en nectar une fois par jour, dans toutes les configurations sauf dans la culture pure de blé. Or, c'est dans la culture pure de blé que l'on a retrouvé le nombre le plus élevé de pucerons momifiés pendant la saison.

Si les parasitoïdes s'alimentent sur le miellat des pucerons, un taux de parasitisme élevé dans les parcelles en culture pure peut suggérer trois hypothèses : (1) les ressources en glucides ne sont pas limitantes dans ces habitats (déjà évoqué en partie 2) ; (2) la densité en hôtes prévaut dans leur préférence d'exploitation, plutôt que la proximité des sources de nourriture sucrée ; (3) les parasitoïdes sont affectés par l'association de cultures de la même façon que les pucerons. Le deuxième point évoque la tendance des parasitoïdes à se rassembler dans les zones de densité d'hôtes élevée, et donc la possibilité que les hôtes soient plus facilement détectables que les sources de nectar, notamment par olfaction [Ives et al. 1999 ; Walde & Murdoch 1988 ; Cheke 1974]. Le troisième point implique un effet *bottom-up* de l'association de cultures, qui pourrait rendre plus difficile la localisation des hôtes par les parasitoïdes, et qui expliquerait les plus faibles nombres de pucerons parasités retrouvés dans les cultures associées dans l'étude du chapitre 3 [Smith & McSorley 2000]. Les parasitoïdes se basent énormément sur des signaux olfactifs, que ce soit à

l'échelle du paysage, de la parcelle ou de la plante [Aartsma et al. 2017 ; Webster 2012 ; Bouchard & Cloutier 1985]. Ainsi, le mélange de composés volatiles en provenance de différents complexes plantes-hôtes pourrait perturber la localisation des hôtes ou du complexe plante-hôte par les parasitoïdes, à l'échelle de la parcelle et à l'échelle de la plante, en particulier dans les arrangements avec une forte intrication des deux cultures associées comme le mélange total ou les rangs alternés.

S'il n'est pas encore démontré chez les parasitoïdes, ce mécanisme a été montré chez les phytophages, dont les pucerons [Mansion-Vaquié et al. 2019 ; Bedoussac et al. 2015]. Nos résultats sur l'effet de l'association culturale sur les pucerons de la féverole semblent soutenir l'hypothèse selon laquelle la localisation et la colonisation des pucerons est perturbée par la présence de plante non-hôte (*crop disruptive hypothesis*), car c'est dans les spatiaux arrangements à forte densité d'interface que les pucerons de la féverole étaient en plus faible densité. Ainsi, l'association culturale n'a pas favorisé la régulation des pucerons des céréales mais a eu un effet positif sur la régulation de deux espèces de pucerons récurrentes sur la féverole, *A. pisum* et *M. viciae*.

5.2. Temporalité dans l'approvisionnement en ressources trophiques à proximité des cultures d'intérêt pour les parasitoïdes.

L'hypothèse selon laquelle le nectar n'est pas limitant dans les cultures non nectarifères implique la présence abondante de miellat, ou d'autres sources de nectar provenant de la végétation spontanée, ou encore d'autres formes de libération de nourriture sucrée chez les plantes comme la guttation, une distribution temporelle assez longue, et une distribution spatiale assez régulière, pour répondre aux besoins alimentaires quotidiens des parasitoïdes, et n'est valable que pour des cultures sensibles à des attaques de pucerons ou à d'autres insectes producteurs de miellat [Singh 2016]. Elle rejoint l'hypothèse d'une dépendance au contexte agroécosystémique de l'efficacité de mesure locales pour favoriser les ennemis naturels [Jones et al. 2017 ; Tschardt et al. 2012]. En revanche, cela signifie que la nourriture sucrée est particulièrement avantageuse lorsque les hôtes ne sont pas présents dans l'environnement proche des parasitoïdes, notamment en début de saison. Jouer sur la temporalité dans l'apport de nectar (ou d'autre source de nourriture sucrée) pour favoriser les populations de parasitoïdes précoces en augmentant leur longévité reste une piste à explorer, que ce soit en cultures associées, en cultures pures, ou dans d'autres systèmes. Autrement dit, apporter des sources de nectar tôt dans la saison à proximité des cultures pourrait attirer et favoriser la survie des premiers parasitoïdes présents et ainsi leur donner l'opportunité d'attaquer les premiers ravageurs arrivant dans les cultures, en prolongeant leur vie ou en limitant la mortalité des femelles arrivant légèrement trop tôt sur la parcelle. Enfin, l'apport de nectar serait également une piste à explorer pour limiter les phénomènes de désynchronisation entre hôtes et parasitoïdes prévus en lien avec le réchauffement climatique [Wetherington et al. 2017].

En ce qui concerne l'approvisionnement en hôtes alternatifs, nous avons observé que les préférences des parasitoïdes pourraient être un frein à l'efficacité de cette pratique, que ce soit dans les cultures associées qui partagent souvent une bonne partie de la période de culture, ou dans les vergers. Ainsi, jouer sur la temporalité des deux types de cultures pourrait permettre de contrer ces effets de préférences, en mettant en place une culture associée (pour les cultures annuelles) ou des plantes-réservoirs précoces en inter-rang (pour les vergers) pour augmenter les populations de parasitoïdes avant l'arrivée des ravageurs ciblés.

5.3. Intégrer les autres ravageurs et ennemis naturels

Les caractéristiques des ressources trophiques présentes dans les agroécosystèmes (abondance, qualité, distribution spatio-temporelle) n'affectent pas seulement le modèle que nous avons choisi d'étudier, à savoir les parasitoïdes et leurs pucerons-hôtes. Si nous n'avons pas pu démontrer la validité de l'hypothèse d'approvisionnement en nectar pour les parasitoïdes de pucerons à travers nos études, de même que d'autres [Jeavons et al. 2022 ; Luquet et al. 2021a], cela ne veut pas dire qu'elle ne favorise pas le contrôle biologique d'autres types de ravageurs par les parasitoïdes, ni que d'autres catégories d'ennemis naturels ne sont pas favorisées par la proximité en nectar, voire d'autres insectes apportant des services écosystémiques dans les cultures, comme les pollinisateurs [Idris & Grafius 1995]. Les prédateurs comme les coccinelles ou les araignées ont une plus grande capacité de dispersion que les parasitoïdes, mais ils consomment également d'autres ressources que des proies, dont du nectar [Mathews et al. 2016 ; Taylor & Pfannenstiel 2008]. L'une des limites de nos études de terrain est de n'avoir pris en compte qu'une catégorie d'ennemis naturels sans tenir compte de l'effet de l'association de cultures avec les céréales ou de la culture en inter-rang en verger sur les populations de prédateurs et sur leur activité de prédation. La compétition intra-gilde entre prédateurs et parasitoïdes est considérée comme un frein potentiel au succès des parasitoïdes en tant qu'agents de contrôle biologique [Rosenheim et al. 1995]. D'autre part, des insectes comme les syrphes sont prédateurs pendant leur développement larvaire mais nectarivore à l'état adulte, et investissent leurs réserves glucides dans leur métabolisme et leur reproduction, comme les parasitoïdes : ils ont donc besoin de consommer le nectar qu'ils trouvent dans leur environnement, et notamment du nectar extrafloral [Jeavons et al. 2020 ; Klecka et al. 2018]. Enfin, les pollinisateurs, notamment des espèces d'abeilles sauvages, ont été observés à consommer du nectar extrafloral de bleuets (*Centaurea cyanus* L.), et certaines espèces de pollinisateurs sont favorisées par les bandes fleuries en bordures de parcelles [Albrecht et al. 2020 ; Jeavons et al. 2020].

La diversification végétale par l'intermédiaire des cultures associées a donc un impact sur la totalité de la communauté d'insectes, et modifier les interactions entre les différents niveaux trophiques (prédation, hyperparasitisme) mais aussi au sein des niveaux trophiques (compétition, prédation intragilde). Ainsi, l'identification des autres insectes collectés lors de l'expérience sur les arrangements spatiaux des cultures associées nous permettra peut-être de tirer des conclusions positives de l'effet de l'association culturale (i.e. de la diversification culturale) et de la réduction de la distance entre espèces végétales à travers l'arrangement spatial, sur d'autres catégories d'insectes.

6. Conclusion

Cette thèse a permis d'explorer chez des organismes dont le succès reproducteur dépend fortement de leur efficacité à exploiter les ressources trophiques, l'adaptation du comportement d'exploitation en fonction de la disponibilité et de leur distribution spatiale des ressources. Ces organismes, les hyménoptères parasitoïdes, contribuent de plus fortement au service écosystémique de régulation des ravageurs dans les agroécosystèmes. Nos résultats ne révèlent pas d'effet bénéfique des cultures associées sur l'amélioration de l'exploitation des ressources et l'augmentation du succès reproducteur des parasitoïdes, et ne valident donc pas l'hypothèse d'approvisionnement en nectar. Cette inefficacité des pratiques agroécologiques visant à améliorer le contrôle biologique des ravageurs en favorisant les parasitoïdes par l'aménagement spatial de leurs ressources trophiques au sein des parcelles pourrait être due à de très faibles populations de parasitoïdes présentes spontanément, ou à une disponibilité en ressources trophiques non limitante en l'absence d'aménagement.

Les travaux de la thèse se sont portés exclusivement sur les parasitoïdes et leurs ressources trophiques, et ce sur une échelle de temps assez restreinte. D'autres ressources sont utilisées par les parasitoïdes, comme des refuges pour la protection contre diverses perturbations biotiques, abiotiques ou anthropiques (e.g. : vent fort, passage de l'hiver, prédateurs, labour, traitements phytosanitaires) : l'étude de l'effet de la distribution spatiale et temporelle de ces ressources sont souvent négligées au profit des ressources trophiques, qui ont un impact direct sur le succès reproducteur des parasitoïdes. Tenir davantage compte du contexte paysager autour des parcelles agricoles, notamment des infrastructures écologiques apportant des ressources aux ennemis naturels, nous aidera peut-être à distinguer des patrons favorisant l'activité des ennemis naturels dans les cultures agricoles. La découverte de ces patrons nous permettra, d'une part, de prédire et de concevoir des associations permettant d'optimiser les services de régulation des ravageurs qu'apportent les populations spontanées d'ennemis naturels. D'autre part, tenir compte des connaissances déjà acquises nous aidera à mieux sélectionner les associations culturales à tester ou à évaluer afin d'observer leur effet sur les populations d'insectes qui peuplent les milieux agricoles, qu'ils soient bénéfiques comme les pollinisateurs ou les ennemis naturels, ou ravageurs. L'association céréale-légumineuse présente de nombreux atouts, surtout en agriculture biologique, mais peut-être n'est-ce pas la combinaison optimale pour étudier la régulation de ravageurs comme les pucerons du fait de la production de miellat de ces derniers.

Comme dans toute étude, il y a un degré d'incertitude lié aux résultats obtenus pendant ces expériences, induit par des biais non contrôlés par les expérimentateurs, qui peuvent être liés à la méthodologie adoptée, ou à des paramètres environnementaux inhérents à l'année d'expérimentation (e.g.: mauvaise germination des parcelles expérimentales, faible infestation du ravageur ciblé) ou à la zone géographique du lieu d'expérimentation ou encore aux modèles biologiques étudiés. Ces paramètres ne peuvent tout simplement pas tous être pris en compte par les analyses, et c'est par la répétition d'études de même nature (testant des paramètres ou des combinaisons de paramètres similaires), ainsi que l'accumulation et la confrontation de données de terrain et de laboratoire, que l'on pourra ensuite extrapoler et généraliser sur des phénomènes biologiques ou écologiques liés au comportement d'exploitation des ressources par les organismes, et que la communauté scientifique parviendra à améliorer sa compréhension des effets des différentes pratiques agroécologiques sur les communautés de ravageurs et d'ennemis naturels, et des interactions entre les différents niveaux trophiques. Ainsi, ces pratiques pourront être optimisées pour pouvoir s'extraire de plus en plus de notre dépendance aux produits phytosanitaires, et pour développer une agriculture écologiquement intensive.

BIBLIOGRAPHIE

- Aartsma Y, Bianchi FJJA, van der Werf W, Poelman EH & Dicke M (2017) Herbivore-induced plant volatiles and tritrophic interactions across spatial scales. *New Phytologist* 216:1054–1063.
- Aartsma Y, Cusumano A, Fernández de Bobadilla M, Rusman Q, Vosteen I & Poelman EH (2019) Understanding insect foraging in complex habitats by comparing trophic levels: insights from specialist host-parasitoid-hyperparasitoid systems. *Current Opinion in Insect Science* 32:54–60.
- Alarcón-Segura V, Grass I, Breustedt G, Rohlf M & Tscharrntke T (2022) Strip-intercropping of wheat and oilseed rape enhances biodiversity and biological pest control in a conventionally managed farm scenario. *Journal of Applied Ecology*:1365-2664.14161.
- Albert L, Franck P, Gilles Y & Plantegenest M (2017) Impact of Agroecological Infrastructures on the Dynamics of *Dysaphis plantaginea* (Hemiptera: Aphididae) and Its Natural Enemies in Apple Orchards in Northwestern France. *Environmental Entomology* 46:528–537.
- Albrecht M, Kleijn D, Williams NM, Tschumi M, Blaauw BR, Bommarco R, Campbell AJ, Dainese M, Drummond FA, Entling MH, 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 DA, Loeb GM, Marini L, Mc KERchar M, Morandin L, Pfister SC, Potts SG, Rundlöf M, Sardiñas H, Sciligo A, Thies C, Tscharrntke T, Venturini E, Veromann E, Vollhardt IMG, Wäckers F, Ward K, Westbury DB, Wilby A, Woltz M, Wratten S & Sutter L (2020) The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis (R Irwin, Ed. by). *Ecology Letters* 23:1488–1498.
- Altieri MA, Funes-Monzote FR & Petersen P (2012) Agroecologically efficient agricultural systems for smallholder farmers: contributions to food sovereignty. *Agronomy for Sustainable Development* 32:1–13.
- Altieri MA & Whitcomb WH (1980) Weed manipulation for insect pest management in corn. *Environmental Management* 4:483–489.
- Amat I, Besnard S, Foray V, Pelosse P, Bernstein C & Desouhant E (2012) Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecological Entomology* 37:480–489.
- Andersson P, Löfstedt C & Hambäck PA (2013) How insects sense olfactory patches - the spatial scaling of olfactory information. *Oikos* 122:1009–1016.
- Andow D (1983) The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with particular reference to wheat and cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 9:25–35.
- Andrews DJ & Kassam AH (1976) The Importance of Multiple Cropping in Increasing World Food Supplies. ASA Special Publications. (ed by RI Papendick, PA Sanchez & GB Triplett) American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp 1–10.
- Ayelo PM, Yusuf AA, Chailleux A, Mohamed SA, Pirk CWW & Deletre E (2022) Chemical Cues From Honeydew and Cuticular Extracts of *Trialeurodes Vaporariorum* Serve as Kairomones for The Parasitoid *Encarsia Formosa*. *Journal of Chemical Ecology*.

- Azzouz H, Giordanengo P, Wäckers FL & Kaiser L (2004) Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 31:445–452.
- Baggen LR & Gurr GM (1998) The Influence of Food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the Use of Flowering Plants as a Habitat Management Tool to Enhance Biological Control of Potato Moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* 11:9–17.
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM & Sims PL (1996) Mechanisms That Result in Large Herbivore Grazing Distribution Patterns. *Journal of range management* 49:386–400.
- Bailey DW & Provenza FD (2008) Mechanisms Determining Large-Herbivore Distribution. *Resource Ecology*. (ed by HHT Prins & F Van Langevelde) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 7–28.
- Balmer O, Pfiffner L, Schied J, Willareth M, Leimgruber A, Luka H & Traugott M (2013) Noncrop flowering plants restore top-down herbivore control in agricultural fields. *Ecology and Evolution* 3:2634–2646.
- Banks SC, Dujardin M, McBurney L, Blair D, Barker M & Lindenmayer DB (2011) Starting points for small mammal population recovery after wildfire: recolonisation or residual populations? *Oikos* 120:26–37.
- Banks JE & Gagic V (2016) Aphid parasitoids respond to vegetation heterogeneity but not to fragmentation scale: An experimental field study. *Basic and Applied Ecology* 17:438–446.
- Bedoussac L, Journet E-P, Hauggaard-Nielsen H, Naudin C, Corre-Hellou G, Jensen ES, Prieur L & Justes E (2015) Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35:911–935.
- Beillouin D, Ben-Ari T, Malézieux E, Seufert V & Makowski D (2021) Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology* 27:4697–4710.
- Bell WJ (1990a) *Searching Behaviour: The behavioural ecology of finding resources* (DM Broom & PW Colgan, Ed. by). Chapman and Hall, New York.
- Bell WJ (1990b) *Searching Behavior Patterns in Insects*. *Annual Review of Entomology* 35:447–467.
- Bellows TS & Fisher TW (Ed by) (1999) *Handbook of Biological control*.
- Benelli G, Giunti G, Tena A, Desneux N, Caselli A & Canale A (2017) The impact of adult diet on parasitoid reproductive performance. *Journal of Pest Science* 90:807–823.
- Ben-Issa R, Gomez L & Gautier H (2017) Companion Plants for Aphid Pest Management. *Insects* 8:112.
- Berndt LA, Wratten SD & Hassan PG (2002) Effects of buckwheat flowers on leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a New Zealand vineyard. *Agricultural and Forest Entomology* 4:39–45.
- Bernstein C & Jervis M (2008) Food-Searching in Parasitoids: The Dilemma of Choosing between ‘Immediate’ or Future Fitness Gains. *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*. (ed by

Eric Wajnberg, C Bernstein & J van Alphen) Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp 129–171.

- Bernstein C, Kacelnik A & Krebs JR (1991) Individual Decisions and the Distribution of Predators in a Patchy Environment. II. The Influence of Travel Costs and Structure of the Environment. *The Journal of Animal Ecology* 60:205.
- Bianchi FJJA & Wäckers FL (2008) Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control* 46:400–408.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351–354.
- Bigger DS & Chaney WE (1998) Effects of *Iberis umbellata* (Brassicaceae) on Insect Pests of Cabbage and on Potential Biological Control Agents. *Environmental Entomology* 27:161–167.
- Bischoff A, Pollier A, Lamarre E, Salvadori O, Cortesero A-M, Le Ralec A, Tricault Y & Jaloux B (2016) Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on Brassica oleracea crop herbivory. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223:135–143.
- Boggs CL (1992) Resource Allocation: Exploring Connections between Foraging and Life History. *Functional Ecology* 6:508.
- Boivin G, Hance T & Brodeur J (2012) Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science* 92:1–12.
- Bouchard Y & Cloutier C (1985) Role of olfaction in host finding by aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Chemical Ecology* 11:801–808.
- Bourdais D & Hance T (2019) Consequence of emergence pattern on inbreeding risk in the aphid parasitoid *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae). *Chronobiology International* 36:838–850.
- Bouws H & Finckh MR (2008) Effects of strip intercropping of potatoes with non-hosts on late blight severity and tuber yield in organic production. *Plant Pathology* 57:916–927.
- Brennan EB (2013) Agronomic aspects of strip intercropping lettuce with alyssum for biological control of aphids. *Biological Control* 65:302–311.
- Brennan EB (2016) Agronomy of strip intercropping broccoli with alyssum for biological control of aphids. *Biological Control* 97:109–119.
- Brewer MJ & Elliott NC (2004) Biological Control of Cereal Aphids in North America and Mediating Effects of Host Plant and Habitat Manipulations. *Annual Review of Entomology* 49:219–242.
- Brooker RW, Bennett AE, Cong W-F, Daniell TJ, George TS, Hallett PD, Hawes C, Iannetta PPM, Jones HG, Karley AJ, Li L, McKenzie BM, Pakeman RJ, Paterson E, Schöb C, Shen J, Squire G, Watson CA, Zhang C, Zhang F, Zhang J & White PJ (2015) Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist* 206:107–117.
- Brooker Klugh A (1927) Ecology of the Red Squirrel. *Journal of Mammalogy* 8:1.

- Brown MW & Mathews CR (2008) Conservation biological control of spirea aphid, *Aphis spiraeicola* (Hemiptera: Aphididae) on apple by providing natural alternative food resources. *European Journal of Entomology* 105:537–540.
- Bryson-Morrison N, Matsuzawa T & Humle T (2016) Chimpanzees in an anthropogenic landscape: Examining food resources across habitat types at Bossou, Guinea, West Africa: Chimpanzees in an Anthropogenic Landscape. *American Journal of Primatology* 78:1237–1249.
- Budenberg WJ (1990) Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 55:139–148.
- Budenberg WJ, Powell W & Clark SJ (1992) The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 63:259–264.
- Bugg RL, Ellis RT & Carlson RW (1989) Ichneumonidae (Hymenoptera) Using Extrafloral Nectar of Faba Bean (*Vicia Faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biological Agriculture & Horticulture* 6:107–114.
- Burger JMS, Reijnen TM, van Lenteren JC & Vet LEM (2004) Host feeding in insect parasitoids: why destructively feed upon a host that excretes an alternative? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 112:207–215.
- Callahan HS, Maughan H & Steiner UK (2008) Phenotypic Plasticity, Costs of Phenotypes, and Costs of Plasticity. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133:44–66.
- Cameron PJ, Powell W & Loxdale HD (1984) Reservoirs for *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphididae), a polyphagous parasitoid of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research* 74:647–656.
- Casas J, Driessen G, Mandon N, Wielaard S, Desouhant E, Christides JP & Bernstein C (2003) Energy dynamics in a parasitoid foraging in the wild. *Journal of Animal Ecology* 72:691–697.
- Cheke RA (1974) Experiments on the Effect of Host Spatial Distribution on the Numerical Response of Parasitoids. *The Journal of Animal Ecology* 43:107.
- Chen X, Jaworski CC, Dai H, Liang Y, Guo X, Wang S, Zang L-S & Desneux N (2021) Combining Banker Plants To Achieve High Pest Control Efficiency In Multi-Pest, Multi-Natural Enemy Cropping Systems. In Review.
- Choi M-Y, Roitberg BD, Shani A, Raworth DA & Lee G-H (2004) Olfactory response by the aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* to honeydew from green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111:37–45.
- Concepción ED, Díaz M, Kleijn D, Báldi A, Batáry P, Clough Y, Gabriel D, Herzog F, Holzschuh A, Knop E, Marshall EJP, Tscharntke T & Verhulst J (2012) Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management: Landscape constrains the effectiveness of local management. *Journal of Applied Ecology*:no-no.
- Corbett A & Plant RE (1993) Role of Movement in the Response of Natural Enemies to Agroecosystem Diversification: A Theoretical Evaluation. *Environmental Entomology* 22:519–531.
- Corley JC, Villacide JM & van Nouhuys S (2010) Patch Time Allocation by a Parasitoid: The Influence of Con-specifics, Host Abundance and Distance to the Patch. *Journal of Insect Behavior* 23:431–440.

- Cotes B, Rännbäck L-M, Björkman M, Norli HR, Meyling NV, Rämert B & Anderson P (2015) Habitat selection of a parasitoid mediated by volatiles informing on host and intraguild predator densities. *Oecologia* 179:151–162.
- Damien M, Barascou L, Ridet A, Van Baaren J & Le Lann C (2019) Food or host: do physiological state and flower type affect foraging decisions of parasitoids? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73:156.
- Davey JT (1956) The seasonal migrations and dynamics of populations of the African migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Fairmaire) in the outbreak area [Orth.]. *Bulletin de la Société entomologique de France* 61:18–24.
- De Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW, Alborn HT & Tumlinson JH (1998) Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393:570–573.
- Derocles SAP, Le Ralec A, Besson MM, Maret M, Walton A, Evans DM & Plantegenest M (2014) Molecular analysis reveals high compartmentalization in aphid-primary parasitoid networks and low parasitoid sharing between crop and noncrop habitats. *Molecular Ecology* 23:3900–3911.
- Derocles SAP, Navasse Y, Buchard C, Plantegenest M & Le Ralec A (2019) “Generalist” Aphid Parasitoids Behave as Specialists at the Agroecosystem Scale. *Insects* 11:6.
- Derocles SAP, Plantegenest M, Rasplus J-Y, Marie A, Evans DM, Lunt DH & Le Ralec A (2016) Are generalist Aphidiinae (Hym. Braconidae) mostly cryptic species complexes?: Are generalist Aphidiinae cryptic species complexes? *Systematic Entomology* 41:379–391.
- Desouhant E, Driessen G, Amat I & Bernstein C (2005) Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Animal Behaviour* 70:145–152.
- Desouhant E, Driessen G, Lapchin L, Wielaard S & Bernstein C (2003) Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology* 28:257–267.
- Desouhant E, Lucchetta P, Giron D & Bernstein C (2010) Feeding activity pattern in a parasitic wasp when foraging in the field. *Ecological Research* 25:419–428.
- van Doorn WG & van Meeteren (2003) Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany* 54:1801–1812.
- Du Y, Poppy GM, Powell W & Wadhams LJ (1997) Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* 10:509–522.
- Dunning JB, Danielson BJ & Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169.
- Ebeling A, Klein A-M, Schumacher J, Weisser WW & Tschardt T (2008) How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117:1808–1815.
- Eggleton P & Belshaw R (1993) Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biological Journal of the Linnean Society* 48:213–226.
- Eggleton P & Gaston KJ (1990) “Parasitoid” Species and Assemblages: Convenient Definitions or Misleading Compromises? *Oikos* 59:417.

- Emlen JM (1966) The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist* 100:611–617.
- EOCHE-BOSY D, OUTREMAN Y, OLIVEIRA ANDRADE T, KRESPI L & VAN BAAREN J (2016) Seasonal variations of host resources influence foraging strategy in parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 161:11–19.
- FADAMIRO HY & HEIMPEL GE (2001) Effects of Partial Sugar Deprivation on Lifespan and Carbohydrate Mobilization in the Parasitoid *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:909–916.
- FELLOWES MDE, VAN ALPHEN JJM & JERVIS MA (2007) Foraging Behaviour. *Insects As Natural Enemies*. (ed by MA Jervis) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 1–71.
- FERRARI N & WEBER JM (1995) Influence of the abundance of food resources on the feeding habits of the red fox, *Vulpes vulpes*, in western Switzerland. *Journal of Zoology* 236:117–129.
- FERRER M & NEGRO JJ (2004) The Near Extinction of Two Large European Predators: Super Specialists Pay a Price. *Conservation Biology* 18:344–349.
- FINCH S & COLLIER RH (2012) The influence of host and non-host companion plants on the behaviour of pest insects in field crops: Influence of host and non-host plants on insect behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 142:87–96.
- FLETCHER JP, HUGHES JP & HARVEY IF (1994) Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 258:163–167.
- FORBES AA, POWELL THQ, STELINSKI LL, SMITH JJ & FEDER JL (2009) Sequential Sympatric Speciation Across Trophic Levels. *Science* 323:776–779.
- FRANK SD (2010) Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biological Control* 52:8–16.
- FRÜND J, LINSENMAIR KE & BLÜTHGEN N (2010) Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* 119:1581–1590.
- GATHMANN A & TSCHARNTKE T (2002) Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71:757–764.
- GÉNEAU CE, WÄCKERS FL, LUKA H & BALMER O (2013) Effects of extrafloral and floral nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: Olfactory attractiveness and parasitization rates. *Biological Control* 66:16–20.
- GILBERT F & JERVIS M (1998) Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* 63:495–535.
- GILLESPIE MAK, GURR GM & WRATTEN SD (2016) Beyond nectar provision: the other resource requirements of parasitoid biological control agents. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 159:207–221.
- GIUNTI G, CANALE A, MESSING RH, DONATI E, STEFANINI C, MICHAUD JP & BENELLI G (2015) Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biological Control* 90:208–219.

- Godfray, H.C.J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.
- Gomes E, Rey B, Débias F, Amat I & Desouhant E (2021) Dealing with host and food searching in a diurnal parasitoid: consequences of light at night at intra- and trans-generational levels. *Insect Conservation and Diversity* 14:235–246.
- Goyret J, Markwell PM & Raguso RA (2007) The effect of decoupling olfactory and visual stimuli on the foraging behavior of *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 210:1398–1405.
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M & Roslin T (2010) A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13:383–393.
- Gu H & Dorn S (2000) Genetic Variation in Behavioral Response to Herbivore-Infested Plants in the Parasitic Wasp, *Cotesia glomerata* (L.) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* 13:141–156.
- Gurr GM, Wratten SD & Barbosa P (2000) Success in Conservation Biological Control of Arthropods. *Biological Control: Measures of Success*. (ed by G Gurr & S Wratten) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 105–132.
- Gurr GM, Wratten SD & Luna JM (2003) Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4:107–116.
- Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Knops JMH & Tilman D (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12:1029–1039.
- Hall DG & Nguyen R (2010) Toxicity of pesticides to *Tamarixia radiata*, a parasitoid of the Asian citrus psyllid. *BioControl* 55:601–611.
- Harvey JA, Harvey IF & Thompson DJ (1994) Flexible Larval Growth Allows Use of a Range of Host Sizes by a Parasitoid Wasp. *Ecology* 75:1420–1428.
- Hauggaard-Nielsen H & Jensen ES (2005) Facilitative Root Interactions in Intercrops. *Plant and Soil* 274:237–250.
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16:191–200.
- Heil M (2015) Extrafloral Nectar at the Plant-Insect Interface: A Spotlight on Chemical Ecology, Phenotypic Plasticity, and Food Webs. *Annual Review of Entomology* 60:213–232.
- Heimpel GE (2019) Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological control. *Biological Control* 132:36–41.
- Heimpel GE & Collier TR (1996) The Evolution of Host-Feeding Behaviour in Insect Parasitoids. *Biological Reviews* 71:373–400.
- Heimpel GE & Jervis MA (2005) Does floral nectar improve biological control by parasitoids? Plant-Provided Food for Carnivorous Insects. (ed by FL Wäckers, PCJ van Rijn & J Bruin) 1st edn. Cambridge University Press, pp 267–304.
- Heimpel G, Lee J, Wu Z, Weiser L, Wäckers F & Jervis M (2004) Gut sugar analysis in field-caught parasitoids: Adapting methods originally developed for biting flies. *International Journal of Pest Management* 50:193–198.

- Heimpel GE & Mills NJ (2017) *Biological Control: Ecology and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hengeveld GM, van Langevelde F, Groen TA & de Knecht HJ (2009) Optimal Foraging for Multiple Resources in Several Food Species. *The American Naturalist* 174:102–110.
- Henry LM, Roitberg BD & Gillespie DR (2008) Host-Range Evolution in *Aphidius* parasitoids: Fidelity, Virulence and Fitness Trade-offs on an Ancestral Host. *Evolution* 62:689–699.
- Herz A, Cahenzli F, Penvern S, Pfiffner L, Tasin M & Sigsgaard L (2019) Managing Floral Resources in Apple Orchards for Pest Control: Ideas, Experiences and Future Directions. *Insects* 10:247.
- Himmelstein J, Ares A, Gallagher D & Myers J (2017) A meta-analysis of intercropping in Africa: impacts on crop yield, farmer income, and integrated pest management effects. *International Journal of Agricultural Sustainability* 15:1–10.
- Hogervorst PAM, Wäckers FL & Romeis J (2007) Detecting nutritional state and food source use in field-collected insects that synthesize honeydew oligosaccharides. *Functional Ecology* 21:936–946.
- Hooks CRR & Johnson MW (2003) Impact of agricultural diversification on the insect community of cruciferous crops. *Crop Protection* 22:223–238.
- Hopcraft JGC, Olf H & Sinclair ARE (2010) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25:119–128.
- Hopper KR, Oppenheim SJ, Kuhn KL, Lanier K, Hoelmer KA, Heimpel GE, Meikle WG, O’Neil RJ, Voegtlin DG, Wu K, Woolley JB & Heraty JM (2019) Counties not countries: Variation in host specificity among populations of an aphid parasitoid. *Evolutionary Applications* 12:815–829.
- Houston AI, Stephens PA, Boyd IL, Harding KC & McNamara JM (2007) Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies. *Behavioral Ecology* 18:241–250.
- Hufnagel J, Reckling M & Ewert F (2020) Diverse approaches to crop diversification in agricultural research. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 40:14.
- Hunt, J. & Hodgson, D. (2010) What is fitness, and how do we measure it? *Evolutionary behavioral ecology* 46:70.
- Ichiki RT, Kainoh Y, Yamawaki Y & Nakamura S (2011) The parasitoid fly *Exorista japonica* uses visual and olfactory cues to locate herbivore-infested plants: Visual and olfactory cues used by *Exorista japonica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 138:175–183.
- Idris AB & Grafius E (1995) Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology* 24:1726–1735.
- Isaksson C, Hanson MA & Burdge GC (2015) The effects of spatial and temporal ecological variation on fatty acid compositions of wild great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 46:245–253.

- Ives AR, Schooler SS, Jagar VJ, Knuteson SE, Grbic M & Settle WH (1999) Variability and Parasitoid Foraging Efficiency: A Case Study of Pea Aphids and *Aphidius ervi*. *The American Naturalist* 154:652–673.
- Jacob HS & Evans EW (2001) Influence of Food Deprivation on Foraging Decisions of the Parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:605–611.
- Jamont M, Crépellière S & Jaloux B (2013) Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control* 65:271–277.
- Jamont M, Dubois-Pot C & Jaloux B (2014) Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology* 15:151–160.
- Jeavons E, Baaren J, Le Ralec A, Buchard C, Duval F, Llopis S, Postic E & Le Lann C (2022) Third and fourth trophic level composition shift in an aphid–parasitoid–hyperparasitoid food web limits aphid control in an intercropping system. *Journal of Applied Ecology* 59:300–313.
- Jeavons E, van Baaren J & Le Lann C (2020) Resource partitioning among a pollinator guild: A case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure. *Acta Oecologica* 104:103527.
- Jervis M (1998) Functional and evolutionary aspects of mouthpart structure in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 63:461–493.
- Jervis MA, Heimpel GE, Ferns PN, Harvey JA & Kidd NAC (2001) Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny.” *Journal of Animal Ecology* 70:442–458.
- Jervis MA & Kidd NAC (1986) Host-feeding strategies of hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews*.
- Jervis MA, Kidd NAC, Fitton MG, Huddleston T & Dawah HA (1993) Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History* 27:67–105.
- Jha S, Stefanovich L & Kremen C (2013) Bumble bee pollen use and preference across spatial scales in human-altered landscapes: Bumble bee pollen usage and preference. *Ecological Entomology* 38:570–579.
- Johansen CA (1977) Pesticides and Pollinators. *Annual Review of Entomology* 22:177–192.
- Jones IM, Koptur S & von Wettberg EJ (2017) The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence (S Diamond, Ed. by). *Journal of Applied Ecology* 54:489–499.
- Jönsson KI (1997) Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos* 78:57.
- Katayama N, Hembry DH, Hojo MK & Suzuki N (2013) Why do ants shift their foraging from extrafloral nectar to aphid honeydew? *Ecological Research* 28:919–926.
- Katayama N & Suzuki N (2003) Changes in the Use of Extrafloral Nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae) and Honeydew of Aphids by Ants with Increasing Aphid Density. *Annals of the Entomological Society of America* 96:579–584.
- Kerr JT & Currie DJ (1995) Effects of Human Activity on Global Extinction Risk. *Conservation Biology* 9:1528–1538.

- Khan Z (1997) Intercropping increases parasitism of pests. *Nature* 388:631–631.
- Kielty JP, Allen-Williams LJ, Underwood N & Eastwood EA (1996) Behavioral responses of three species of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) to olfactory cues associated with prey and habitat. *Journal of Insect Behavior* 9:237–250.
- Kihwele ES, Mchomvu V, Owen-Smith N, Hetem RS, Hutchinson MC, Potter AB, Olf H & Veldhuis MP (2020) Quantifying water requirements of African ungulates through a combination of functional traits. *Ecological Monographs* 90.
- Kishinevsky M, Keasar T, Harari AR & Chiel E (2017) A comparison of naturally growing vegetation vs. border-planted companion plants for sustaining parasitoids in pomegranate orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 246:117–123.
- Klecka J, Hadrava J, Biella P & Akter A (2018) Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ* 6:e6025.
- König K, Krimmer E, Brose S, Gantert C, Buschlüter I, König C, Klopstein S, Wendt I, Baur H, Krogmann L & Steidle JLM (2015) Does early learning drive ecological divergence during speciation processes in parasitoid wasps? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20141850.
- Koptur S (1989) Is extrafloral nectar production an inducible defense? *Evolutionary ecology of plants*. (ed by J Bock & J Linhart) Boulder, CO: Westview Press. pp 323–339.
- Koptur S (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants.
- Koptur S & Lawton JH (1988) Interactions among Vetches Bearing Extrafloral Nectaries, their Biotic Protective Agents, and Herbivores. *Ecology* 69:278–283.
- Krauze-Gryz & Gryz (2015) Red squirrel diet.
- Kugimiya S, Shimoda T, Wajnberg E, Uefune M & Takabayashi J (2010) Host-searching responses to herbivory-associated chemical information and patch use depend on mating status of female solitary parasitoid wasps. *Ecological Entomology* 35:279–286.
- Landis DA, Menalled FD, Costamagna AC & Wilkinson TK (2005) Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science* 53:902–908.
- Landis DA, Wratten SD & Gurr GM (2000) Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175–201.
- Latty T & Beekman M (2009) Food quality affects search strategy in the acellular slime mould, *Physarum polycephalum*. *Behavioral Ecology* 20:1160–1167.
- Lavandero B, Wratten S, Hagler J & Jervis M (2004) The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management* 50:147–151.
- Lavandero B, Wratten S, Shishehbor P & Worner S (2005) Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biological Control* 34:152–158.
- Leather SR, Walters KFA & Bale JS (1995) *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press.

- Lee JC, Andow DA & Heimpel GE (2006) Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecological Entomology* 31:470–480.
- Lee JC & Heimpel GE (2007) Sugar feeding reduces short-term activity of a parasitoid wasp. *Physiological Entomology* 32:99–103.
- Lee JC & Heimpel GE (2008) Effect of floral nectar, water, and feeding frequency on *Cotesia glomerata* longevity. *BioControl* 53:289–294.
- Lee JC, Heimpel GE & Leibe GL (2004) Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111:189–199.
- Lenaerts M, Abid L, Paulussen C, Goelen T, Wäckers F, Jacquemyn H & Lievens B (2016) Adult Parasitoids of Honeydew-Producing Insects Prefer Honeydew Sugars to Cover their Energetic Needs. *Journal of Chemical Ecology* 42:1028–1036.
- Leroy PD, Sabri A, Heuskin S, Thonart P, Lognay G, Verheggen FJ, Francis F, Brostaux Y, Felton GW & Haubruge E (2011) Microorganisms from aphid honeydew attract and enhance the efficacy of natural enemies. *Nature Communications* 2:348.
- Letourneau DK, Armbrecht I, Rivera BS, Lerma JM, Carmona EJ, Daza MC, Escobar S, Galindo V, Gutiérrez C, López SD, Mejía JL, Rangel AMA, Rangel JH, Rivera L, Saavedra CA, Torres AM & Trujillo AR (2011) Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9–21.
- Lewis WJ, Stapel JO, Cortesero AM & Takasu K (1998) Understanding How Parasitoids Balance Food and Host Needs: Importance to Biological Control. *Biological Control* 11:175–183.
- Lewis WJ & Takasu K (1990) Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Letters to nature* 348:635–636.
- Lightle D, Ambrosino M & Lee JC (2010) Sugar in moderation: sugar diets affect short-term parasitoid behaviour. *Physiological Entomology* 35:179–185.
- Liu Y-Q, Bernstein C & Thiel A (2009) Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1459–1469.
- Lu Z-X, Zhu P-Y, Gurr GM, Zheng X-S, Read DMY, Heong K-L, Yang Y-J & Xu H-X (2014) Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture: Flowering plants benefit natural enemies. *Insect Science* 21:1–12.
- Luff ML (1978) Diel activity patterns of some field Carabidae. *Ecological Entomology* 3:53–62.
- Luquet M, Moulin C, Cortesero A-M, Anton S & Jaloux B (2020) Early experience influences several steps of the host selection process differentially in *Aphidius ervi* (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 23:1235–1240.
- Luquet M, Peñalver-Cruz A, Satour P, Anton S, Cortesero A-M, Lavandero B & Jaloux B (2021a) Aphid honeydew may be the predominant sugar source for *Aphidius* parasitoids even in nectar-providing intercrops. *Biological Control* 158:104596.
- Luquet M, Parisey N, Hervé M, Desouhant E, Cortesero A, Peñalver-Cruz A, Lavandero B, Anton S & Jaloux B (2021b) Inferring insect feeding patterns from sugar profiles: a comparison of statistical methods. *Ecological Entomology* 46:19–32.

- Luquet M, Tritto O, Cortesero A-M, Jaloux B & Anton S (2019) Early Olfactory Environment Influences Antennal Sensitivity and Choice of the Host-Plant Complex in a Parasitoid Wasp. *Insects* 10:127.
- Lynch JP & Brown KM (2001) Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil* 237:225–237.
- Ma K-Z, Hao S-G, Zhao H-Y & Kang L (2007) Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119:49–52.
- Ma J & Levin SA (2006) The Evolution of Resource Adaptation: How Generalist and Specialist Consumers Evolve. *Bulletin of Mathematical Biology* 68:1111–1123.
- MacArthur RH & Pianka ER (1966) An optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603–609.
- MacLeod A, Wratten SD, Sotherton NW & Thomas MB (2004) “Beetle banks” as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. *Agricultural and Forest Entomology* 6:147–154.
- Malézieux, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, Rapidel B, de Tourdonnet S & Valantin-Morison M (2009) Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models: A Review. *Sustainable Agriculture*. (ed by E Lichtfouse, M Navarrete, P Debaeke, V Souchère & C Alberola) Springer Dordrecht Heidelberg London New York. pp 329–353.
- Mansion-Vaquié A, Ferrer A, Ramon-Portugal F, Wezel A & Magro A (2019) Intercropping impacts the host location behaviour and population growth of aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata:eea.12848*.
- Marcarelli AM, Baxter CV, Mineau MM & Hall RO (2011) Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology* 92:1215–1225.
- Mathews CR, Brown MW & Bottrell DG (2007) Leaf Extrafloral Nectaries Enhance Biological Control of a Key Economic Pest, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae), in Peach (Rosales: Rosaceae). *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY* 36:7.
- Mathews CR, Brown MW & Wäckers FL (2016) Comparison of Peach Cultivars for Provision of Extrafloral Nectar Resources to *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 45:649–657.
- Messing RH & Rabasse JM (1995) Oviposition behaviour of the polyphagous aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52:13–17.
- Michaud JP & Mackauer M (1994) The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps: I. Comparison between three *Aphidius* parasitoids of the pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 70:273–283.
- Mills NJ (2001) Factors influencing top-down control of insect pest populations in biological control systems. *Basic and Applied Ecology* 2:323–332.
- Mills NJ & Getz WM (1996) Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling* 92:121–143.

- Milstead WB, Meserve PL, Campanella A, Previtali MA, Kelt DA & Gutiérrez JR (2007) Spatial Ecology of Small Mammals in North-central Chile: Role of Precipitation and Refuges. *Journal of Mammalogy* 88:1532–1538.
- Mondor EB & Addicott JF (2003) Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*. *Ecology Letters* 6:495–497.
- Muoneke CO & Asiegbu JE (1997) Effect of Okra Planting Density and Spatial Arrangement in Intercrop with Maize on the Growth and Yield of the Component Species. *Journal of Agronomy and Crop Science* 179:201–207.
- Murphy BC, Rosenheim JA, Dowell RV & Granett J (1998) Habitat diversification tactic for improving biological control: parasitism of the western grape leafhopper. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 87:225–235.
- Murren CJ, Auld JR, Callahan H, Ghalambor CK, Handelsman CA, Heskell MA, Kingsolver JG, Maclean HJ, Masel J, Maughan H, Pfennig DW, Relyea RA, Seiter S, Snell-Rood E, Steiner UK & Schlichting CD (2015) Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity* 115:293–301.
- Muschler RG (2001) Shade improves coffee quality in a sub-optimal coffee-zone of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 85:131–139.
- Mysterud A, Larsen PK, Ims RA & Østbye E (1999) Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology* 77:776–783.
- Nagasaka K, Takahashi N & Okabayashi T (2010) Impact of secondary parasitism on *Aphidius colemani* in the banker plant system on aphid control in commercial greenhouses in Kochi, Japan. *Applied Entomology and Zoology* 45:541–550.
- Navasse Y, Derocles SAP, Plantegenest M & Le Ralec A (2018) Ecological specialization in *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) on aphid species from wild and cultivated plants. *Bulletin of Entomological Research* 108:175–184.
- Naveed M, Salam A & Saleem MA (2007) Contribution of cultivated crops, vegetables, weeds and ornamental plants in harboring of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Aphelinidae) in cotton agroecosystem in Pakistan. *Journal of Pest Science* 80:191–197.
- Neuville S, Le Ralec A, Outreman Y & Jaloux B (2016) The delay in arrival of the parasitoid *Diaeretiella rapae* influences the efficiency of cabbage aphid biological control. *BioControl* 61:115–126.
- Nicolson SW (2007) Nectar consumers. *Nectaries and Nectar*. (ed by SW Nicolson, M Nepi & E Pacini) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 289–342.
- Nicolson SW, Nepi M & Pacini E (Ed by) (2007) *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht.
- Niv Y, Joel D, Meilijson I & Ruppin E (2002) Evolution of Reinforcement Learning in Uncertain Environments: A Simple Explanation for Complex Foraging Behaviors. *Adaptive Behavior* 10:5–24.
- O'Brien, W. J., Browman, H. I., & Evans, B. I. (1990) Search strategies of foraging animals. *The American Scientist* 78:152–160.

- Ogenga-Latigo MW, Ampofo JKO & Baliddawa CW (1992) Influence of maize row spacing on infestation and damage of intercropped beans by the bean aphid (*Aphis fabae* Scop.). I. Incidence of aphids. *Field Crops Research* 30:111–121.
- Ohta I & Honda K (2010) Use of *Sitobion akebiae* (Hemiptera: Aphididae) as an alternative host aphid for a banker-plant system using an indigenous parasitoid, *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology* 45:233–238.
- Olson MF, Garcia-Luna S, Juarez JG, Martin E, Harrington LC, Eubanks MD, Badillo-Vargas IE & Hamer GL (2020) Sugar Feeding Patterns for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) Mosquitoes in South Texas (T Scott, Ed. by). *Journal of Medical Entomology* 57:1111–1119.
- Olson DM, Takasu K & Lewis WJ (2005) Food needs of adult parasitoids: behavioral adaptations and consequences. *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects*. (ed by FL Wackers, PCJ van Rijn & J Bruin) Cambridge University Press, Cambridge, pp 137–147.
- Orr MR (1992) Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:395–402.
- Palokangas R & Vihko V (1972) Fatty acids in the subcutaneous depot fat tissue of the titmouse (*Parus major* L.) in winter and in summer. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 41:925–929.
- Patt JM, Hamilton GC & Lashomb JH (1997) Foraging success of parasitoid wasps on flowers: interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83:21–30.
- Patt JM, Hamilton GC & Lashomb JH (1999) Responses of two parasitoid wasps to nectar odors as a function of experience. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90:1–8.
- Payton Miller TL & Rebek EJ (2018) Banker Plants for Aphid Biological Control in Greenhouses. *Journal of Integrated Pest Management* 9.
- de Pedro L, Perera-Fernández LG, López-Gallego E, Pérez-Marcos M & Sanchez JA (2020) The Effect of Cover Crops on the Biodiversity and Abundance of Ground-Dwelling Arthropods in a Mediterranean Pear Orchard. *Agronomy* 10:580.
- Pianka ER (1976) Natural Selection of Optimal Reproductive Tactics. *American Zoologist* 16:775–784.
- Polis GA & Strong DR (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist* 147:813–846.
- Pollier A, Tricault Y, Plantegenest M & Bischoff A (2018) Sowing of margin strips rich in floral resources improves herbivore control in adjacent crop fields: Floral resources improve herbivore control. *Agricultural and Forest Entomology* 21:119–129.
- Powell W & Wright AF (1988) The abilities of the aphid parasitoids *Aphidius ervi* Haliday and *A. rhopalosiphi* De Stefani Perez (Hymenoptera: Braconidae) to transfer between different known host species and the implications for the use of alternative hosts in pest control strategies. *Bulletin of Entomological Research* 78:683–693.
- Prins HHT & Van Langevelde F (2008) Assembling a diet from different places. *Resource Ecology*. (ed by HHT Prins & F Van Langevelde) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 129–155.

- Pyke GH (2015) Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Lévy foraging hypothesis (L Giuggioli, Ed. by). *Methods in Ecology and Evolution* 6:1–16.
- Pyke GH, Pulliam HR & Charnov EL (1977) Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology* 52:137–154.
- Quinn TP, Cunningham CJ & Wirsing AJ (2017) Diverse foraging opportunities drive the functional response of local and landscape-scale bear predation on Pacific salmon. *Oecologia* 183:415–429.
- Rainho A & Palmeirim JM (2011) The Importance of Distance to Resources in the Spatial Modelling of Bat Foraging Habitat (B Fenton, Ed. by). *PLoS ONE* 6:e19227.
- Ramos EA, Santoya L, Verde J, Walker Z, Castelblanco-Martínez N, Kiszka JJ & Rieucan G (2022) Lords of the Rings: Mud ring feeding by bottlenose dolphins in a Caribbean estuary revealed from sea, air, and space. *Marine Mammal Science* 38:364–373.
- Rankin MA & Burchsted JCA (1992) The Cost of Migration in Insects. *Annual Review of Entomology*:533–559.
- Rappole JH & Schuchmann K-L (2003) Ecology and Evolution of Hummingbird Population Movements and Migration. *Avian Migration*. (ed by P Berthold, E Gwinner & E Sonnenschein) Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 39–51.
- Rapport DJ (1980) Optimal Foraging for Complementary Resources. *The American Naturalist* 116:324–346.
- Reznik SYa & Umarova TYa (1991) Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 58:49–54.
- Reznik SYa, Voinovich ND & Umarova TYa (1997) Carbohydrate Suppresses Parasitization and Induces Egg Retention in *Trichogramma*. *Biocontrol Science and Technology* 7:271–274.
- Ricklefs, R. E. & Miller GL (2000) *Ecology* (WH Freeman, Ed. by). W.H.Freeman & Co.
- Risch SJ (1981) Insect Herbivore Abundance in Tropical Monocultures and Polycultures: An Experimental Test of Two Hypotheses. *Ecology* 62:1325–1340.
- Rivero A & Casas J (1999) Incorporating physiology into parasitoid behavioral ecology: the allocation of nutritional resources. *Researches on Population Ecology* 41:39–45.
- Rogers ME & Potter DA (2004) Potential for Sugar Sprays and Flowering Plants to Increase Parasitism of White Grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by Tiphid Wasps (Hymenoptera: Tiphidae). *Environmental Entomology* 33:619–626.
- Root RB (1973) Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95–124.
- Rosas-Ramos N, Baños-Picón L, Tormos J & Asís JD (2019) The complementarity between ecological infrastructure types benefits natural enemies and pollinators in a Mediterranean vineyard agroecosystem. *Annals of Applied Biology* 175:193–201.
- Röse USR, Lewis J & Tumlinson JH (2006) Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology* 20:67–74.

- Rosenheim JA, Heimpel GE & Mangel M (2000) Egg maturation, egg resorption and the costliness of transient egg limitation in insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:1565–1573.
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, Marois JJ & Jaffee BA (1995) Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control* 5:303–335.
- Rudel TK, Schneider L, Uriarte M, Turner BL, DeFries R, Lawrence D, Geoghegan J, Hecht S, Ickowitz A, Lambin EF, Birkenholtz T, Baptista S & Grau R (2009) Agricultural intensification and changes in cultivated areas, 1970–2005. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:20675–20680.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou J-P & Roger-Estrade J (2010) Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp 219–259.
- Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou J-P & Roger-Estrade J (2011) Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology* 26:473–486.
- Russell EP (1989) Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids. *Environmental Entomology* 18:590–599.
- Saeed R, Razaq M & Hardy ICW (2015) The importance of alternative host plants as reservoirs of the cotton leaf hopper, *Amrasca devastans*, and its natural enemies. *Journal of Pest Science* 88:517–531.
- Saunders DA, Hobbs RJ & Margules CR (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M & Tschardt T (2003) Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270:1905–1909.
- Schoener TW (1979) Generality of the Size-Distance Relation in Models of Optimal Feeding. *The American Naturalist* 114:902–914.
- Schoener TW (1987) A Brief History of Optimal Foraging Ecology. *Foraging Behavior*. (ed by AC Kamil, JR Krebs & HR Pulliam) Springer US, Boston, MA, pp 5–67.
- Senft RL, Coughenour MB, Bailey DW, Rittenhouse LR, Sala OE & Swift DM (1987) Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies. *BioScience* 37:789–799.
- Siekmann G, Keller MA & Tenhumberg B (2004) The Sweet Tooth of Adult Parasitoid *Cotesia rubecula*: Ignoring Hosts for Nectar? *Journal of Insect Behavior* 17:459–476.
- Siemann E, Tilman D, Haarstad J & Ritchie M (1998) Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *The American Naturalist* 152:738–750.
- Singh SP (1981) Studies on spatial arrangement in sorghum-legume intercropping systems. *The Journal of Agricultural Science* 97:655.
- Singh S (2016) Guttation: Mechanism, Momentum and Modulation. *The Botanical Review* 82:149–182.
- Sirot E & Bernstein C (1996) Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: state-dependent optimal strategies. *Behavioral Ecology* 7:189–194.

- Smith HA & McSorley R (2000) Intercropping and Pest Management: A Review of Major Concepts. *American Entomologist* 46:154–161.
- Sobhy IS, Baets D, Goelen T, Herrera-Malaver B, Bosmans L, Van den Ende W, Verstrepen KJ, Wäckers F, Jacquemyn H & Lievens B (2018) Sweet Scents: Nectar Specialist Yeasts Enhance Nectar Attraction of a Generalist Aphid Parasitoid Without Affecting Survival. *Frontiers in Plant Science* 9.
- Song BZ, Wu HY, Kong Y, Zhang J, Du YL, Hu JH & Yao YC (2010) Effects of intercropping with aromatic plants on the diversity and structure of an arthropod community in a pear orchard. *BioControl* 55:741–751.
- Stapel JO, Cortesero AM, Moraes MD, Tumlinson JH & Lewis AJ (1997) Extrafloral Nectar, Honeydew, and Sucrose Effects on Searching Behavior and Efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in Cotton. *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY* 26:617–623.
- Starý P (1974) Taxonomy, origin, distribution and host range of *Aphidius* species (Hym., Aphidiidae) in relation to biological control of the pea aphid in Europe and North America. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 77:141–171.
- Stary P (1993) The fate of released parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) for biological control of aphids in Chile. *Bulletin of Entomological Research* 83:633–639.
- Stary, P. (1983) The perennial stinging nettle (*Urtica dioica*) as a reservoir of aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae) [sugar-beet, lucernes, red clover]. *Acta entomologica bohemoslovaca* 81:81–86.
- Stary, P. (1986) Creeping thistle, *Cirsium arvense*, as a reservoir of aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae) in agroecosystems. *Acta entomologica bohemoslovaca* 83:425–431.
- Steffan-Dewenter I & Tschamntke T (2001) Succession of bee communities on fallows. *Ecography* 24:83–93.
- Stephens PA, Boyd IL, McNamara JM & Houston AI (2009) Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057–2067.
- Steppuhn A & Wackers FL (2004) HPLC sugar analysis reveals the nutritional state and the feeding history of parasitoids. *Functional Ecology* 18:812–819.
- Stewart CD, Braman SK & Pendley AF (2002) Functional Response of the Azalea Plant Bug (Heteroptera: Miridae) and a Green Lacewing *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae), Two Predators of the Azalea Lace Bug (Heteroptera: Tingidae). *Environmental Entomology* 31:1184–1190.
- Stomph T, Dordas C, Baranger A, de Rijk J, Dong B, Evers J, Gu C, Li L, Simon J, Jensen ES, Wang Q, Wang Y, Wang Z, Xu H, Zhang C, Zhang L, Zhang W-P, Bedoussac L & van der Werf W (2020) Designing intercrops for high yield, yield stability and efficient use of resources: Are there principles? *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp 1–50.
- Sutter L, Jeanneret P, Bartual AM, Bocci G & Albrecht M (2017) Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources (S MacIvor, Ed. by). *Journal of Applied Ecology* 54:1856–1864.
- Takano S & Takasu K (2019) Food deprivation increases reproductive effort in a parasitoid wasp. *Biological Control* 133:75–80.

- Takasu K & Lewis WJ (1993) Host- and Food-Foraging of the Parasitoid *Microplitis croceipes*: Learning and Physiological State Effects. *Biological Control* 3:70–74.
- Takemoto H, Powell W, Pickett J, Kainoh Y & Takabayashi J (2009) Learning is involved in the response of parasitic wasps *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from a broad bean plant, *Vicia faba* (Fabaceae), infested by aphids *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology* 44:23–28.
- Tauber M.J., Tauber C.A., & Masaki S. (1986) *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, Oxford University Press.
- Taylor RM & Pfannenstiel RS (2008) Nectar Feeding by Wandering Spiders on Cotton Plants. *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY* 37:7.
- Tena A, Pekas A, Wäckers FL & Urbaneja A (2013) Energy reserves of parasitoids depend on honeydew from non-hosts. *Ecological Entomology* 38:278–289.
- Tena A, Wäckers FL, Heimpel GE, Urbaneja A & Pekas A (2016) Parasitoid nutritional ecology in a community context: the importance of honeydew and implications for biological control. *Current Opinion in Insect Science* 14:100–104.
- Tenhumberg B, Siekmann G & Keller MA (2006) Optimal time allocation in parasitic wasps searching for hosts and food. *Oikos* 113:121–131.
- Tentelier C, Desouhant E & Fauvergue X (2006) Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology* 17:515–521.
- Thies C, Roschewitz I & Tschardt T (2005) The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:203–210.
- Thies C, Steffan-Dewenter I & Tschardt T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101:18–25.
- Thies C & Tschardt T (1999) Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* 285:893–895.
- Tilman D (1980) Resources: A Graphical-Mechanistic Approach to Competition and Predation. *The American Naturalist* 116:362–393.
- Torres LG & Read AJ (2009) Where to catch a fish? The influence of foraging tactics on the ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Florida Bay, Florida. *Marine Mammal Science* 25:797–815.
- Tougeron K, Ferrais L, Gardin P, Lateur M & Hance T (2022) Flower strips increase the control of rosy apple aphids after parasitoid releases in an apple orchard. *EcoEvoRxiv*.
- Traugott M, Bell JR, Broad GR, Powell W, Van Veen FJF, Vollhardt IMG & Symondson WOC (2008) Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Molecular Ecology* 17:3928–3938.
- Tschapka M (2004) Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7–21.
- Tschardt T, Karp DS, Chaplin-Kramer R, Batáry P, DeClerck F, Gratton C, Hunt L, Ives A, Jonsson M, Larsen A, Martin EA, Martínez-Salinas A, Meehan TD, O'Rourke M, Poveda K, Rosenheim JA, Rusch A, Schellhorn N, Wanger TC, Wratten S & Zhang W (2016) When

- natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation* 204:449–458.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH & Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87:661–685.
- Tylianakis JM, Didham RK & Wratten SD (2004) Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85:658–666.
- Vafaie EK, Fitzpatrick SM & Cory JS (2013) Does rearing an aphid parasitoid on one host affect its ability to parasitize another species?: Alternative host use in an aphid parasitoid. *Agricultural and Forest Entomology* 15:366–374.
- Van Alphen JJJ & Vet LEM (1986) An evolutionary approach to host finding and selection. *Insect parasitoids*. J. K. Waage, D. J. Greathead. Academic Press, pp 23–61.
- Van Driesche .G., Lyon S, Sanderson JP, Bennett KC, Stanek EJI & Zhang R (2008) Greenhouse Trials of *Aphidius Colemani* (Hymenoptera: Braconidae) Banker Plants for Control of Aphids (Hemiptera: Aphididae) in Greenhouse Spring Floral Crops. *Florida Entomologist* 91:583–591.
- Van Driesche, R. & Bellows, T. S. (2012) *Biological Control*.
- Van Emden HF, Storeck AP, Douloupaka S, Eleftherianos I, Poppy GM & Powell W (2008) Plant chemistry and aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae): Imprinting and memory. *European Journal of Entomology* 105:477–483.
- Van Langevelde F & Prins HHT (2008) Introduction to Resource Ecology. *Resource Ecology*. (ed by HHT Prins & F Van Langevelde) Springer Netherlands, Dordrecht, pp 1–6.
- van Lenteren & Woets (1988) Biological and Integrated Pest Control in Greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33:239–269.
- Van Poecke, Posthumus & Dicke M (2001) Herbivore-Induced Volatile Production by *Arabidopsis thaliana* Leads to Attraction of the Parasitoid *Cotesia rubecula*: Chemical, Behavioral, and Gene-Expression Analysis. *Journal of Chemical Ecology*:18.
- Van Rijn PCJ van, Bakker FM, Hoeven WAD van der & Sabelis MW (2005) Is arthropod predation exclusively satiation-driven? *Oikos* 109:101–116.
- Vandermeer J (1989) *The Ecology of Intercropping*. Cambridge.
- Varah A, Jones H, Smith J & Potts SG (2020) Temperate agroforestry systems provide greater pollination service than monoculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 301:107031.
- Vas J, Ábrahám L & Markó V (1999) Study of Nocturnal and Diurnal Activities of Lacewings (Neuropteroidea: Raphidioptera, Neuroptera) by Suction Trap. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 34:149–152.
- Vaudo AD, Tooker JF, Grozinger CM & Patch HM (2015) Bee nutrition and floral resource restoration. *Current Opinion in Insect Science* 10:133–141.
- Vet LEM & Dicke M (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*.

- Vet LEM, Lewis WJ & Cardé RT (1995) Parasitoid Foraging and Learning. *Chemical Ecology of Insects 2*. Springer US, Boston, MA, pp 65–101.
- Vickerman GP & Sunderland KD (1975) Arthropods in Cereal Crops: Nocturnal Activity, Vertical Distribution and Aphid Predation. *The Journal of Applied Ecology* 12:755.
- Vinson SB (1975) Biochemical Coevolution between Parasitoids and their Hosts. *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. (ed by PW Price) Springer US, Boston, MA, pp 14–48.
- Vinson SB (1976) Host Selection by Insect Parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21:109–133.
- Vollhardt IMG, Bianchi FJJA, Wäckers FL, Thies C & Tschardt T (2010) Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control* 53:204–213.
- Wäckers FL (1994) The effect of food deprivation on the innate visual and olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. *Journal of Insect Physiology* 40:641–649.
- Wäckers FL (2001) A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* 47:1077–1084.
- Wäckers FL (2004) Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29:307–314.
- Wäckers FL (2005) Suitability of (extra-)floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects*. (ed by FL Wäckers, PCJ van Rijn & J Bruin) Cambridge University Press, Cambridge, pp 17–74.
- Waddington SR, Mekuria M, Siziba S & Karigwindi J (2007) Long-term yield sustainability and financial returns from grain legume - maize intercrops on a sandy soil in subhumid central Zimbabwe. *Experimental Agriculture* 43:489–503.
- Walde SJ & Murdoch WW (1988) Spatial Density Dependence in Parasitoids. *Annual Review of Entomology* 33:441–466.
- Walker M & Jones TH (2001) Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. *Oikos* 93:177–187.
- Walker L & Wu S (2017) Pollinators and Pesticides. *International Farm Animal, Wildlife and Food Safety Law*. (ed by G Steier & KK Patel) Springer International Publishing, Cham, pp 495–513.
- Wanner H, Gu H & Dorn S (2006) Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiological Entomology* 31:127–133.
- Warrant E & Dacke M (2010) Visual Orientation and Navigation in Nocturnal Arthropods. *Brain, Behavior and Evolution* 75:156–173.
- Wäschke N, Meiners T & Rostás M (2013) Foraging Strategies of Parasitoids in Complex Chemical Environments. *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. (ed by E Wajnberg & S Colazza) John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp 37–63.
- Webster B (2012) The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology* 37:10–18.
- Wetherington MT, Jennings DE, Shrewsbury PM & Duan JJ (2017) Climate variation alters the synchrony of host–parasitoid interactions. *Ecology and Evolution* 7:8578–8587.

- White PJ, George TS, Gregory PJ, Bengough AG, Hallett PD & McKenzie BM (2013) Matching roots to their environment. *Annals of Botany* 112:207–222.
- Wilkinson, T. K. & Landis, D. A. (2005) Habitat diversification in biological control: the role of plant resources. *Plant-provided food for carnivorous insects*. F.L. Wäckers, P.C.J. van Rijn, J. Bruin. Cambridge University Press, pp 305–325.
- Winkler K, Wäckers FL, Kaufman LV, Larraz V & van Lenteren JC (2009) Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biological Control* 50:299–306.
- Wratten S, Berndt L, Gurr G, Tylianakis J, Fernando P & Didham R (2003) Adding floral diversity to enhance parasitoid fitness and efficacy. *1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*:211–214.
- Wyckhuys KAG, Strange-George JE, Kulhanek CA, Wäckers FL & Heimpel GE (2008) Sugar feeding by the aphid parasitoid *Binodoxys communis*: How does honeydew compare with other sugar sources? *Journal of Insect Physiology* 54:481–491.
- Yu Y, Stomph T-J, Makowski D & van der Werf W (2015) Temporal niche differentiation increases the land equivalent ratio of annual intercrops: A meta-analysis. *Field Crops Research* 184:133–144.
- Zepeda-Paulo FA, Ortiz-Martínez SA, Figueroa CC & Lavandero B (2013) Adaptive evolution of a generalist parasitoid: implications for the effectiveness of biological control agents. *Evolutionary Applications* 6:983–999.
- Zhu P, Zheng X, Xie G, Chen G, Lu Z & Gurr G (2020) Relevance of the ecological traits of parasitoid wasps and nectariferous plants for conservation biological control: a hybrid meta-analysis. *Pest Management Science*:ps.5719.
- Zurbuchen A, Landert L, Klaiber J, Müller A, Hein S & Dorn S (2010) Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* 143:669–676.

ANNEXES

Liste des contributions scientifiques

Article scientifique revu par les pairs

Lérault L., Clavel E., Villegas C.M., Cabrera N., Jaloux B., Plantegenest M. & Lavandero B. (2022) Providing Alternative Hosts and Nectar to Aphid Parasitoids in a Plum Orchard to Determine Resource Complementarity and Distance Range Effect on Biological Control. *Agronomy* 12(1):77.

Articles scientifiques en préparation

Lérault L., Weishaar M., Branger J., Viel P.A., Lavandero B., Plantegenest M. & Jaloux B. Daily feeding habits of an aphid parasitoid: influence of the distance between hosts and nectar.

En préparation pour : *Entomologia experimentalis et applicate* (2022)

Lérault L., Branger J., Lavandero B., Plantegenest M. & Jaloux B. Influence of the spatial arrangement of cereal-leguminous intercrops on the distribution of trophic resources for parasitoids and on the biological control of aphids.

En préparation pour : *Agriculture, Ecosystems & Environment* (2022-2023)

Communication orale

Lérault L., Clavel E., Villegas C.M., Cabrera N., Plantegenest M., Jaloux B. & Lavandero B. (2021) Effet de la distance aux ressources supplémentaires et complémentaires apportées aux parasitoïdes sur la régulation des pucerons ravageurs en verger de pruniers. Rencontres du végétal 11^{ème} édition (en distanciel). 30-31 Mars 2021, Angers, France (en français).

Posters

Lérault L., Villegas C.M., Cabrera N., Plantegenest M., Jaloux B. & Lavandero B. (2019) Influencia de la densidad de parasitoides sobre el parasitismo de *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) con presencia de plantas productoras de néctar. *XL Congreso Nacional de Entomología*. 2-5 Octubre 2019, Concepción, Chili (en espagnol).

Lérault L., Weishaar M., Branger J., Viel P.A., Lavandero B., Plantegenest M. & Jaloux B. Daily feeding habits of an aphid parasitoid: influence of the distance between host and food (2021) *Conférence Entomo21*. 8-10 Novembre 2021, Rennes, France (en anglais).

Luquet M., Peñalver Cruz A., Lérault L., Satour P., Anton S., Cortesero A.M., Lavandero B. & Jaloux B. (2021) Parasitoid sugar feeding and biological control in a field diversification context. *Conférence Entomo21*. 8-10 Novembre 2021, Rennes, France (en anglais).

Encadrements de stages

BRANGER, Johanna (2020). Etude du comportement alimentaire et de la ponte chez la guêpe parasitoïde femelle *Aphidius ervi* en conditions contrôlées. Rapport de stage de 1^{ère} année. Master en Biologie et Ecologie des Populations. U.F.R. Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de Poitiers, Poitiers, France.

BRANGER, Johanna (2021). Impact de l'arrangement spatial des cultures associées sur le contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes. Mémoire de Master 2^{ème} année. Master en Biologie et Ecologie des Populations. U.F.R. Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de Poitiers, Poitiers, France.

CLAVEL, Elsa (2019). Caractérisation de la complémentarité entre l'apport de proies ou d'hôtes alternatifs et l'approvisionnement en nectar pour l'attraction et le maintien d'ennemis naturels et le contrôle biologique des pucerons dans un verger de pruniers (*Prunus domestica* L.). Rapport de stage (semestre 7). Master en ingénierie agronome, Agrocampus Ouest (l'Institut Agro), Rennes, France.

ROJAS TORRES, Carolina (2019). Efectos de la presencia de pulgones y de condiciones medioambientales sobre la liberación de néctar extrafloral de *Vicia faba* L. Proyecto de memoria. Memoria de título. Magíster en Ciencias Agronómicas, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Talca, Talca, Chile.

VIEL, Pierre-Antoine (2020). Effet de la distance hôte-nourriture sur les comportement d'alimentation et de ponte d'*Aphidius ervi* ; Effet de l'alimentation sur le comportement de dispersion d'un parasitoïde de pucerons. CDD Chargé de Mission. Agrocampus Ouest (l'Institut Agro), Angers, France.

WEISHAAR Marine (2019). Effet de la distance hôte-nourriture sur la fréquence de prise de nourriture par un parasitoïde. Rapport de stage de 2^{ème} année d'école d'ingénieurs en agronomie et agro-alimentaire. AgroParisTech, Paris, France.

REMERCIEMENTS / ACKNOWLEDGEMENTS / AGRADECIMIENTOS

First things first, my most sincere thanks to all the members of the examination board for accepting to evaluate this thesis work: Marlène Goubault and Jean-Noël Aubertot as reporters; Aude Vialatte and Mauricio Gonzalez-Chang as examiners; and Anne LeRalec as my institute's referring specialist. I truly hope you find some interest in your reading of this work.

I also thank a lot Emmanuel Desouhant, Adrien Rusch and Claudio Ramirez for accepting to be part of my PhD committee and for their active participation three times over. I did not always have much to say, but I hope you learned something interesting from my *work in progress*. Your advice and comments were useful to me and will always be welcome.

La Team Agrocampus Ouest (L'institut Agro, pardon)

À mes deux directeurs de thèse en France, Bruno et Manu, sans qui ces trois années et demi n'auraient pas existé pour moi. Bruno, mes remerciements les plus sincères. Merci pour les sorties à la découverte des champignons et les conseils de cuisine, pour ta curiosité sans limites, pour ton soutien inconditionnel. Si tu ne m'avais pas rassurée à de nombreuses reprises j'aurais abandonné. Merci de t'être toujours montré intéressé par ce que je te proposais et d'avoir toujours été disponible dans les moments les plus urgents et importants de la thèse. Le mérite de ce travail te revient autant qu'à moi, et j'espère que tu es satisfait du travail que j'ai produit pendant ces années, malgré ces mésaventures qui nous ont frappés à plusieurs étapes. Entre la perte des élevages par choc thermique, le covid et son lot de démotivation avec le décalage des expériences, l'annulation d'un voyage, la participation à un congrès international... je ne les compte plus ! Ceci étant, je ne garderai qu'un très bon souvenir de toute cette aventure. Bon courage pour ton HDR ! ☺

Manu, merci d'avoir toujours répondu présent malgré la distance quand j'en avais besoin, souvent d'ailleurs à la dernière minute. Merci pour ta compréhension, tes encouragements, ta patience et ta bienveillance. Sans ton aide, j'aurais laissé tomber les statistiques depuis longtemps, et nos échanges détendus par visio' malgré mon micro pourri m'ont beaucoup détendue, aidée et remotivée. Je ressentirai toujours un petit regret de ne pas avoir pris du temps pour venir travailler avec toi à Rennes. ☺

“In a year aphids could form a layer 149 km deep over the surface of the earth. Thank God for limited resources and natural enemies” Richard Harrington (1994)

Aux collègues EBEnistes intemporels ou de passage: Ferréol (merci pour les semis et les discussions toujours passionnantes sur tous les sujets possiblement imaginables), Christelle (merci pour ton soutien, ta bonne humeur débordante), Sylvia (pour toujours partager et rigoler avec nous, je t'admire beaucoup), Martin (tu as été un codocotorant génial, et ta thèse m'a beaucoup inspirée, merci beaucoup pour ton aide et tes conseils), et encore Anne, Philippe, Yann, Valéry, Hervé, Véronique, Adeline, Cannelle, Adrien, Sandrine, Lucie, César, Thaïs, Marie, Alexandre et Nicolas, merci pour votre éternelle bienveillance et bonne continuation à tous, les pauses à la tisanderie en votre compagnie et les « Jeudi C'est Écologie » me manqueront. Clément, cher codocotorant, je te souhaite plein de courage pour la poursuite de ta thèse qui, je suis sûre, sera brillante. Tes petits dessins sur le tableau me manqueront ;-D

Merci à toi, Charlotte, pour nos pauses souvent imprévues, et bonne continuation pour tout ! Merci Florence, pour toutes tes visites et ton soutien, je te souhaite d'être heureuse et de t'épanouir dans ton travail, en profitant pleinement de ton diplôme incontestablement mérité...

Aux précieux stagiaires : Marine, j'aurais aimé être présente pendant ton stage, tu as fait un travail remarquable. Johanna, quel plaisir de travailler avec toi deux années de suite, tu m'as beaucoup aidée à garder le moral et à avancer... alors un grand merci et bonne continuation ! Pierre-Antoine, tu as fait tes débuts à AO avec moi comme 'stagiaire', et ce fut un plaisir de découvrir ta passion pour les insectes et de partager des discussions avec toi, en particulier sur nos amis les phasmes, je te souhaite une merveilleuse expérience à Agrocampus (pardon, l'Institut Agro).

Un grand merci à Éric du lycée du Fresne, pour ta motivation et pour ne pas avoir baissé les bras malgré le covid-19 sur notre projet. Merci pour ton aide précieuse pour les semis, pour tes conseils toujours avisés, pour tout le temps que tu m'as accordé malgré ton emploi du temps surchargé.

Enfin, merci à Marie-Pierre Louage pour le sérieux et la patience dont elle fait preuve, malgré mon trouble obsessionnel à ne pas respecter les délais... et toutes mes excuses. Et merci à toute l'équipe chargée du doctorat, que ce soit Agrocampus Ouest ou l'école doctorale EGAAL, sachez que vous avez toute ma reconnaissance et que si ma thèse s'est (très) bien déroulée c'est aussi en grande partie grâce à vous.

La Team UTalca

A mi director de Chile, Blas. Fuiste tú quién prendió esa llama de interés en los insectos que me descubrí en el año 2016 y te lo agradezco sinceramente. Era un tiempo cuando no estaba segura de nada, de mi misma, de lo que podía hacer, y me orientaste hacia la entomología que ahora sé que quiero seguir explorando toda mi vida. Fuiste y sigues siendo un modelo de investigador y sobre todo de profesor para mí, con todo el tiempo que dedicas a tus estudiantes, siempre con ánimo y humor. Gracias por haberme integrado en el laboratorio de control biológico de la UTalca, ustedes son como una segunda familia, mi familia chilena. ☺

A las dos mejores colegas del mundo: Nuri, Cinthya, son mis paponas favoritas y las echo mucho de menos. ¡Les deseo todo lo mejor en su vida y espero volver a verlas pronto! ¡Siempre ha sido una alegría ir al laboratorio o a terreno para investigar, charlar (cuchichear?) y tomar maté con ustedes! Las quiero tanto como al mojito.

A los practicantes de la UTalca: Carolina, que te vaya todo muy bien, gracias por mandarme noticias de vez en cuando, gracias por tu ayuda; Elsa, on aura bien rigolé pendant les trajets entre Talca et le verger, je garde un très bon souvenir de ton séjour et te souhaite bon courage pour la suite !

A los amigos queridos de la UTalca: Jeni, Armando, Ainara (junto con Artzai, Ugaitz y las perras por supuesto!), espero seguir a veros y os deseo todo lo mejor, gracias por ser tan acogedores, os echaré de menos). Dinoclaudio, Angélica, Xiomara, Mauri, Pablo, Alán: gracias por compartir momentos memorables conmigo.

A mi otra familia chilena preciosa: Mariluz, Chiro, Mauricio, gracias por su amistad, por ser tan comprensivos y acogedores conmigo. He compartido mucho con todos ustedes y siempre les recordaré.

Et la Team rassemblant tous les autres...

Merci à Célinounette qui depuis Nice m'envoie sa bonne humeur ensoleillée. Merci à Maximus sans qui j'aurais déprimé depuis longtemps, comment oublier toutes nos conneries (Che ma beauté), à Dianounette à qui je ne proposerai plus jamais de rando' de 24km, promis. Merci à Albinou, mon modèle de chercheur (et de personne), si tu savais combien je t'admire et j'aimerais te voir plus souvent. Merci aux potes de prépa' (Zozo<3, Cricri, Jean et Marion, Séb') de donner des nouvelles de temps en temps, vous retrouver me fait toujours grand plaisir. Merci aux amis chéris du lycée et de plus avant encore (P'tit Bout, Ninou, Pierrot, Dody, Chou et Olive depuis nos 3 ans !!!), je pense fort à vous. Merci aux amis Erasmus, Mikesch merci d'être venu me voir aussi souvent, Ronja du bist toll! Thank you Khadija for keeping in touch, thanks to you I have great memories of my Master 2! Al amigo de Perú, Cristián, por no olvidarme después de tantos años.

Merci à toi Fefsguegh, Arlequin. De ne pas m'avoir oubliée pendant une dizaine d'années, de m'avoir accueillie à bras ouverts dans ton monde rempli d'amis et de parents chaleureux, de me faire découvrir et de m'apprendre autant, d'être aussi parf... taquin. MERCI de m'avoir aidée à me concentrer, quand je n'en avais pas la force toute seule (je n'aurais jamais pu finir sans toi). Les week-ends (prolongés) à Dunkerque ont été une bouffée d'air frais sans virus, à en oublier combien je me sentais nulle et incapable, et sont désormais gravés dans ma mémoire (si, si !). Boup boup.

"It is not the mountain we conquer, but ourselves." Edmund Hillary

Merci à Djoudjou, qui m'a toujours secouée quand je m'apitoyais sur mon sort, qui m'a poussée à me « sortir les doigts du c** » et à finir la thèse par tous les moyens. Tu es ma précieuse grande sœur chérie, tu veilles toujours sur moi. Je ne souhaite que ton bonheur et ton épanouissement partout où tu iras. Merci à Lulu la couz', la plus génialissime, pour tes petits messages d'encouragement réguliers, pour écouter mes plaintes sans arrêt et me raconter tes histoires folles. Tu es une personne incroyable. Heureusement que tu es là, sinon Roger aurait bien du mal à descendre de la montagne, à poil.

Merci aux grands-parents : les visites à Loisy à pépère et Dédé, les repas toujours copieux soigneusement préparés par mamie, les problèmes de smartphone de pépère, les week-ends au Pouliguen, les souvenirs d'enfance si joyeux en compagnie de vous quatre. Vous êtes et avez été formidables.

Merci à vous mes parents adorés, et à votre soutien inconditionnel, vous sans qui je ne serais jamais allée aussi loin dans les études (oui, papa, grâce à toi j'ai continué l'espagnol en prépa..). Je vous dois mon bonheur, que vous avez maintenu optimal toutes ces années. J'espère vous témoigner chaque jour à ma manière de ma reconnaissance et de ma joie d'avoir des parents aussi affectueux et bienveillants. Je vous aime fort.

À toi, Noguer. Tu ne le concevras jamais, mais tu as été parmi les plus utiles dans ce long périple. Tu m'as sortie tous les jours marcher et me dépenser (grâce à toi même pendant le couvre-feu, souvent pendant bien plus d'une heure), tu m'as fait penser et philosopher pendant nos longues promenades, tu m'as donné l'affection dont j'avais besoin au quotidien, tu m'accompagnes à chaque instant toujours content, toujours gentil. Puisses-tu vivre encore longtemps à nos côtés, mon titi. Ah, et... arrête de fuguer !!

Thanks to late Professor Simon Leather (1955-2021), whose ideas about entomological research (and beyond) shared through his website inspired and motivated me. I won't forget the roundabouts. <https://simonleather.wordpress.com/>

« La marche des temps entraîne tout, change tout, les hommes, les peuples, les États, les idées même ; mais ses effets sont l'œuvre des siècles dont notre regard ne peut embrasser l'immensité ; c'est pourquoi, quelques lumières que puisse nous donner le passé, nous ne voyons pas que c'est cette marche insensible, mais constante, qui amène les grands changements dont nous sommes sans cesse témoins, et pourquoi nous les attribuons à tout, excepté à leur véritable cause. »

[Constance de Théis](#) (Les pensées diverses, 1835)

One day, Blas told me that a PhD thesis was the beginning of a researcher's career, so, theoretically, it should be his/her worst research work ever. Just saying.

À pépère Daniel, à pépère Michel, j'aurais été si fière de vous faire lire ces pages.

Titre : Impact de l'arrangement spatial des cultures associées sur la distribution des ressources trophiques pour les parasitoïdes et le contrôle biologique des pucerons

Mots clés : distribution spatiale des ressources trophiques, écologie comportementale, association de cultures, parasitoïdes, contrôle biologique par conservation

Résumé : La distribution hétérogène des ressources trophiques dans l'environnement des organismes influence leurs patrons d'exploitation. Les agroécosystèmes ont une structuration spatiale marquée des ressources trophiques essentielles aux parasitoïdes, à savoir les hôtes et la nourriture sucrée. L'association d'une culture non productrice de nectar avec une culture nectarifère est un modèle intéressant pour étudier l'influence de l'apport de ressources trophiques au sein des parcelles, et pourrait favoriser le service écosystémique de régulation des ravageurs par les parasitoïdes. Ces cultures associées peuvent être agencées selon différents arrangements spatiaux, qui font varier la distribution spatiale des ressources. Dans le cadre de cette thèse, nous explorons l'influence de la distribution spatiale des ressources trophiques dans les cultures associées sur le comportement alimentaire des parasitoïdes et le parasitisme des pucerons. Dans un premier temps, nous étudions l'influence de la distance entre hôtes et nectar sur l'alimentation et le parasitisme de femelles *Aphidius ervi*. Nous observons que la présence d'hôtes influence la fréquence d'alimentation mais pas le taux de parasitisme. Dans un second temps, nous explorons la complémentarité potentielle entre l'apport d'hôtes alternatifs et de nectar et la portée spatiale de cet aménagement en inter-rang en verger. Nous n'observons pas d'effet de l'apport de chaque ressource ni de la combinaison des deux sur le parasitisme des pucerons. Enfin, nous étudions l'effet du mode d'arrangement spatial d'une association céréale-légumineuse, et le comparons avec une culture pure de céréale. Nous observons un effet opposé de l'association culturelle sur les populations de pucerons selon la culture, avec moins de pucerons en association sur la légumineuse et plus sur la céréale dans les arrangements fins, mais sans lien avec l'activité des parasitoïdes. Nos résultats ne permettent pas de confirmer l'effet bénéfique des cultures associées sur le contrôle biologique des pucerons par les parasitoïdes. Déterminer les conditions environnementales de disponibilité de ressources dans lesquelles l'apport de nectar pourrait avoir un impact et la portée spatiale d'aménagement à une échelle plus large, permettrait peut-être d'expliquer cette absence d'effet de l'approvisionnement en ressources trophiques pour les parasitoïdes.

Title: Influence of intercrops spatial arrangement on the distribution of trophic resources for parasitoids and biological control of aphids

Keywords: spatial distribution of trophic resources, behavioural ecology, intercropping, parasitoids, conservation biological control

Abstract: The heterogeneous distribution of trophic resources in the environment of organisms influences their exploitation patterns. Agroecosystems have a marked spatial structuring of trophic resources that are essential to parasitoids, namely hosts and sugar-rich food. Intercropping a nectariless crop with a nectariferous crop is an interesting model to study the influence of the provision of trophic resources within plots, and could promote the ecosystem service of pest regulation by parasitoids. Intercrops can be distributed according to different spatial arrangements, which change the spatial distribution of parasitoid resources. In this PhD thesis, we explore the influence of the spatial distribution of trophic resources in intercrops on the feeding and parasitism behaviours of aphid parasitoids. First, we study the influence of the distance between hosts and nectar on the feeding and parasitism of *Aphidius ervi* females. We observe that the presence of hosts influences the feeding frequency but not the parasitism rate. Secondly, we explore the potential complementarity between providing alternative hosts and nectar along with the spatial range of their effect in an orchard. We do not observe any effect of the provision of each resource separately nor the combination of both on aphid parasitism. Finally, we study the effect of spatial arrangement of a cereal-legume intercropping system, and compare it with a cereal single crop. We observe an opposite effect of intercropping on aphid populations depending on the intercrop, with fewer legume aphids but more cereal aphids in the fine arrangements intercropping plots, and without a clear relation with parasitoid activity. Our results do not confirm the beneficial effect of intercrops on the biological control of aphids by parasitoids. Determining the environmental conditions of resource availability and its spatial range in which supplying nectar or alternative hosts could have an impact on a larger scale is required to explain the lack of effect of providing trophic resources for parasitoids.